



ISSN 1005-0094
CODEN SHDUEM

BIODIVERSITY SCIENCE

生物多样性

第27卷 第8期
2019年8月

Vol. 27 No. 8
August 2019

大小兴安岭地区菌物多样性与分布格局



主办

中国科学院生物多样性委员会
中国植物学会
中国科学院植物研究所
中国科学院动物研究所
中国科学院微生物研究所

Biodiversity Committee, CAS
Botanical Society of China
Institute of Botany, CAS
Institute of Zoology, CAS
Institute of Microbiology, CAS

<http://www.biodiversity-science.net>

生物多样性

SHENGWU DUOYANGXING

第27卷 第8期 2019年8月

目 次

编者按

- 819 大小兴安岭地区菌物多样性与分布格局
郭良栋
- 821 大兴安岭地区可培养毛霉门真菌多样性与分布
吕美林 刘 泽 宋 震 王亚宁 刘小勇
- 833 东北大小兴安岭地区梅衣科岛衣类和袋衣类
地衣物种多样性
任梅蓉 杨秋霞 魏鑫丽
- 842 我国黄曲霉遗传多样性与产毒特性
余仲东 余知和 金世宇 王 龙
- 854 大小兴安岭地区红菇属物种多样性及其地理
成分
曹 槟 李国杰 赵瑞琳
- 867 大小兴安岭地区伞菌和牛肝菌类区系
图力古尔 王雪珊 张 鹏

- 873 东北4种林木干基腐朽病原真菌潜在分布范
围预测及其生态位分析
袁海生 魏玉莲 周丽伟 秦问敏 崔宝凯
何双辉
- 880 丰林国家级自然保护区木腐真菌多样性与寄
主倒木的关系
李俊凝 李 通 魏玉莲
- 887 大小兴安岭针叶树倒木上木腐真菌的物种多
样性
崔宝凯 袁海生 周丽伟 何双辉 魏玉莲
- 896 小兴安岭两种林地的黏菌物种多样性
赵凤云 李 玉 Tom Hsiang 刘淑艳
- 903 大小兴安岭可培养细菌的资源多样性
刘 君 王 宁 崔岱宗 卢 磊 赵 敏
- 911 小兴安岭大亮子河国家森林公园不同生境下
土壤细菌多样性和群落结构
刘 君 王 宁 崔岱宗 卢 磊 赵 敏

封面:中国东北大小兴安岭地区蕴藏着丰富的菌物资源,其中包括具有重要价值的药用菌、食用菌、食药兼用菌及毒菌。从上到下、从左至右依次为:药用菌烟管孔菌、墨汁拟鬼伞、红汁小菇、白蜡多年卧孔菌、多瘤木层孔菌、高山绚孔菌、药用拟层孔菌;食药兼用菌硫磺绚孔菌、荷叶离褶伞;毒菌毒蝇鹅膏;食用菌猴头菌、鸡油菌、美味红菇、松口蘑(松茸)。(照片提供者:戴玉成、图力古尔、赵瑞琳)

BIODIVERSITY SCIENCE

Vol. 27 No. 8 August 2019

CONTENTS

Editorial

- 819 **Diversity and distribution pattern of fungi in the Greater and Lesser Khinggan Mountains**
Liangdong Guo
- 821 **Diversity and distribution of culturable Mucoromycota fungi in the Greater Khinggan Mountains, China**
Meilin Lü, Ze Liu, Zhen Song, Yaning Wang and Xiaoyong Liu
- 833 **Species diversity of Cetrarioid and Hypogymnioid lichens (Parmeliaceae, Ascomycota) from the Greater and Lesser Khinggan Mountains in Northeast China**
Meirong Ren, Qiuxia Yang and Xinli Wei
- 842 **Genetic diversity and toxin-producing characters of *Aspergillus flavus* from China**
Zhongdong Yu, Zhihe Yu, Shiyu Jin and Long Wang
- 854 **Species diversity and geographic components of *Russula* from the Greater and Lesser Khinggan Mountains**
Bin Cao, Guojie Li and Ruilin Zhao
- 867 **Floristic of agarics and boletus in the Greater and Lesser Khinggan Mountains**
Tolgor Bau, Xueshan Wang and Peng Zhang

- 873 **Potential distribution and ecological niches of four butt-rot pathogenic fungi in Northeast China**
Hai-Sheng Yuan, Yulian Wei, Liwei Zhou, Wenmin Qin, Baokai Cui and Shuanghui He
- 880 **Relationship between diversity of wood-decaying fungi and their host wood in the Fenglin National Nature Reserve**
Junning Li, Tong Li and Yulian Wei
- 887 **Diversity of wood-decaying fungi in conifer trees of the Greater and Lesser Khinggan Mountains**
Baokai Cui, Hai-Sheng Yuan, Liwei Zhou, Shuanghui He and Yulian Wei
- 896 **Species diversity of myxomycetes in two forests of the Lesser Khinggan Mountains, China**
Fengyun Zhao, Yu Li, Tom Hsiang and Shuyan Liu
- 903 **Diversity of bacterial resources in the Greater and Lesser Khinggan Mountains**
Jun Liu, Ning Wang, Daizong Cui, Lei Lu and Min Zhao
- 911 **Community structure and diversity of soil bacteria in different habitats of Da Liangzih National Forest Park in the Lesser Khinggan Mountains**
Jun Liu, Ning Wang, Daizong Cui, Lei Lu and Min Zhao

Cover Illustration: There are rich fungal resources in the Greater and Lesser Khinggan Mountains of Northeast China. Many of them are important medicinal, edible, and poisonous fungi. The pictures presented from left to right, from the upper to the lower panels are: medicinal species *Bjerkandera adusta*, *Coprinopsis atramentaria*, *Mycena haematopus*, *Perenniporia fraxinea*, *Phellinus tuberculosis*, *Laetiporus montanus*, and *Fomitopsis officinalis*, edible and medicinal species *Laetiporus sulphureus*, and *Lyophyllum decastes*, poisonous species *Amanita muscaria*, and edible species *Hericium erinaceus*, *Cantharellus cibarius*, *Russula delica*, and *Tricholoma matsutake*. (Photo credit: Yucheng Dai, Tolgor Bau and Ruilin Zhao)



•编者按•

大小兴安岭地区菌物多样性与分布格局

郭良栋*

(中国科学院微生物研究所真菌学国家重点实验室, 北京 100101)

Diversity and distribution pattern of fungi in the Greater and Lesser Khinggan Mountains

Liangdong Guo*

State Key Laboratory of Mycology, Institute of Microbiology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101

菌物广泛分布于自然界中, 具有丰富的物种多样性, 在工农林业生产以及环境保护中发挥着重要作用。据估测, 世界上有150万余种菌物, 中国可能有18万余种; 然而, 目前全世界只报道了约10万余种, 中国只发现了14,000余种。由此可见, 自然界中还有大量的菌物种类有待发现。菌物作为国家重要的战略生物资源, 对其开展广泛系统地资源调查、收集并保藏, 能够为我国生物资源的进一步开发利用提供保障。

东北大小兴安岭地区是我国唯一的寒温带和温带气候区, 具有多样的生态系统类型和丰富的物种多样性, 生长着我国最重要的寒温带针叶林和典型的温带针阔混交林。在这里, 虽然过去开展了一些菌物资源的调查, 但是这些研究只涉及到了部分地点和少数的菌物类群, 而且研究手段单一, 因此有必要进行综合系统的菌物资源考察。基于此, 科技部启动了科技基础性工作专项项目“东北大小兴安岭地区菌物资源考察(2014FY210400)”, 起止时间为2014年5月至2019年4月。本项目主要针对东北大小兴安岭地区的森林、草地、湿地、农田等生境进行广泛、系统地细菌、地衣、真菌、黏菌等菌类标本采集和菌株分离, 并结合来自该地区的馆藏标本, 通过形态学、生理生化、DNA条形码技术等进行菌类物种鉴定。项目组由中国科学院微生物研究所、北京林业大学、中国科学院沈阳应用生态研究

所、吉林农业大学和东北林业大学等5家单位34名研究人员组成。该项目实施过程中共组织110余人次赴大小兴安岭地区考察, 考察地点涉及89个自然保护区、周边林业局及林场。共采集并保存菌类标本10,000余份, 分离菌种10,000余株, 鉴定菌物2,056种, 其中包括新种22个, 中国新记录种71个。22个新种分别是: 单系薄孔菌(*Antrodia monomitica* Yuan Y. Chen)、浅黄产丝齿菌(*Hyphodontia bubalina* Min Wang, Yuan Y. Chen & B. K. Cui)、蒙古产丝齿菌(*Hyphodontia mongolica* Min Wang, Yuan Y. Chen & B. K. Cui)、东亚林氏孔菌(*Lindneria asiae-orientalis* S. L. Liu & S. H. He)、榆生靴耳(*Crepidotus ulmicolus* T. Bau & Y. P. Ge)、兴安红菇(*Russula khinganensis* G. J. Li & R. L. Zhao)、蒙古灰蓝孔菌(*Cyanosporus mongolicus* B. K. Cui, L. L. Shen & Y. C. Dai)、拟白小鬼伞(*Coprinellus pseudodisseminatus* T. Bau & M. Huang)、赭黄靴耳(*Crepidotus lutescens* T. Bau & Y. P. Ge)、淡鲑色乳菇(*Lactarius dilutisalmoneus* X. H. Wang, S. F. Shi & T. Bau)、橄榄裂皮乳菇(*Lactarius olivaceorimosellus* X. H. Wang, S. F. Shi & T. Bau)、粉褶小菇(*Mycena entolomoides* T. Bau)、葡萄酒褐红菇(*Russula vinosobrunneola* G. J. Li & R. L. Zhao)、内蒙蘑菇(*Agaricus neimengguensis* M. Q. He & R. L. Zhao)、粉霜甘露衣(*Circinaria laxilobata* G. Ismayil, A. Abbas & S. Y. Guo)、煤污黑星菌(*Venturia*

基金项目: 科技部科技基础性工作专项(2014FY210400)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: guold@im.ac.cn

fuliginosa Y. Zhang ter & J. Q. Zhang)、中华黑星菌 (*Venturia chinensis* Y. Zhang ter & J. Q. Zhang)、黑褐隔孢赤壳 (*Thyronectria atrobrunnea* Z. Q. Zeng & W. Y. Zhuang)、纤孔菌赤壳 (*Cosmospora inonoticola* Z. Q. Zeng & W. Y. Zhuang)、中华假红杆菌 (*Pseudorhodobacter sinensis* A. H. Li)、水生假红杆菌 (*Pseudorhodobacter aquaticum* A. H. Li)、伊春高杯菌 (*Craterium yichunensis* S. Y. Liu, F. Y. Zhao & Y. Li)。完成《中国大小兴安岭地衣名录》、《中国大小兴安岭真菌名录》、《中国大小兴安岭黏菌名录及图鉴》和《中国大小兴安岭细菌名录》；完成《中国东北大小兴安岭地区菌类资源濒危状况与保护策略》和《中国东北大小兴安岭地区经济真菌资源开发利用策略》研究报告。

本专刊是基于该项目的部分成果撰写而成的，包括菌物的种群遗传结构多样性、物种多样性、群落结构及其与环境的关系。例如，吕美林等(2019)通过对大兴安岭的9个代表市县的枯枝落叶、腐殖质、土壤和粪便等样品的真菌分离培养，结合形态学和分子生物学技术，共鉴定出毛霉门真菌3目8科10属38种，明确了该地区的优势属和优势种及其在全国的分布格局。任梅蓉等(2019)基于大小兴安岭的标本馆馆藏及新采集的标本，明确该地区梅衣科岛衣类和袋衣类地衣11属31种，分析了该地衣类群的地理成分以及某些种类的濒危状况。余仲东等(2019)通过对分离自我国大小兴安岭和其他地区黄曲霉的种群遗传结构进行分析，揭示了其基因型、产毒特性、地理分布和农作物类型间的关系。曹槟等(2019)构建了采自大小兴安岭和世界范围内红菇属(*Russula*)代表性物种的ITS序列系统发育图谱，阐明了大小兴安岭地区红菇属真菌的地理组成成分。图力古尔等(2019)对大小兴安岭地区伞菌和牛

肝菌类的物种多样性和区系组成等进行了研究，共鉴定出661种(包括变种)，包括食用菌185种，药用菌92种，有毒菌110种；并分析了物种的地理区系组成。袁海生等(2019)利用模型分析预测了东北4种林木干基腐朽病原真菌潜在分布范围及其生态位。李俊凝等(2019)分析了小兴安岭丰林国家级自然保护区固定样地中木腐真菌的物种多样性和数量与倒木的种类、数量、腐朽程度、直径大小等的相关性，研究结果对于预测森林生态系统中木腐真菌的发生具有重要理论意义。崔宝凯等(2019)研究了大小兴安岭地区落叶松属(*Larix*)、松属(*Pinus*)、冷杉属(*Abies*)和云杉属(*Picea*)4类针叶树倒木上木腐真菌的种类及其腐朽类型，并选取具有代表性的地点开展了木腐真菌群落多样性及其与环境因子的相关性研究。赵凤云等(2019)在小兴安岭的汤旺河兴安石林森林公园和胜山国家级自然保护区共鉴定了4目8科17属44种黏菌，分析了不同生态系统中的优势种类及其群落组成的差异，阐明了植被类型对黏菌的物种组成和多样性有着重要的影响。刘君等(2019a)揭示了大小兴安岭地区土壤可培养细菌的物种多样性和群落结构特征。刘君等(2019b)利用高通量测序技术揭示了小兴安岭大亮子河国家森林公园不同生境下土壤细菌的多样性及其驱动因子。

总之，本专刊系统总结了大小兴安岭地区部分菌物类群的多样性、群落结构、功能类型及其与环境的关系，能够为该地区菌物资源的保护与可持续利用提供支撑。

文中引用的文献见附录1 (<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019293-1.pdf>)

(责任编辑：周玉荣)

参考文献

- Bau T, Wang XS, Zhang P (2019) Floristic of agarics and boletus in the Greater and Lesser Khinggan Mountains. *Biodiversity Science*, 27, 867–873. (in Chinese with English abstract) [图力古尔, 王雪珊, 张鹏 (2019) 大小兴安岭地区伞菌和牛肝菌类区系. 生物多样性, 27, 867–873.]
- Cao B, Li GJ, Zhao RL (2019) Species diversity and geographic components of *Russula* from the Greater and Lesser Khinggan Mountains. *Biodiversity Science*, 27, 854–866. (in Chinese with English abstract) [曹槟, 李国杰, 赵瑞琳 (2019) 大小兴安岭地区红菇属物种多样性及其地理成分. 生物多样性, 27, 854–866.]
- Cui BK, Yuan HS, Zhou LW, He SH, Wei YL (2019) Diversity of wood-decaying fungi in conifer trees of the Greater and Lesser Khinggan Mountains. *Biodiversity Science*, 27, 887–895. (in Chinese with English abstract) [崔宝凯, 袁海生, 周丽伟, 何双辉, 魏玉莲 (2019) 大小兴安岭针叶树倒木上木腐真菌的物种多样性. 生物多样性, 27, 887–895.]
- Li JN, Li T, Wei YL (2019) Relationship between diversity of wood-decaying fungi and their host wood in the Fenglin National Nature Reserve. *Biodiversity Science*, 27, 880–886. (in Chinese with English abstract) [李俊凝, 李通, 魏玉莲 (2019) 丰林国家级自然保护区木腐真菌多样性与寄主倒木的关系. 生物多样性, 27, 880–886.]
- Liu J, Wang N, Cui DZ, Lu L, Zhao M (2019a) Diversity of bacterial resources in the Greater and Lesser Khinggan Mountains. *Biodiversity Science*, 27, 903–910. (in Chinese with English abstract) [刘君, 王宁, 崔岱宗, 卢磊, 赵敏 (2019) 大小兴安岭可培养细菌的资源多样性. 生物多样性, 27, 903–910.]
- Liu J, Wang N, Cui DZ, Lu L, Zhao M (2019) Community structure and diversity of soil bacteria in different habitats of Da Liangzihe National Forest Park in the Lesser Khinggan Mountains. *Biodiversity Science*, 27, 911–918. (in Chinese with English abstract) [刘君, 王宁, 崔岱宗, 卢磊, 赵敏 (2019) 小兴安岭大亮子河国家森林公园不同生境下土壤细菌多样性和群落结构. 生物多样性, 27, 911–918.]
- Lü ML, Liu Z, Song Z, Wang YN, Liu XY (2019) Diversity and distribution of culturable Mucoromycota fungi in the Greater Khinggan Mountains, China. *Biodiversity Science*, 27, 821–832. (in Chinese with English abstract) [吕美林, 刘泽, 宋震, 王亚宁, 刘小勇 (2019) 大兴安岭地区可培养毛霉门真菌多样性与分布. 生物多样性, 27, 821–832.]
- Ren MR, Yang QX, Wei XL (2019) Species diversity of Cetrarioid and Hypogymnoid lichens (Parmeliaceae, Ascomycota) from the Greater and Lesser Khinggan Mountains in Northeast China. *Biodiversity Science*, 27, 833–841. (in Chinese with English abstract) [任梅蓉, 杨秋霞, 魏鑫丽 (2019) 东北大小兴安岭地区梅衣科岛衣类和袋衣类地衣物种多样性. 生物多样性, 27, 833–841.]
- Yu ZD, Yu ZH, Jin SY, Wang L (2019) Genetic diversity and toxin-producing characters of *Aspergillus flavus* from China. *Biodiversity Science*, 27, 842–853. (in Chinese with English abstract) [余仲东, 余知和, 金世宇, 王龙 (2019) 我国黄曲霉遗传多样性与产毒特性. 生物多样性, 27, 842–853.]
- Yuan HS, Wei YL, Zhou LW, Qin WM, Cui BK, He SH (2019) Potential distribution and ecological niches of four butt-rot pathogenic fungi in Northeast China. *Biodiversity Science*, 27, 873–879. (in Chinese with English abstract) [袁海生, 魏玉莲, 周丽伟, 秦问敏, 崔宝凯, 何双辉 (2019) 东北4种林木干基腐朽病原真菌潜在分布范围预测及其生态位分析. 生物多样性, 27, 873–879.]
- Zhao FY, Li Y, Hsiang T, Liu SY (2019) Species diversity of myxomycetes in two forests of the Lesser Khinggan Mountains, China. *Biodiversity Science*, 27, 896–902. (in Chinese with English abstract) [赵凤云, 李玉, Tom Hsiang, 刘淑艳 (2019) 小兴安岭两种林地的黏菌物种多样性. 生物多样性, 27, 896–902.]



•研究报告•

大兴安岭地区可培养毛霉门真菌多样性与分布

吕美林^{1,2} 刘 泽³ 宋 震¹ 王亚宁¹ 刘小勇^{1*}

1(中国科学院微生物研究所真菌学国家重点实验室, 北京 100101)

2(中国科学院大学, 北京 100049)

3(北京林业大学林学院, 北京 100083)

摘要: 为查明大兴安岭地区可培养毛霉门真菌的资源、多样性及其分布, 本研究选取9个代表市县, 采集了279份枯枝落叶、腐殖质、土壤和粪便样品, 采用稀释平板挑取法、稀释平板切块法和样品直接培养挑取法进行分离培养。通过形态初步观察鉴定, 共得到毛霉门真菌1,153株。选取代表性的菌株706株, 基于真菌分子条形码ITS rDNA进行分子系统发育多样性分析, 明确了毛霉门真菌总计3目8科10属38种。优势属为被孢霉属(*Mortierella*)、伞形霉属(*Umbelopsis*)和毛霉属(*Mucor*), 优势种为类变形被孢霉(*Mortierella amoeboides*)、冻土毛霉(*Mucor hiemalis*)和深黄伞形霉(*Umbelopsis isabellina*)。本文同时汇总了全国已报道毛霉亚门和被孢霉亚门共计26属的分布, 分析了大兴安岭优势属和优势种在全国的分布。按三大主要生态区(东部湿润、半湿润生态区, 西北干旱、半干旱生态区和青藏高原高寒生态区)对所有属进行区域分析, 结果表明: 有9个属在3个大区都有分布; 对特有属而言, 东部湿润、半湿润生态区发现9个, 西北干旱、半干旱生态区仅有1个, 青藏高原高寒生态区未发现。

关键词: 大兴安岭; 毛霉目; 被孢霉目; 多样性; 分布

Diversity and distribution of culturable Mucoromycota fungi in the Greater Khingan Mountains, China

Meilin Lü^{1,2}, Ze Liu³, Zhen Song¹, Yaning Wang¹, Xiaoyong Liu^{1*}

1 State Key Laboratory of Mycology, Institute of Microbiology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

3 College of Forestry, Beijing Forestry University, Beijing 100083

Abstract: To investigate the resources, diversity and distribution of culturable mucoromycotan fungi in the Greater Khingan Mountains, 279 samples including dry branches and fallen leaves, humus, soil and faeces were collected from nine representative counties and cities. A total of 1,153 strains of mucoromycotan fungi were isolated using a dilution plate, cutting and direct incubation methods. Among the 1,153 strains, 706 representatives were analyzed on the basis of fungal molecular barcode ITS rDNA. These mucoromycotan fungi were classified into 3 orders, 8 families, 10 genera and 38 species. Dominant genera were *Mortierella*, *Umbelopsis*, and *Mucor*, while dominant species were *Mortierella amoeboides*, *Mucor hiemalis*, and *Umbelopsis isabellina*. This paper also summarized all 26 genera of Mucoromycotina and Mortierellomycotina reported in China, and the distribution of the dominant genera and species of the Greater Khingan Mountains were analyzed. In addition, regional distribution of all genera was analyzed with regard to three major ecological regions (Eastern wet and semi-humid ecological regions, northwestern arid and semi-arid ecological regions and the Tibetan Plateau alpine ecological regions). The results showed that nine genera were distributed in all the three regions. For endemic genera, nine were found in the Eastern wet and semi-humid ecological region, only one in northwestern arid and semi-arid ecological region, and none in the Tibetan Plateau alpine ecological regions.

Key words: the Greater Khingan Mountains; Mucorales; Mortierellales; diversity; distribution

随着生物学的发展,传统接合菌的分类系统一直在发生着变化,最初根据有性繁殖接合孢子、无性繁殖孢子囊以及无隔多核菌丝等形态特征,归为单独的一个门,即接合菌门。Hibbett 等(2007)将传统接合菌门分为4个亚门,即毛霉亚门、梳霉亚门、虫霉亚门和捕虫霉亚门。四年后Hoffmann等(2011)建立了第五个亚门,即被孢霉亚门。随后McLaughlin 和Spatafora (2014)将虫霉亚门提升为虫霉门。最近, Spatafora等(2016)根据基因组数据将传统接合菌重新划分,归为两个门,即捕虫霉门和毛霉门。其中捕虫霉门包括虫霉亚门、梳霉亚门和捕虫霉亚门,毛霉门包括球囊霉亚门、被孢霉亚门和毛霉亚门。

毛霉门真菌在自然界中分布广泛,腐生于土壤、动物粪便、动植物残体等基物中,或寄生于动植物甚至其他真菌(包括其他毛霉门真菌)中。毛霉门真菌作为真菌的重要组成部分,在农业、工业、食品业和医学方面都有着重要影响(王伟平等, 2012; 冉春霞和阚建全, 2015)。在农业方面,致腐毛霉门真菌会对采摘后的果蔬产品产生危害,使果蔬的储藏期缩短,影响果蔬质量,造成腐烂(顾沛雯等, 2012)。工业上,毛霉门真菌可用于生产酶制剂和油脂等(吕珊珊等, 2016; 王鸿超等, 2016)。在食品业,毛霉门真菌可以用来生产淀粉和多糖,制作腐乳等(王伟平等, 2012; 冉春霞和阚建全, 2015)。在医学方面,部分毛霉门真菌是不可忽视的致病菌,如导致人和牲畜共患的毛霉门真菌病(Zygomycosis; 贺丹等, 2007; 李月越等, 2016; 吕红莉等, 2016)。因此,对毛霉门真菌进行合理开发利用和有效防治意义重大。目前我国报道过且存活的毛霉门真菌不到世界的1/4 (郑儒永和刘小勇, 2018),大量潜在的物种有待分离、鉴定、认识和开发。

大兴安岭位于黑龙江省和内蒙古自治区结合部,是内蒙古高原和松辽平原的分水岭,是我国唯一的寒温带湿润季风气候区,该地原始森林茂密,是我国重要的林业基地之一(冀锦华等, 2016)。目前对大兴安岭地区的真菌调查研究多集中在大型真菌,对于毛霉门真菌只有少数零星的报道(冀锦华等, 2016; 张鹏, 2017)。对大兴安岭地区的毛霉门真菌生物多样性进行深入研究有助于对其的保护、保藏、合理开发和可持续利用,同时有效防治毛霉门真菌病害。

1 材料与方法

1.1 样品来源

从大兴安岭地区的漠河县、塔河县、呼玛县、根河市、额尔古纳市、呼伦贝尔市、阿尔山市、扎兰屯市和黑河市等9个代表市县采集样品279份,其中粪便17份,腐殖质89份,枯枝落叶45份,土壤128份。

1.2 物种鉴定

1.2.1 菌株分离

菌株分离采用稀释平板挑取法(土壤、腐殖质、粪便)、稀释平板切块法(土壤、腐殖质、粪便)和样品直接培养挑取法(主要是枯枝落叶)。

稀释平板挑取法具体操作如下:称取样品1 g,研钵研碎,移入50 mL试管中,加入9 mL无菌蒸馏水,振荡混合均匀,得到 10^{-1} g/mL样品悬浮液;然后吸取1 mL该悬浮液到新试管中,加入9 mL无菌蒸馏水,振荡混合均匀,得到 10^{-2} g/mL样品悬浮液,依此类推,得到 10^{-3} g/mL和 10^{-4} g/mL样品悬浮液。吸取200 μ L 10^{-4} g/mL样品悬浮液滴在直径6 cm的PDA (马铃薯200 g/L,葡萄糖20 g/L,琼脂20 g/L) 平板上(抗生素氨苄西林钠和硫酸链霉素的浓度均为100 mg/mL),用无菌玻璃珠(直径3 mm)涂布,分别置于10℃、25℃和35℃培养,各重复3皿。每隔12 h 在实体显微镜下检查1次,一旦发现单菌落,及时挑取到新的PDA平板上继续纯培养。

稀释平板切块法具体操作如下:称取样品1 g,移入250 mL三角瓶中,加入100 mL无菌蒸馏水,用磁力搅拌器搅拌10 min,形成 10^{-2} g/mL悬浮液;吸取该悬浮液200 μ L,移入1.5 mL离心管中,加入800 μ L无菌蒸馏水,振荡混合均匀。吸取该菌悬液200 μ L滴在9 cm MEA (麦芽提取物20 g/L,鱼粉蛋白胨1 g/L,葡萄糖20 g/L,琼脂20 g/L) 平板上,用无菌玻璃珠(直径3 mm)涂布,在超净工作台中将涂布后的平板切分为50个独立小块,转移到50个6 cm MEA平板上(抗生素氨苄西林钠和硫酸链霉素的浓度均为100 mg/mL),3组重复,分别置于10℃、25℃、35℃培养。每隔12 h 在实体显微镜下检查1次,一旦发现单菌落,及时挑取到新的MEA平板上继续纯培养。

样品直接培养挑取法具体操作如下:将MEA 和PDA培养基(抗生素氨苄西林钠和硫酸链霉素的

浓度均为100 mg/mL)倒入直径9 cm培养皿内,用镊子取样品直接放在培养基表面;树枝、枯叶等基物在接种前先用75%酒精消毒,然后用无菌水冲洗,每份样品2组重复。分别置于10℃、25℃、35℃培养,每隔12 h在实体显微镜下检查1次,一旦发现单菌落,及时挑取到新的相应培养基的平板上继续纯培养。

菌种纯化采用划线法和单孢分离法。划线法中,接种环在无菌蒸馏水中浸泡一下,在体视镜下用无菌接种针沾取单个生长的孢子囊,于PDA和MEA平板(含抗生素氨苄西林钠和硫酸链霉素)表面轻轻划线,培养皿封口并倒置于合适温度下培养,及时检查并挑取单菌落于新培养基上培养和转管保藏。单孢分离法则挑取孢子囊,放入含1 mL无菌蒸馏水的试管中,剧烈振荡使孢囊壁消解或破裂释放出孢囊孢子,振荡混匀制成孢子悬浮液。吸取100 μL孢子悬浮液,移入新的含900 μL无菌水的试管中稀释。连续稀释到 10^{-3} ~ 10^{-6} 倍,各吸取100 μL的孢子悬浮液,滴入含有抗生素(氨苄西林钠和硫酸链霉素)的PDA培养皿中,用3 mm玻璃珠旋转涂布均匀,室温倒置培养,及时观察,在培养皿底部标记能够有效分离的单菌落,切取单菌落的培养块,转至PDA培养皿中继续培养并转管保存(4℃,15%甘油)。

1.2.2 形态鉴定

待菌落成熟后,挑取菌丝制作玻片,在光学显微镜下进行形态观察,综合菌落、基础菌丝、气生菌丝、假根、匍匐丝、孢囊梗、囊托、孢子囊、囊轴以及孢囊孢子等形态特征进行初步的分类鉴定(Gams, 1977; Schipper, 1978a, b; O'Donnell, 1979; Zheng et al, 2007)。

1.2.3 分子鉴定

采用康为世纪(CWBIO)新型植物基因组DNA试剂盒提取细胞总DNA。通用引物对采用NS5: 5'-AAC TTA AAG GAA TTG ACG GAA G-3'; LR5: 5'-TCC TGA GGG AAA CTT CG-3' (White et al, 1990)。PCR扩增采用25 μL反应体系: 2 × Es Taq MasterMix 12.5 μL、ddH₂O 9.5 μL、5 μM引物(NS5和LR5)各1 μL, DNA模板1 μL。PCR反应条件为: 95℃ 5 min; 95℃ 1 min, 55℃ 50 s, 72℃ 1 min, 33个循环; 72℃ 10 min。PCR产物用1%琼脂糖凝胶电泳检测,由上海美吉生物医药科技有限公司北京分公司进行测序。测序采用通用引物ITS5 (5'-GGA

AGT AAA AGT CGT AAC AAG G-3') (White et al, 1990)。利用软件Geneious 8.1 (<http://www.geneious.com>)对测序结果进行自动拼接和人工校正(Kearse et al, 2012),然后在NCBI (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>)数据库中进行BLAST比对,以序列覆盖度90%和相似性97%作为参考阈值,以*Clonostachys*属为外群,用AliView 1.0.0进行多序列比对(Wagner et al, 2013),运用raxmlGUI 1.3以最大似然法(maximum likelihood)构建系统发育树,选用GTRGAMMA模型运算1,000次,输出最大似然树(Silvestro & Michalak, 2012),使用FigTree v1.4.3 (Rambaut, 2016)和生命树交互网站(<https://itol.embl.de/>)对构建的进化树进行编辑标示。

1.3 优势属种分析

优势属种和稀有属种分析主要按照吴雪梅(2010)^①的标准进行,属内物种数量占所有属整体物种数量的百分比 $\geq 10\%$ 的为优势属,1%~10%为常见属, $\leq 1\%$ 为稀有属;物种内菌株数量占所有物种整体菌株数量的百分比 $\geq 10\%$ 的为优势种,1%~10%为常见种, $\leq 1\%$ 为稀有种。

1.4 多样性分析

依据毛霉门各菌株的形态和分子鉴定结果,以各属物种和菌株数为指标,利用Excel文件Biodiversity.xlsx (Biodiversity Excel) (孔凡洲等, 2012)计算Shannon-Wiener多样性指数(H')、Simpson's多样性指数(D)和Pielou均匀度指数(E),分析大兴安岭地区毛霉门真菌的物种多样性。

$$H' = -\sum P_i \ln P_i \quad (1)$$

$$D = 1 - \sum P_i^2 \quad (2)$$

$$E = H'/\ln S \quad (3)$$

式中, P_i 表示第*i*种的多度比例, $P_i = N_i/N$; N_i 表示第*i*种的菌株数量, N 表示菌株数的总和, S 为群落中的总物种数。

1.5 全国分布

东亚季风和我国三级阶梯的地势相互结合形成了我国主要的气候特点,即东部湿润、西部干旱、青藏高原高寒。根据我国的气候和地势特点,以干燥度(年降水量、年蒸发量)与湿润状况、年均温度和地势差异为指标,划分出我国三大主要生态区:东部湿润、半湿润生态区,西北干旱、半干旱生态

^① 吴雪梅 (2010) 乌伊岭湿地水生真菌多样性的研究. 硕士学位论文, 东北林业大学, 哈尔滨.

区和青藏高原高寒生态区(傅伯杰等, 2001)。本文采用这一划分体系进行我国毛霉门真菌的统计分析。

2 结果

2.1 物种鉴定

共获得1,153株毛霉门真菌, 全部测定ITS序列, 选取测序质量较高且代表了所有形态类群的706株菌, 基于ITS rDNA进行分子系统发育多样性分析, 最大似然树如图1所示。结果表明, 来自大兴安岭地区的毛霉门真菌可归入3目8科10属38种(表1, 图1)。优势属为被孢霉属(*Mortierella*)、伞形霉属(*Umbelopsis*)和毛霉属(*Mucor*), 物种数占比分别为39.47%、15.78%和15.78%。常见属为根霉属(*Rhizopus*)、横梗霉属(*Lichtheimia*)、巴克斯霉属(*Backusella*)、小克银汉霉属(*Cunninghamella*)、须霉属(*Phycomyces*)、犁头霉属(*Absidia*)和接霉属(*Zygorhynchus*)。优势种为类变形被孢霉(*Mortierella amoeboides*)、冻土毛霉(*Mucor hiemalis*)和深黄伞形霉(*Umbelopsis isabellina*), 菌株数量占比分别为16.00%、13.86%和11.43%(表2)。常见种为小被孢霉(*Mortierella minutissima*)、轮枝被孢霉(*Mortierella verticillata*)、雅致小克银汉霉(*Cunninghamella elegans*)、细长被孢霉(*Mortierella elongata*)、高山被孢霉(*Mortierella alpina*)、矮小被孢霉(*Mortierella humilis*)、少根根霉(*Rhizopus oryzae*)、拉曼伞形霉(*Umbelopsis ramanniana*)、易脆毛霉(*Mucor fragilis*)、具棱伞形霉(*Umbelopsis angularis*)、长白伞形

霉(*Umbelopsis changbaiensis*)、微孢被孢霉(*Mortierella parvispora*)、伞房横梗霉(*Lichtheimia corymbifera*)、总状毛霉(*Mucor racemosus*)、灰绿犁头霉(*Absidia glauca*)、卷枝毛霉(*Mucor circinelloides*)和带状毛霉(*Mucor zonatus*)。

2.2 毛霉门真菌的基物分布

从粪便、腐殖质、枯枝落叶和土壤等不同基物分离出的毛霉门真菌在数量及种类上都有显著差异(图2)。土壤中分离到9个属(除横梗霉属), 其中被孢霉属的菌株数和物种数都最多(170株, 13种), 其次菌株数最多的是毛霉属(55株), 但其物种数量(5种)比伞形霉属(6种)少。腐殖质中分离到7个属, 菌株数和物种数最多的同样是被孢霉属(81株, 11种), 其次是伞形霉属(72株, 5种); 相比于土壤, 在腐殖质中分离到的伞形霉属的物种数量(6种)比毛霉属(2种)更多。枯枝落叶中分离到6个属, 同样是被孢霉属的菌株数和物种数最多(76株, 9种), 其次是伞形霉属(17株, 3种), 与其他基质相比, 枯枝落叶中分离到的小克银汉霉属菌株数更多(23株)。粪便中分离到4个属, 菌株数最多的是横梗霉属(16株), 其物种数和毛霉属一样, 都是2种, 而且横梗霉属只从粪便中分离得到, 其他基质中未分离到。

2.3 物种多样性

以各属物种和菌株数为指标, 计算大兴安岭地区的毛霉门多样性。结果表明大兴安岭地区物种丰富度为38, Shannon-Wiener多样性指数为2.786、Simpson's多样性指数为0.906, Pielou均匀度指数为0.777。

表1 大兴安岭地区毛霉门真菌物种数量及其占比

Table 1 Number and proportion of Mucromycota species in the Greater Khinggan Mountains

类别 Category	目 Order	科 Family	属名 Genus	种数 Species number	占比 Percent (%)
优势属 Dominant genus	被孢霉目 Mortierellales	被孢霉科 Mortierellaceae	被孢霉属 <i>Mortierella</i>	15	39.47
	毛霉目 Mucorales	毛霉科 Mucoraceae,	毛霉属 <i>Mucor</i>	6	15.78
	伞形霉目 Umbelopsidales	伞形霉科 Umbelopsidaceae	伞形霉属 <i>Umbelopsis</i>	6	15.78
常见属 Common genus	毛霉目 Mucorales	根霉科 Rhizopodaceae	根霉属 <i>Rhizopus</i>	2	5.26
		横梗霉科 Lichtheimiaceae	横梗霉属 <i>Lichtheimia</i>	2	5.26
		巴克斯霉科 Backusellaceae	巴克斯霉属 <i>Backusella</i>	1	2.63
		小克银汉科 Cunninghamellaceae	小克银汉霉属 <i>Cunninghamella</i>	1	2.63
			犁头霉属 <i>Absidia</i>	1	2.63
		须霉科 Phycomycetaceae	须霉属 <i>Phycomyces</i>	1	2.63
		毛霉科 Mucoraceae	接霉属 <i>Zygorhynchus</i>	1	2.63
合计 Total	3	8	10	38	100

表2 大兴安岭地区毛霉门各物种菌株数及其占比

Table 2 Number and proportion of each species strains of Mucoromycotain the Greater Khingan Mountains

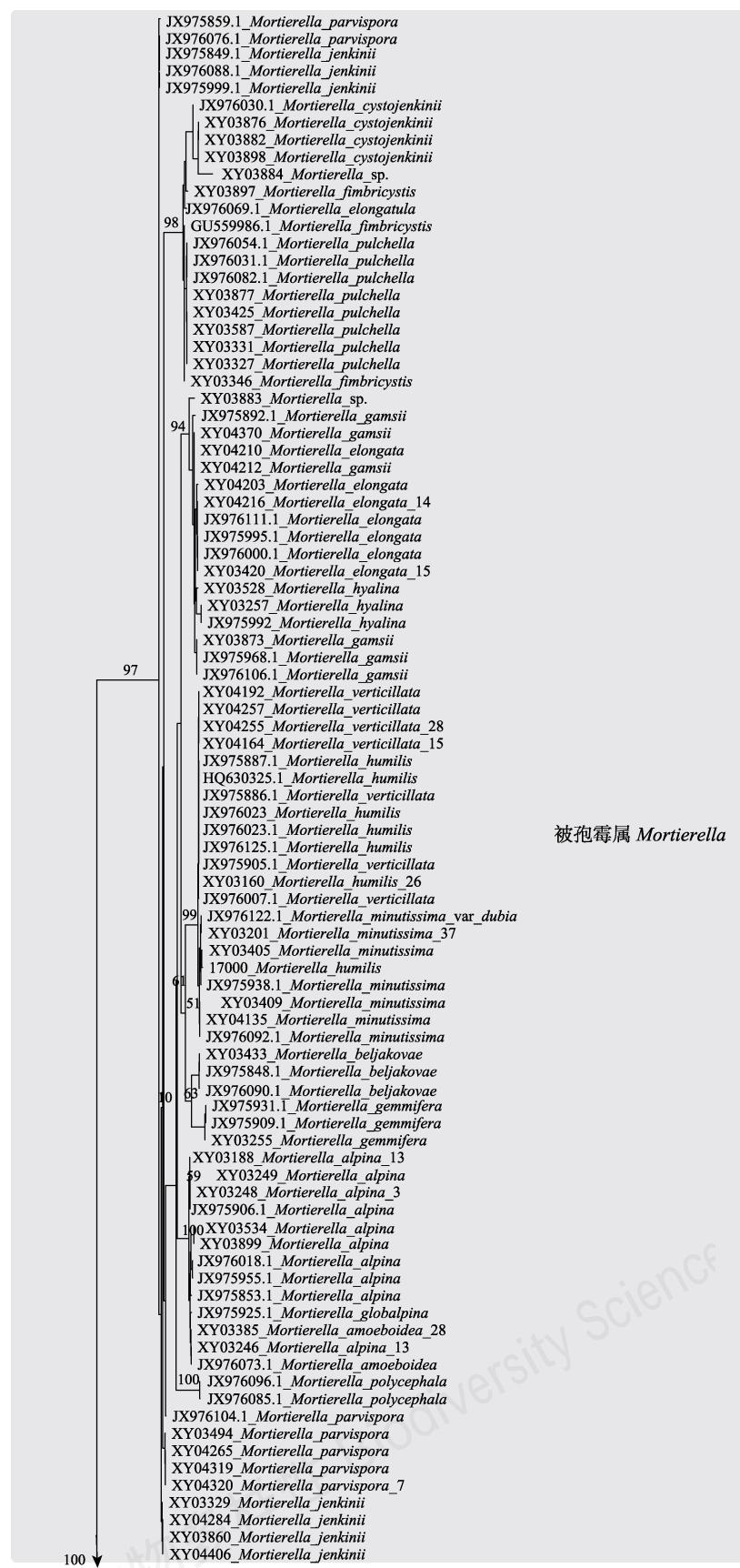
类别 Category	物种 Species	株数 Strain number	占比 Percent (%)
优势种 Dominant species	类变形被孢霉 <i>Mortierella amoeboides</i>	112	16.00
	冻土毛霉 <i>Mucor hiemalis</i>	97	13.86
	深黄伞形霉 <i>Umbelopsis isabellina</i>	80	11.43
常见种 Common species	小被孢霉 <i>Mortierella minutissima</i>	47	6.71
	轮枝被孢霉 <i>Mortierella verticillata</i>	46	6.57
	雅致小克银汉霉 <i>Cunninghamella elegans</i>	42	6.00
	细长被孢霉 <i>Mortierella elongata</i>	33	4.71
	高山被孢霉 <i>Mortierella alpina</i>	31	4.43
	矮小被孢霉 <i>Mortierella humilis</i>	28	4.00
	少根根霉 <i>Rhizopus oryzae</i>	28	4.00
	拉曼伞形霉 <i>Umbelopsis ramanniana</i>	16	2.29
	易脆毛霉 <i>Mucor fragilis</i>	15	2.14
	具棱伞形霉 <i>Umbelopsis angularis</i>	14	2.00
	长白伞形霉 <i>Umbelopsis changbaiensis</i>	12	1.71
	微孢被孢霉 <i>Mortierella parvispora</i>	11	1.57
	伞房横梗霉 <i>Lichtheimia corymbifera</i>	10	1.43
	总状毛霉 <i>Mucor racemosus</i>	9	1.29
稀有种 Rare species	灰绿犁头霉 <i>Absidia glauca</i>	9	1.29
	卷枝毛霉 <i>Mucor circinelloides</i>	8	1.14
	带状毛霉 <i>Mucor zonatus</i>	8	1.14
	葡萄色伞形霉 <i>Umbelopsis vinacea</i>	6	0.86
	总状横梗霉 <i>Lichtheimia ramosa</i>	6	0.86
	华美被孢霉 <i>Mortierella pulchella</i>	5	0.71
	詹金氏被孢霉 <i>Mortierella jenkinii</i>	4	0.57
	小孢根霉 <i>Rhizopus microsporus</i>	4	0.57
	伞形霉属一种 <i>Umbelopsis</i> sp.	4	0.57
	盖姆斯被孢霉 <i>Mortierella gamsii</i>	3	0.43
	囊詹金氏被孢霉 <i>Mortierella cystojenkinii</i>	3	0.43
	双型伞形霉 <i>Umbelopsis dimorpha</i>	2	0.29
	菌囊被孢霉 <i>Mortierella fimbricystis</i>	2	0.29
	管孢巴克斯霉 <i>Backusella tuberculispora</i>	2	0.29
	无色被孢霉 <i>Mortierella hyalina</i>	2	0.29
	被孢霉属一种 <i>Mortierella</i> sp.	2	0.29
	贝氏被孢霉 <i>Mortierella beljakovae</i>	1	0.14
	卵孢毛霉 <i>Mucor moelleri</i>	1	0.14
	产芽孢被孢霉 <i>Mortierella gemmifera</i>	1	0.14
	布拉克须霉 <i>Phycomyces blakesleeanus</i>	1	0.14
	异形接霉 <i>Zygorhynchus heterogamus</i>	1	0.14
合计 Total	38	706	100

2.4 毛霉门在我国的分布

本文统计了目前全国已报道的毛霉门毛霉亚门和被孢霉亚门共计26个属的分布(表3)。东部湿润、半湿润生态区(由除新疆、内蒙古、宁夏、甘肃、青海和西藏之外的所有地区组成)目前已报道的毛霉亚门和被孢霉亚门有25个属(只有旋枝霉属(*Pirella*)没有报道),包括此次大兴安岭发现的10个

属(占全国已报道属数的40.00%);西北干旱、半干旱生态区(主要包括新疆、内蒙古、宁夏和甘肃)目前已报道的毛霉亚门和被孢霉亚门有15个属,包括此次大兴安岭发现的7个属(46.67%);青藏高原高寒生态区(主要包括青海和西藏)目前已报道的毛霉亚门和被孢霉亚门有11个属,包括此次大兴安岭发现的7个属(63.64%)。

研究报告



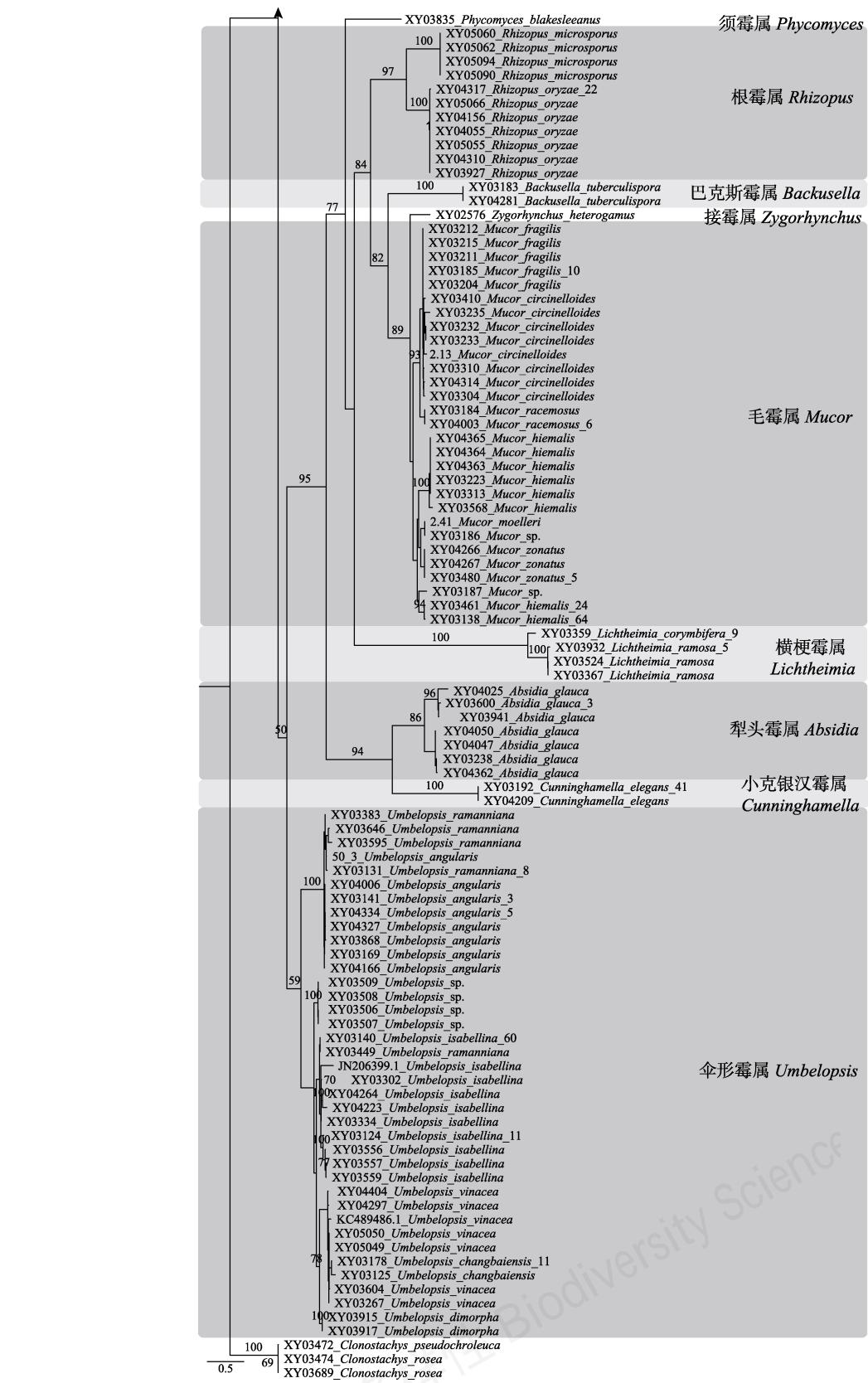


图1 基于ITS rDNA序列构建的大兴安岭地区毛霉门真菌的最大似然树, *Clonostachys*属为外群。

Fig. 1 Phylogenetic tree of Mucoromycota in the Greater Khingan Mountains based on ITS rDNA sequences constructed by the criterion of maximum likelihood with *Clonostachys* as outgroup.

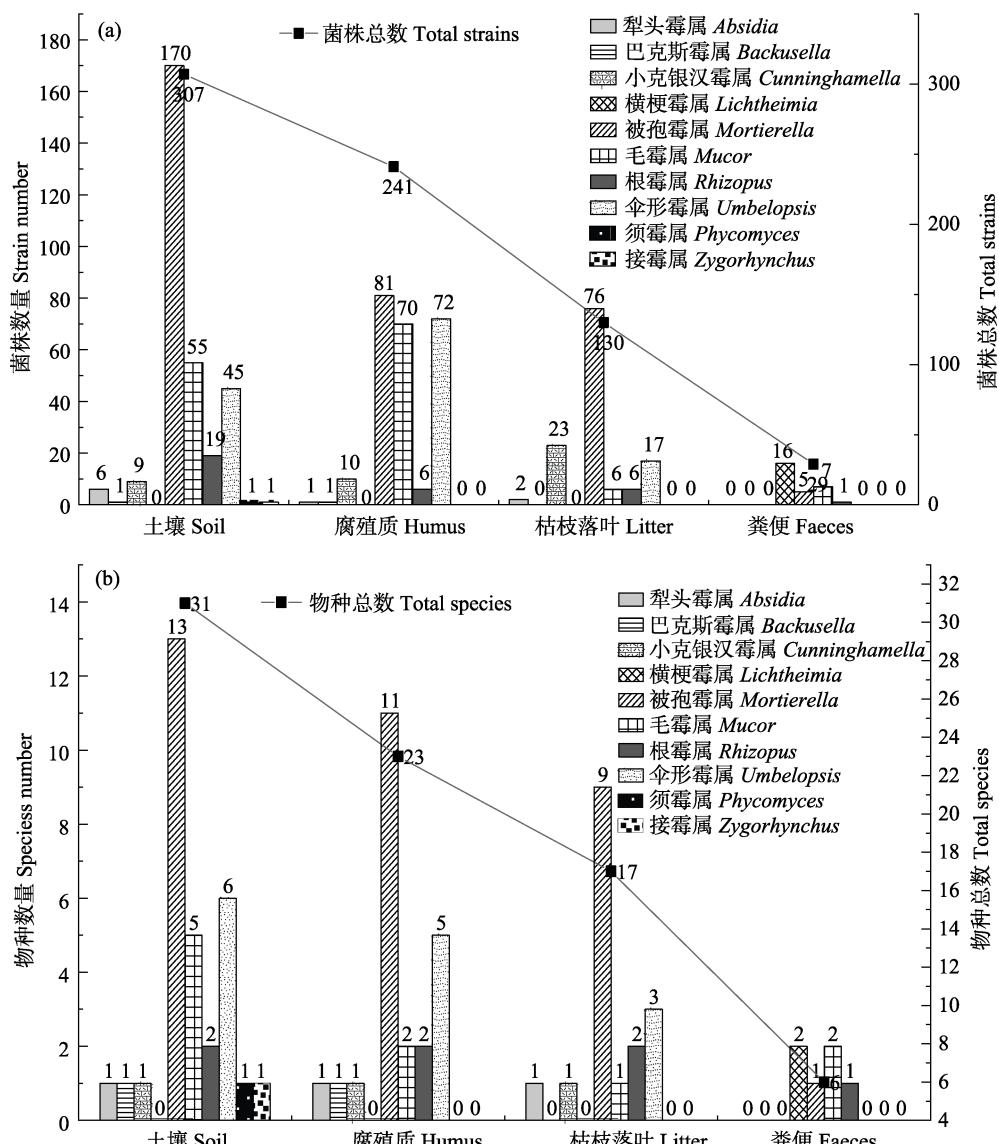


图2 大兴安岭地区不同基物分离的毛霉门各属菌株数(a)及物种数(b)

Fig. 2 Strain number (a) and species number (b) within genera of Mucoromycota from different substrates in the Greater Khinggan Mountains

大兴安岭的优势种冻土毛霉仅在台湾、辽宁、湖南、陕西、甘肃、青海、新疆有分布，深黄伞形霉只在吉林、辽宁、内蒙古、四川有分布，而类变形被孢霉目前只在西藏有发现。

对3个生态区特有属和共有属进行分析(图3)，结果表明有9个属在3个大区都有分布，占全国毛霉亚门和被孢霉亚门分布的33.33%，包括被孢霉属、毛霉属、根霉属、伞形霉属、犁头霉属、小克银汉霉属、放射毛霉属(*Actinomucor*)、根毛霉属(*Rhizomucor*)和倚囊霉属(*Pilaira*)；西北干旱、半干旱生态区有1个特有属，即旋枝霉属；而东部湿润、半湿润

和西北干旱、半干旱两个生态区共有属有5个，为横梗霉属、卷霉属(*Circinella*)、笄霉属(*Choanephora*)、水玉霉属(*Pilobolus*)和枝霉属(*Thamnidium*)；东部湿润、半湿润和青藏高原高寒两个生态区共有属有2个，为接霉属和共头霉属(*Syncephalastrum*)；东部湿润、半湿润生态区特有属最多，为9个，占全国毛霉门真菌的33.33%，包括须霉属、伞菌霉属(*Spinellus*)、巴克斯霉属、泼氏霉属(*Poitrasia*)、头珠霉属(*Piptocephalis*)、布拉霉属(*Blakeslea*)、钩枝霉属(*Thamnostylum*)、球托霉属(*Gongronella*)和丝枝霉属(*Chaetocladium*)；青藏高原高寒生态区未发现特有属。

表3 我国毛霉门各属的分布。EWER: 东部湿润、半湿润生态区; NAER: 西北干旱、半干旱生态区; TPER: 青藏高原高寒生态区。

Table 3 The distribution of genera within the Mucoromycota from China. EWER, Eastern wet and semi-humid ecological regions; NAER, Northwestern arid and semi-arid ecological regions; TPER, Tibetan Plateau alpine ecological regions.

属 Genus	分布地 Distribution area	生态区域 Ecological region
巴克斯霉属 <i>Backusella</i>	江西、台湾 Jiangxi, Taiwan	EWER
被孢霉属 <i>Mortierella</i>	北京、重庆、福建、广东、湖北、河北、河南、吉林、江苏、江西、内蒙古、宁夏、青海、四川、山东、陕西、天津、台湾、新疆、西藏、云南、浙江 Beijing, Chongqing, Fujian, Guangdong, Hubei, Hebei, Henan, Jilin, Jiangsu, Jiangxi, Neimenggu, Ningxia, Qinghai, Sichuan, Shandong, Shaanxi, Tianjin, Taiwan, Xinjiang, Xizang, Yunnan, Zhejiang	EWER, NAER, TPER
布拉霉属 <i>Blakeslea</i>	福建、海南、江苏、上海、台湾、浙江 Fujian, Hainan, Jiangsu, Shanghai, Taiwan, Zhejiang	EWER
放射毛霉属 <i>Actinomucor</i>	安徽、北京、福建、甘肃、广东、广西、湖北、河北、香港、吉林、江苏、辽宁、内蒙古、宁夏、青海、四川、山东、山西、陕西、天津、台湾、新疆、西藏、云南、浙江 Anhui, Beijing, Fujian, Gansu, Guangdong, Guangxi, Hubei, Hebei, Hong Kong, Jilin, Jiangsu, Liaoning, Neimenggu, Ningxia, Qinghai, Sichuan, Shandong, Shanxi, Shaanxi, Tianjin, Taiwan, Xinjiang, Xizang, Yunnan, Zhejiang	EWER, NAER, TPER
根毛霉属 <i>Rhizomucor</i>	北京、湖北、河北、四川、山东、陕西、台湾、新疆、西藏、云南、浙江 Beijing, Hubei, Hebei, Sichuan, Shandong, Shaanxi, Taiwan, Xinjiang, Xizang, Yunnan, Zhejiang	EWER, NAER, TPER
根霉属 <i>Rhizopus</i>	北京、重庆、福建、甘肃、广东、广西、贵州、海南、湖北、河北、黑龙江、湖南、吉林、江苏、江西、辽宁、内蒙古、宁夏、青海、四川、山东、上海、山西、陕西、台湾、新疆、西藏、云南、浙江 Beijing, Chongqing, Fujian, Gansu, Guangdong, Guangxi, Guizhou, Hainan, Hubei, Hebei, Heilongjiang, Hunan, Jilin, Jiangsu, Jiangxi, Liaoning, Neimenggu, Ningxia, Qinghai, Sichuan, Shandong, Shanghai, Shanxi, Shaanxi, Taiwan, Xinjiang, Xizang, Yunnan, Zhejiang	EWER, NAER, TPER
共头霉属 <i>Syncephalastrum</i>	吉林、陕西、台湾、西藏 Jilin, Shaanxi, Taiwan, Xizang	EWER, TPER
钩枝霉属 <i>Thamnostylum</i>	台湾 Taiwan	EWER
横梗霉属 <i>Lichtheimia</i>	北京、黑龙江、内蒙古、宁夏、陕西、台湾 Beijing, Heilongjiang, Neimenggu, Ningxia, Shaanxi, Taiwan	EWER, NAER
笄霉属 <i>Choanephora</i>	安徽、北京、重庆、福建、海南、广东、广西、贵州、宁夏、山西、陕西、四川 Anhui, Beijing, Chongqing, Fujian, Hainan, Guangdong, Guangxi, Guizhou, Ningxia, Shanxi, Shaanxi, Sichuan	EWER
接霉属 <i>Zygorhynchus</i>	黑龙江、西藏 Heilongjiang, Xizang	EWER, TPER
卷霉属 <i>Circinella</i>	黑龙江、宁夏、陕西、台湾、西藏 Heilongjiang, Ningxia, Shaanxi, Taiwan, Xizang	EWER, NAER
犁头霉属 <i>Absidia</i>	甘肃、广东、黑龙江、吉林、江苏、宁夏、四川、陕西、台湾、新疆、西藏、云南、浙江 Gansu, Guangdong, Heilongjiang, Jilin, Jiangsu, Ningxia, Sichuan, Shaanxi, Taiwan, Xinjiang, Xizang, Yunnan, Zhejiang	EWER, NAER, TPER
毛霉属 <i>Mucor</i>	北京、甘肃、河北、黑龙江、湖南、江苏、辽宁、内蒙古、宁夏、青海、四川、山东、山西、陕西、台湾、新疆、云南、浙江 Beijing, Gansu, Hebei, Heilongjiang, Hunan, Jiangsu, Liaoning, Neimenggu, Ningxia, Qinghai, Sichuan, Shandong, Shanxi, Shaanxi, Taiwan, Xinjiang, Yunnan, Zhejiang	EWER, NAER, TPER
泼氏霉属 <i>Poitrasia</i>	北京、重庆、福建、广东、广西、海南、四川 Beijing, Chongqing, Fujian, Guangdong, Guangxi, Hainan, Sichuan	EWER
球托霉属 <i>Gongronella</i>	台湾 Taiwan	EWER
伞菌霉属 <i>Spinellus</i>	吉林 Jilin	EWER
伞形霉属 <i>Umbelopsis</i>	福建、湖北、黑龙江、吉林、辽宁、内蒙古、四川、香港、西藏、云南、浙江 Fujian, Hubei, Heilongjiang, Jilin, Liaoning, Neimenggu, Sichuan, Xianggang, Xizang, Yunnan, Zhejiang	EWER, NAER, TPER
水玉霉属 <i>Pilobolus</i>	重庆、宁夏、陕西、台湾 Chongqing, Ningxia, Shaanxi, Taiwan	EWER, NAER
丝枝霉属 <i>Chaetocladium</i>	台湾 Taiwan	EWER
头珠霉属 <i>Piptocephalis</i>	陕西、台湾 Shaanxi, Taiwan	EWER, NAER
小克银汉霉属 <i>Cunninghamella</i>	安徽、北京、福建、甘肃、广东、广西、贵州、海南、湖北、河北、黑龙江、香港、江苏、江西、辽宁、内蒙古、宁夏、青海、四川、上海、陕西、台湾、新疆、西藏、云南、浙江 Anhui, Beijing, Fujian, Gansu, Guangdong, Guangxi, Guizhou, Hainan, Hebei, Heilongjiang, Hong Kong, Jiangsu, Jiangxi, Liaoning, Neimenggu, Ningxia, Qinghai, Sichuan, Shanghai, Shaanxi, Taiwan, Xinjiang, Xizang, Yunnan, Zhejiang	EWER, NAER, TPER
须霉属 <i>Phycomyces</i>	黑龙江、台湾 Heilongjiang, Taiwan	EWER, NAER
旋枝霉属 <i>Pirella</i>	内蒙古 Neimenggu	NAER
倚囊霉属 <i>Pilaera</i>	江西、内蒙古、青海、新疆 Jiangxi, Neimenggu, Qinghai, Xinjiang	EWER, NAER, TPER
枝霉属 <i>Thamnidium</i>	宁夏、陕西、台湾 Ningxia, Shaanxi, Taiwan	EWER

黑体表示大兴安岭有分布。The black body indicates that it is distributed in the Greater Khinggan Mountains.

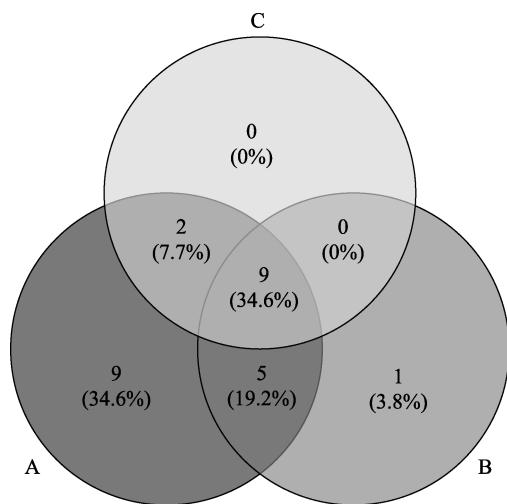


图3 不同地区特有属和共有属韦恩图。(A)东部湿润、半湿润生态区；(B)西北干旱、半干旱生态区；(C)青藏高原高寒生态区。

Fig. 3 The Venn diagram of endemic and common genera in different regions. (A) Eeastern wet and semi-humid ecological regions, (B) Northwestern arid and semi-arid ecological regions, (C) Tibetan Plateau alpine ecological regions northwestern arid and semi-arid ecological regions

3 讨论

本文对大兴安岭地区9个代表市县279份样品的毛霉门真菌资源进行调查, 共获得毛霉门真菌3目8科10属38种。与实验室前期对西藏地区32个代表市县261份样品中所分离得到的毛霉门真菌资源3目7科10属36种(李政宏等, 2018)进行比较, 发现被孢霉属、毛霉属和伞形霉属是大兴安岭地区的优势属, 而西藏地区优势属为被孢霉属和毛霉属, 即两个地区有着2个共同的优势属。西藏地区和大兴安岭地区都为中国典型的低温地域, 这一结果可以推演为被孢霉属和毛霉属是我国低温地区毛霉门真菌的优势类群。西藏地区毛霉属的物种种类要明显多于大兴安岭地区, 而大兴安岭地区则伞形霉属种类更多。

大兴安岭的优势种为类变形被孢霉、冻土毛霉和深黄伞形霉, 西藏地区优势种为匍枝根霉(*Rhizopus stolonifer*)、高山被孢霉(*Mortierella alpina*)和冻土毛霉, 即两个地区有1个共同的优势种。大兴安岭地区物种丰富度、Shannon-Wiener多样性指数、Simpson多样性指数和Pielou均匀度指数分别为38、2.786、0.906和0.777, 西藏地区分别为36、1.807、0.964和0.504(李政宏等, 2018)。两个地区物种丰富度

相当, 但大兴安岭地区的Shannon-Wiener多样性指数(H)明显大于西藏地区, 说明大兴安岭地区种间个体分布更均匀。这可能是因为西藏地区地理位置独特, 海拔温度差异更明显, 对物种分布影响较大(黄复生等, 1996)。

此次分离得到的毛霉门菌株总数和物种总数都遵循相同的顺序: 土壤 > 腐殖质 > 枯枝落叶 > 粪便。但因为各种基物的数量差异较大, 这一顺序不具有统计学上的意义。不同属在不同基质中的分布存在一定差异。被孢霉属在土壤中的菌株数明显高于其他3类基物, 但其物种数在土壤、腐殖质和枯枝落叶中差异不显著, 分别为13、11和9种。毛霉属和伞形霉属的物种数同样在土壤中最多, 但这两个属在腐殖质中分离到的菌株数都比在土壤中高。此外, 物种数和菌株数都较少的须霉属和接霉属都只在土壤中分离到。

就全国分布来说, 大兴安岭地区的优势属被孢霉属、毛霉属和伞形霉属在全国其他各个区域都有分布, 是全国范围内的广布属。优势种中的冻土毛霉也在全国其他各个区域都有分布, 是全国范围内的广布种。优势种中的深黄伞形霉除四川地区外, 只在吉林、辽宁、内蒙古3个北方地区有分布, 说明它在北方分布更为广泛。优势种之三的类变形被孢霉除了在大兴安岭和西藏有发现外, 在全国其他区域均未发现。此次在大兴安岭得到的所有毛霉门真菌种类有7个属曾在青藏地区(青海、西藏)有报道, 占63.64%, 且根据西藏地区和大兴安岭地区毛霉门真菌类群的比较, 这两个地区有着2个共同的优势属(被孢霉属和毛霉属)和1个共同的优势种(冻土毛霉), 大兴安岭地区的毛霉门真菌种类和青藏地区的更为相近, 而这两个地区属于不同的两个生态区, 生态环境对毛霉门真菌物种多样性的影响值得我们进行深入的研究。

致谢: 感谢中国科学院微生物研究所真菌学国家重点实验室的郭良栋研究员对本文的修改意见和建议, 感谢北方民族大学的白宇川和邓鹏程同学在分离菌种方面的帮助, 感谢中国科学院地理科学与资源研究所的王晶苑副研究员在我国生态区划方面提供的指导。

参考文献

- Fu BJ, Liu GH, Chen LD, Ma KM, Li JR (2000) Scheme of ecological regionalization in China. *Acta Ecologica Sinica*, 21, 1–6. (in Chinese with English abstract) [傅伯杰, 刘国华, 陈利顶, 马克明, 李俊然 (2000) 中国生态区划方案. 生态学报, 21, 1–6.]
- Gams W (1977) A key to the species of *Mortierella*. *Persoonia*, 9, 381–391.
- Gu PW, Zhang GD, Wang HR, Ding B (2012) Detection and control of postharvest pathogens of fruits and vegetables. *Journal of Agricultural Sciences*, 33, 1–6. (in Chinese with English abstract) [顾沛雯, 张光弟, 王华荣, 丁波 (2012) 果蔬采后致腐病菌检测及防治. 农业科学, 33, 1–6.]
- He D, Guo L, Wang L (2007) The present situation of zoonotic mycosis. *Chinese Journal of Mycology*, 2, 370–373. (in Chinese) [贺丹, 郭亮, 王丽 (2007) 人兽共患真菌病的现状. 中国真菌学杂志, 2, 370–373.]
- Hibbett DS, Binder M, Bischoff JF, Blackwell M, Cannon PF, Eriksson OE, Huhndorf S, James T, Kirk PM, Lucking R, Thorsten LH, Lutzoni F, Matheny PB, McLaughlin DJ, Powell MJ, Redhead S, Schoch CL, Spatafora JW, Stalpers JA, Vilgalys R, Aime MC, Aptroot A, Bauer R, Begerow D, Benny GL, Castlebury LA, Crous PW, Dai YC, Gams W, Geiser DM, Griffith GW, Gueidan C, Hawksworth DL, Hestmark G, Hosaka K, Humber RA, Hyde KD, Ironside JE, Koljalg U, Kurtzman CP, Larsson KH, Lichtwardt R, Longcore J, Madilikowska J, Miller A, Moncalvo JM, Mozley-Standridge S, Oberwinkler F, Parmasto E, Reeb V, Rogers JD, Roux C, Ryvarden L, Sampaio JP, Schussler A, Sugiyama J, Thorn RG, Tibell L, Untereiner WA, Walker C, Wang Z, Weir A, Weiss M, White MM, Winka K, Yao YJ, Zhang N (2007) A higher-level phylogenetic classification of the fungi. *Mycological Research*, 111, 509–547.
- Hoffmann K, Voigt K, Kirk PM (2011) Mortierellomycotina subphyl. nov. based on multi-gene genealogies. *Mycotaxon*, 115, 353–363.
- Huang FS, Wang BH, Dai WA, Li XZ (1996) Formation of Tibetan species differentiation center and its biodiversity. *Tibetan Agricultural Science and Technology*, 18(1), 28–31. (in Chinese) [黄复生, 王保海, 戴万安, 李晓忠 (1996) 西藏物种分化中心的形成及其生物多样性. 西藏农业科技, 18(1), 28–31.]
- Ji JH, Wang XB, Meng JY, Miao K (2016) Analysis of fungal diversity in the surface soil of Daxinganling forest. *Northern Agricultural Journal*, 44(3), 5–10. (in Chinese with English abstract) [冀锦华, 王小兵, 孟建宇, 缪恺 (2016) 大兴安岭森林表层土壤真菌多样性的分析. 北方农业学报, 44(3), 5–10.]
- McLaughlin DJ, Spatafora JW (2014) *The Mycota VII: Systematics and Evolution Part A*, 2nd edn. Springer-Verlag, Berlin.
- Kearse M, Moir R, Wilson A, Stoneshavas S, Cheung M, Sturrock S, Buxton S, Cooper A, Markowitz S, Duran C (2012) Geneious basic: An integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics*, 28, 1647–1649.
- Kong FZ, Yu RC, Xu ZJ, Zhou MJ (2012) Application of excel in calculation of biodiversity indices. *Marine Sciences*, 36, 57–62. (in Chinese with English abstract) [孔凡洲, 于仁成, 徐子钧, 周名江 (2012) 应用Excel软件计算生物多样性指数. 海洋科学, 36, 57–62.]
- Li YY, Wang P, Pi JJ (2016) One case of pulmonary *Mucor* in healthy youth and literature review. *Journal of Clinical Pulmonary Medicine*, 21, 965–966. (in Chinese) [李月越, 王萍, 邱建军 (2016) 健康青年患肺毛霉菌1例及文献复习. 临床肺科杂志, 21, 965–966.]
- Li ZH, Pubu CR, Lü ML, Wang M, Liu XY (2018) Species diversity of zygomycotan fungi in the Tibet Autonomous Region. *Microbiology China*, 45, 1250–1261. (in Chinese with English abstract) [李政宏, 普布次仁, 吕美林, 旺姆, 刘小勇 (2018) 西藏接合菌物种多样性初探. 微生物学通报, 45, 1250–1261.]
- Lü HL, Li C, Li Y, Tan J, Xu, RC, Tang JH (2016) Retrospective analysis of primary cutaneous mucormycosis in China: A review of 32 cases. *Chinese Journal of Mycology*, 11, 103–107. (in Chinese with English abstract) [吕红莉, 李澄, 李燕, 谭娟, 许人超, 汤劲辉 (2016) 中国原发性皮肤毛霉病32例回顾性分析. 中国真菌学杂志, 11, 103–107.]
- Lü SS, Hou YH, Yan MJ, Zhong YH (2016) Recent progress in mutagenesis strategies and high-yielding mechanism for enzyme production in industrial fungi. *China Biotechnology*, 36, 111–119. (in Chinese with English abstract) [吕珊珊, 侯运华, 闫孟节, 钟耀华 (2016) 工业真菌高产酶突变技术与高产机制. 中国生物工程杂志, 36, 111–119.]
- O'Donnell KL (1979) *Zygomycetes in Culture*. University of Georgia, Georgia.
- Rambaut A (2016) Tree Figure Drawing Tool version 1.4.3. Institute of Evolutionary Biology, University of Edinburgh. <http://tree.bio.ed.ac.uk/>. (accessed on 2019-02-20)
- Ran CX, Kan JQ (2015) Research of fungus selection on whole-soybean sufu fermentation. *China Condiment*, 40(8), 1–4. (in Chinese with English abstract) [冉春霞, 阚健全 (2015) 全豆腐乳发酵菌种选择的试验研究. 中国调味品, 40(8), 1–4.]
- Schipper MAA (1978a) On certain species of *Mucor* with a key to all accepted species. *Studies in Mycology*, 17, 1–52.
- Schipper MAA (1978b) On the genera *Rhizomucor* and *Parasitella*. *Studies in Mycology* 17, 53–71.
- Silvestro D, Michalak I (2012) RaxmlGUI: A graphical front-end for RAxML. *Organisms Diversity & Evolution*, 12, 335–337.
- Spatafora JW, Chang Y, Benny GL, Lazarus K, Smith ME, Berbee ML, Bonito G, Corradi N, Grigoriev I, Gryganskyi A, James TY, O'Donnell K, Roberson RW, Taylor TN, Uehling J, Vilgalys R, White MM, Stajich JE (2016) A

- phylum-level phylogenetic classification of zygomycete fungi based on genome-scale data. *Mycologia*, 108, 1028–1046.
- Wagner L, Stielow B, Hoffmann K, Petkovits T, Papp T, Vágvölgyi C, de Hoog GS, Verkley G, Voigt K (2013) A comprehensive molecular phylogeny of the Mortierellales (Mortierellomycotina) based on nuclear ribosomal DNA. *Persoonia*, 30, 77–93.
- Wang HC, Zhang C, Chen W, Chen HQ, Chen YQ (2016) Extraction and determination of folates in the oleaginous fungus *Mortierella alpina*. *Food Science and Technology*, 41, 248–252. (in Chinese with English abstract) [王鸿超, 张陈, 陈卫, 陈海琴, 陈永泉 (2016) 产油真菌高山被孢霉中叶酸类化合物的提取及检测. 食品科技, 41, 248–252.]
- Wang WP, Chen DR, Du YM (2012) Research progress of fungal chitosan. *Chemistry & Bioengineering*, 29(1), 7–12. (in Chinese with English abstract) [王伟平, 陈德容, 杜予民 (2012) 真菌壳聚糖的研究进展. 化学与生物工程, 29(1), 7–12.]
- White TJ, Bruns T, Lee S, Taylor J (1990) Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: PCR Protocols: A Guide to Methods and Applications (eds Innis MA, Gelfand DH, Sninsky JJ, White TJ), pp. 315–322. Academic Press, Inc., New York.
- Zhang P (2017) Diversity of Large Fungi in the Xingan Mountain Area. PhD dissertation, Jilin Agricultural University, Changchun. (in Chinese with English abstract) [张鹏 (2017) 大小兴安岭地区大型真菌多样性研究. 博士学位论文, 吉林农业大学, 长春.]
- Zheng RY, Chen GQ, Huang H, Liu XY (2007) A monograph of *Rhizopus*. *Sydotia*, 59, 273–372.
- Zheng RY, Liu XY (2018) Species Catalogue of China. Volume 3. Fungi: Chytrid, Zygomycotan, Glomeromycotan Fungi. Science Press, Beijing. (in Chinese) [郑儒永, 刘小勇 (2018) 中国生物物种名录 第三卷 菌物: 壶菌、毛霉门真菌、球囊霉. 科学出版社, 北京.]

(责任编辑: 郭良栋 责任编辑: 黄祥忠)



•研究简报•

东北大小兴安岭地区梅衣科岛衣类和袋衣类地衣物种多样性

任梅蓉^{1#} 杨秋霞^{2,3#} 魏鑫丽^{2,3*}

1 (西南林业大学生命科学学院, 昆明 650224)

2 (中国科学院微生物研究所真菌学国家重点实验室, 北京 100101)

3 (中国科学院大学生命科学学院, 北京 100049)

摘要: 东北大小兴安岭地区是中国地衣的重要分布地之一, 蕴藏着丰富的地衣生物多样性。本研究基于259份标本馆藏及采集自东北大小兴安岭31个保护区的新鲜地衣标本, 结合形态学、解剖学、化学和DNA片段的综合分析, 鉴定并报道了该地区梅衣科岛衣类和袋衣类地衣11属31种, 包括环北极成分13种, 东亚成分11种, 世界广布成分3种, 中国特有成分3种, 欧亚成分1种。与之前记录和报道的该地区同类地衣物种组成进行对比, 结果显示隶属于2属的6种地衣在该地区未被重新发现, 表明这些地衣在该地区的分布可能大大萎缩乃至消失, 尤其是属于东亚成分的袋衣属2种: 粉袋衣(*Hypogymnia farinacea*)和日光山袋衣(*H. nikkoensis*), 自最初以东北大小兴安岭标本为凭证在中国报道分布后, 30余年未再新增任何标本信息, 日光山袋衣在近期中国大型真菌红色名录评估中被推测处于易危状态。

关键词: 大小兴安岭; 岛衣类; 袋衣类; 地衣; 分布

Species diversity of Cetrarioid and Hypogymnioid lichens (Parmeliaceae, Ascomycota) from the Greater and Lesser Khinggan Mountains in Northeast China

Meirong Ren^{1#}, Qiuxia Yang^{2,3#}, Xinli Wei^{2,3*}

1 College of Life Sciences, Southwest Forestry University, Kunming 650224

2 State Key Laboratory of Mycology, Institute of Microbiology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101

3 College of Life Sciences, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

Abstract: The Greater and Lesser Khinggan Mountains of Northeast China is one of the important distribution areas of lichens in China, where is rich in lichen biodiversity. 259 lichen specimens deposited in herbariums and freshly-collected from 31 nature reserves, were examined comprehensively considering morphology, anatomy, chemistry and DNA sequences. We identified and reported 31 species belonging to 11 cetrarioid and hypogymnioid genera of Parmeliaceae in this paper, including 13 species of circumpolar element, 11 species endemic to East Asia, three cosmopolitan species, three species endemic to China, and one species of Eurasian element. A comparison with the previous records of distribution for lichens in the region shows that six species belonging to two genera were not rediscovered in current study, implying a great reduction or even a possible retreat of distribution for these lichens, especially two species endemic to Asia, i.e. *Hypogymnia farinacea* and *H. nikkoensis*, no additional specimen information has been added for more than 30 years since they were initially reported from the Greater and Lesser Khinggan Mountains as new record to China, and *H. nikkoensis* has been estimated to be Vulnerable (VU) in the recent red list assessment of Chinese macrofungi.

Key words: the Greater and Lesser Khinggan Mountains; cetrarioid; hypogymnioid; lichen; distribution

收稿日期: 2019-05-17; 接受日期: 2019-07-15

#并列第一作者 Co-first authors

基金项目: 科技部科技基础性工作专项(2014FY210400)和国家自然科学基金面上项目(31770022)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: weixl@im.ac.cn

地衣是真菌与藻类或蓝细菌组成的共生体，其本质为真菌。目前世界范围已知地衣型真菌分隶于8纲39目115科995属19,387种，其中最大的科为梅衣科，包括77属2,765种(Lücking et al, 2017)。根据地衣体的外形特征，梅衣科中主要类群包括树发类(alectorioid)、岛衣类(cetrarioid)、袋衣类(hypogymnioid)、梅衣类(parmelioid)和松萝类(usneoid)(Thell et al, 2012)。岛衣类和袋衣类地衣主要分布于北半球(Crespo et al, 2010; Randlane et al, 2013)，中国是其重要的分布地(Lai et al, 1991; Divakar et al, 2019)。本文采用了Randlane等(2013)提出的岛衣类地衣分类系统，而未采用Divakar等(2017)的最新系统，原因在于Divakar等(2017)所建立的岛衣类地衣分类系统仅依据多基因片段，并利用分子钟的方法提出以分化时间界定属的界限，此方法有待商榷，且并未客观考虑不同类群的表型特征和进化速率。

大兴安岭主要位于内蒙古自治区东部与黑吉辽三省西部，小兴安岭主要位于黑龙江省北部，是我国东北地区的主要山系。大小兴安岭地区面积广阔，森林覆盖率高，生物资源丰富。早前在该地区(黑龙江及内蒙古)曾开展过一定的地衣研究(陈锡龄等, 1981; 陈锡龄, 1986; 罗光裕, 1986; Lai et al, 2009)，涉及类群主要包括地卷属(*Peltigera*)、袋衣属(*Hypogymnia*)、岛衣类和壳状地衣等，研究角度既包括区系也包括个别类群的分类，且各有侧重，为了解该地区地衣物种及其资源积累了重要资料。

本研究较之前扩大了地理范围，对地衣样品进行了更为广泛的采集，研究手段也更为综合，以进一步了解该地区地衣的物种多样性、资源及分布，为该地区地衣资源的开发和利用奠定基础。为了更好地与先前研究结果进行对比，本文主要报道该地区梅衣科中的岛衣类和袋衣类地衣，为判断其生存状态提供参考。

1 材料与方法

本研究涉及的梅衣科岛衣类和袋衣类地衣标本259份，其中来自中国科学院微生物研究所菌物标本馆(HMAS)馆藏156份，作者采集自黑龙江省和内蒙古自治区大小兴安岭31个保护区103份(附录1)。

形态学观察采用体视显微镜(ZEISS Stemi SV11)，解剖学特征观察使用普通光学透视显微镜(Leica Axioscope 2plus)，化学成分检测利用薄层层

析法(thin layer chromatography, TLC, 溶剂系统C)(Culberson & Kristinsson, 1970; Culberson, 1972)。DNA提取采用改良的CTAB法(Rogers & Bendich, 1988)，基因片段选择核糖体ITS序列，所用引物为ITS1F (Gardes & Bruns, 1993)和ITS4 (White et al, 1990)。PCR反应条件如下：95℃预变性8 min; 95℃ 50 s, 54℃ 50 s, 72℃ 1 min, 35个循环；最终72℃延伸8 min。PCR产物送交北京博尚公司测序。测得的序列利用BioEdit v.7.2.5 (Hall, 1999)中的Clustal_W方法进行序列比对并进行人工校正。比对后的序列使用软件RAxML-HPC v.8.2.6 (Stamatakis, 2014)进行最大似然树(ML)的构建。

2 结果

2.1 梅衣科岛衣类和袋衣类地衣物种多样性

基于标本鉴定，东北大小兴安岭地区的梅衣科岛衣类和袋衣类地衣共11属31种，其中黑龙江省分布9属25种，内蒙古自治区分布9属20种，占全国该类地衣种数(106种，魏鑫丽，未发表数据)的30%。本文报道的31种地衣形态见图1，图2。

2.2 梅衣科岛衣类地衣的分布

本文报道的岛衣类地衣包括9属14种。

岛衣属(*Cetraria*) 2种：肝褐岛衣(*C. hepaticoides*)分布于内蒙古根河市阿乌尼林场，国内记载分布于西藏(魏江春和姜玉梅, 1986)、黑龙江和吉林(Lai et al, 2009)，世界范围为北极-北方地区(Lai et al, 2009)，属于环北极成分；白边岛衣(*C. laevigata*)分布于黑龙江尚志县、呼中区大白山林场和漠河县潮中林场以及内蒙古根河市，国内记载分布于内蒙古(陈锡龄等, 1981)、黑龙江(Sato, 1939)、西藏(魏江春和姜玉梅, 1981)、台湾(Lai, 1980)，世界范围为北极-北方地区(Lai et al, 2009)，属于环北极成分。

小岛衣属(*Cetrariella*) 1种：细裂小岛衣(*C. delisei*)分布于内蒙古根河市奥科里堆山，国内记载分布于内蒙古(Sato, 1952)，世界范围为北半球温带及北极地区和南半球寒冷地区(Lai et al, 2009)，属于环北极成分。

黄岛衣属(*Flavocetraria*) 2种：卷黄岛衣(*F. cucullata*)分布于黑龙江呼中区大白山和内蒙古根河市奥科里堆山，国内记载分布于黑龙江(Lai et al, 2009)、内蒙古(Sato, 1952)、云南(Sato, 1939)和西藏(魏江春和姜玉梅, 1981)，世界范围为北半球温带及

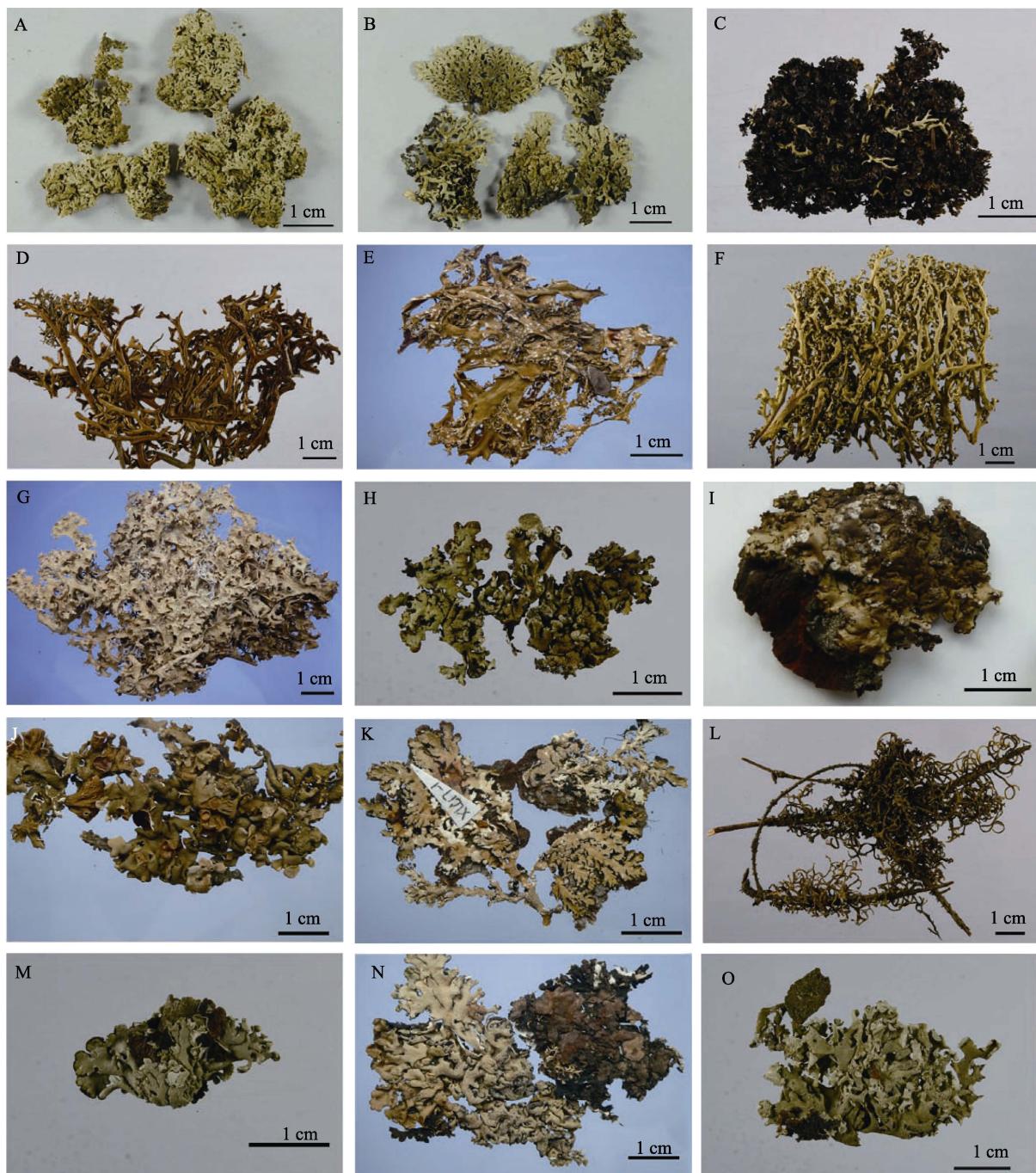


图1 地衣体形态。A: 离心北极梅(HMAS-104211); B: 平坦北极梅(HMAS-104266); C: 肝褐岛衣(HMAS-15023); D: 白边岛衣(HMAS-15025); E: 细裂小岛衣(HMAS-15144); F: 卷黄岛衣(HMAS-22293); G: 雪黄岛衣(HMAS-109794); H: 硬袋衣(HMAS-143476); I: 暗粉袋衣(HMAS-81078); J: 肿果袋衣(HMAS-6692); K: 针芽袋衣(HMAS-81120); L: 串孔脆袋衣(HMAS-3533); M: 卷叶袋衣(HMAS-143522); N: 变袋衣(HMAS-81844); O: 袋衣(HMAS-143537)。

Fig. 1 Thallus morphology. A, *Arctoparmelia centrifuga* (HMAS-104211); B, *Arctoparmelia separata* (HMAS-104266); C, *Cetraria hepaticola* (HMAS-15023); D, *Cetraria laevigata* (HMAS-15025); E, *Cetrariella delisei* (HMAS-15144); F, *Flavocetraria cucullata* (HMAS-22293); G, *Flavocetraria nivalis* (HMAS-109794); H, *Hypogymnia austrodes* (HMAS-143476); I, *Hypogymnia bitteri* (HMAS-81078); J, *Hypogymnia delavayi* (HMAS-6692); K, *Hypogymnia duplicatoides* (HMAS-81120); L, *Hypogymnia fragillima* (HMAS-3533); M, *Hypogymnia incurvoides* (HMAS-143522); N, *Hypogymnia metaphysodes* (HMAS-81844); O, *Hypogymnia physodes* (HMAS-143537).

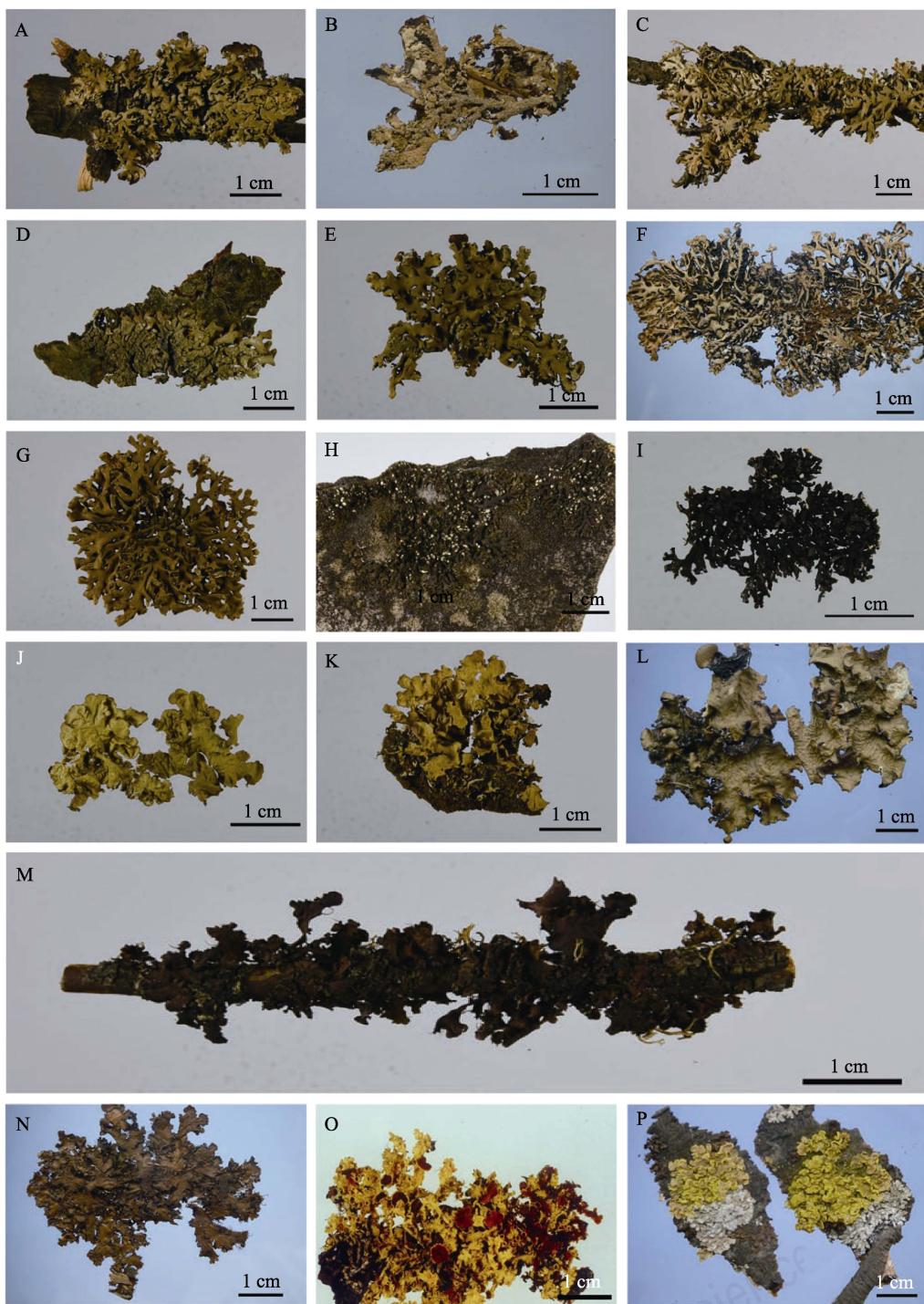


图2 地衣体形态。A: 拟指袋衣(HMAS-21672); B: 亚壳袋衣(HMAS-12582); C: 腋圆袋衣(HMAS-81302); D: 亚洁袋衣粉芽变型(HMAS-30696); E: 亚霜袋衣(HMAS-81688); F: 条袋衣(HMAS-81350); G: 云南袋衣(HMAS-81702); H: 暗褐衣(HMAS-32635); I: 粉芽山褐衣(HMAS-36159); J: 柯氏肾岛衣(HMAS-110666); K: 丽肾岛衣(HMAS-15385); L: 美洲土可曼衣(HMAS-14982); M: 小土可曼衣(HMAS-19006); N: 拉氏缘毛衣(HMAS-16737); O: 桔黄髓衣(HMAS-15184); P: 花黄髓衣(HMAS-15115)。

Fig. 2 Thallus morphology. A, *Hypogymnia pseudoenteromorpha* (HMAS-21672); B, *Hypogymnia subcrustacea* (HMAS-12582); C, *Hypogymnia subduplicata* (HMAS-81302); D, *Hypogymnia submundata* f. *baculosorediosa* (HMAS-30696); E, *Hypogymnia subpruinosa* (HMAS-81688); F, *Hypogymnia vittata* (HMAS-81350); G, *Hypogymnia yunnanensis* (HMAS-81702); H, *Melanelia stygia* (HMAS-32635); I, *Montanelia sorediata* (HMAS-36159); J, *Nephromopsis komarovii* (HMAS-110666); K, *Nephromopsis ornata* (HMAS-15385); L, *Tuckermanopsis americana* (HMAS-14982); M, *Tuckermanopsis microphylllica* (HMAS-19006); N, *Tuckneraria laurieri* (HMAS-16737); O, *Vulpicida juniperinus* (HMAS-15184); P, *Vulpicida pinastri* (HMAS-15115).

北极地区和南美洲南部寒冷地区(Lai et al, 2009), 属于环北极成分; 雪黄岛衣(*F. nivalis*)分布于黑龙江塔河县大白山林场、呼中区大白山和内蒙古根河市奥科里堆山, 国内记载分布于黑龙江(Lai et al, 2009)、内蒙古(Sato, 1952)、新疆(吴金陵, 1985)和西藏(Paulson, 1925), 世界范围为北半球北极-北方和南美洲南部寒冷地区(Lai et al, 2009), 属于环北极成分。

褐衣属(*Melanelia*) 1种: 暗褐衣(*Melanelia stygia*)分布于黑龙江呼中区大白山, 国内记载分布于黑龙江和新疆(陈健斌, 2015), 世界范围内广泛分布于北半球(陈健斌, 2015), 属于环北极成分。

山褐衣属(*Montanelia*) 1种: 粉芽山褐衣(*Montanelia sorediata*)分布于黑龙江大兴安岭地区, 国内记载分布于黑龙江和西藏(陈健斌, 2015), 世界范围内分布于北美、欧洲和西伯利亚(Esslinger, 1977), 属于环北极成分。

肾岛衣属(*Nephromopsis*) 2种: 柯氏肾岛衣(*N. komarovii*)分布于内蒙古巴林右旗赛罕乌拉, 国内记载分布于河北(Rassadina, 1950)、吉林(陈锡龄等, 1981)、内蒙古(孙立彦等, 2000)和四川(Obermayer, 2004), 世界范围内分布于中国、俄罗斯和蒙古(Lai et al, 2009), 属于东亚成分; 丽肾岛衣(*N. ornata*)分布于黑龙江穆棱市, 国内记载分布于吉林(陈锡龄等, 1981)、云南(Zahlbruckner, 1930)、台湾(Lai, 1980)和四川(Zahlbruckner, 1930), 世界范围内分布于中国、日本、韩国和俄罗斯(Lai et al, 2009), 属于东亚成分。

土可曼衣属(*Tuckermanopsis*) 2种: 美洲土可曼衣(*T. americana*)分布于黑龙江塔河县蒙克山林场和新林林场以及内蒙古科尔沁右翼前旗、根河市、阿尔山桑都尔和呼伦贝尔盟, 国内记载分布于黑龙江(Lai et al, 2009)和内蒙古(魏江春, 1981), 世界范围内分布于中国、日本、北美和欧洲(Lai et al, 2009), 属于环北极成分; 小土可曼衣(*T. microphyllica*)分布于内蒙古根河市, 国内记载分布于内蒙古(魏江春, 1981), 世界范围内已知仅分布于中国和日本(Lai, 1980), 属于东亚成分。

缘毛衣属(*Tuckneraria*) 1种: 拉氏缘毛衣(*T. laureri*)分布于内蒙古阿尔山、科右前旗兴安林场以及黑龙江漠河县潮中林场、塔河县蒙克山林场, 国内记载分布于吉林、内蒙古(Lai et al, 2009)、西藏(魏

江春和姜玉梅, 1981)和四川(Obermayer, 2004), 世界范围内除中国外, 还广泛分布于欧洲、俄罗斯、蒙古、日本、尼泊尔和南美洲(Lai et al, 2009), 属于欧亚成分。

黄髓衣属(*Vulpicida*) 2种: 桤黄髓衣(*V. Juniperinus*)分布于内蒙古根河市阿乌尼林场和黑龙江漠河县潮中林场、呼中区大白山, 国内记载分布于吉林和内蒙古(Lai et al, 2009), 世界范围分布于中国、北欧、日本、蒙古和俄罗斯(Lai et al, 2009), 属于环北极成分; 花黄髓衣(*V. pinastri*)分布于内蒙古兴安盟、根河市奥科里堆山、科尔沁右旗和黑龙江漠河县潮中林场、呼中区大白山林场、塔河县蒙克山林场, 国内记载分布于吉林、内蒙古和黑龙江(Lai et al, 2009), 世界范围分布于北半球的北极-北方地区(Lai et al, 2009), 属于环北极成分。

2.3 梅衣科袋衣类地衣的分布

袋衣类地衣包括2属17种。

北极梅属(*Arctoparmelia*) 2种: 离心北极梅(*A. centrifuga*)分布于内蒙古根河市阿乌尼林场及奥科里堆山, 国内记载分布于内蒙古和黑龙江(Gao, 1988), 世界范围分布包括北极-北方地区(Hale, 1986)和日本(Umez, 2002; Kurokawa, 2003), 属于环北极成分; 平坦北极梅(*A. separata*)分布于内蒙古根河市奥科里堆山, 国内记载分布于内蒙古(陈健斌, 2011), 世界范围分布于亚洲和北美洲的北极地区、加拿大北部、阿拉斯加、日本、俄罗斯的西伯利亚和新地岛(Hale, 1986)以及格陵兰(Hansen, 2000), 属于环北极成分。

袋衣属(*Hypogymnia*) 15种: (1)硬袋衣(*H. austrodes*)分布于黑龙江塔河县大白山林场、带岭凉水林场、呼中区苍山石林、漠河阿尔木林业局林场和内蒙古根河市汗马自然保护区、额尔古纳市, 国内记载分布于四川(McCune & Wang, 2014)、新疆(Wei, 1986)和西藏(魏江春和姜玉梅, 1986), 世界范围为北半球广泛分布(McCune & Wang, 2014), 属于环北极成分; (2)暗粉袋衣(*H. bitteri*)分布于黑龙江漠河县潮中林场、漠河林场、塔河县塔源林场和内蒙古阿尔山, 国内记载分布于黑龙江(罗光裕, 1986)、内蒙古(罗光裕, 1986)和西藏(魏江春和姜玉梅, 1981), 世界范围为北半球广泛分布(McCune & Wang, 2014), 属于世界广布成分; (3)肿果袋衣(*H. delavayi*)分布于黑龙江带岭和穆棱三新山林场, 国

内记载分布于吉林(罗光裕, 1986)、黑龙江(罗光裕, 1986)、浙江(徐炳生, 1989)、安徽(魏江春, 1981)、福建(吴继农等, 1982)、湖北(陈健斌等, 1989)、四川(Zahlbruckner, 1934)和云南(赵继鼎, 1964), McCune 和 Wang (2014)认为该种为中国特有种; (4)针芽袋衣(*H. duplicatoides*)分布于黑龙江穆棱三新山林场, 国内记载分布于黑龙江(Wei, 1986), 世界范围仅分布于中国及俄罗斯(Wei, 1986), 属于东亚成分; (5)串孔脆袋衣(*H. fragillima*)分布于黑龙江带岭凉水沟林场北、穆棱三新山林场和内蒙古巴林右旗赛罕乌拉保护区, 国内记载分布于吉林(陈锡龄等, 1981; 罗光裕, 1986)和黑龙江(魏江春, 1981; McCune & Wang, 2014), 世界范围仅分布于亚洲东北部, 如中国、日本和俄罗斯(McCune & Wang, 2014), 属于东亚成分; (6)卷叶袋衣(*H. incurvoides*)分布于黑龙江塔河县马林林场、穆棱三新山林场、呼中国家自然保护区和内蒙古科尔沁右翼前旗天池林场、额尔古纳市红花尔基国家自然保护区, 国内记载分布于内蒙古、吉林、黑龙江、西藏和陕西(刘大乐等, 2018), 世界范围除中国分布外, 仅见于俄罗斯(Rassadina, 1967), 属于东亚成分; (7)变袋衣(*H. metaphysodes*)分布于黑龙江带岭凉水林场、呼中大白山、穆棱三新山林场和内蒙古阿尔山兴安林场, 国内记载分布于黑龙江(罗光裕, 1986)和台湾(Lai, 1980), 世界范围除中国外, 主要分布于日本, 偶见于俄罗斯远东地区(McCune & Wang, 2014), 属于东亚成分; (8)袋衣(*H. physodes*)分布于黑龙江呼中大白山、漠河县漠河林场、漠河县阿尔木林业局林场、穆棱三新山林场和内蒙古阿尔山摩天岭、额尔古纳市红花尔基国家自然保护区, 国内记载分布于黑龙江、吉林、内蒙古(陈锡龄等, 1981)、陕西(魏江春等, 1982)、四川、云南(McCune & Wang, 2014)、西藏(魏江春和陈健斌, 1974)和台湾(Lai, 1980), 世界范围主要分布于北半球温带至北极地区(McCune & Wang, 2014), 属于世界广布成分; (9)拟指袋衣(*H. pseudoenteromorpha*)分布于黑龙江呼中大白山, 国内记载分布于湖北(陈健斌等, 1989)、云南(赵继鼎, 1964)、西藏(魏江春和陈健斌, 1974)、陕西(魏江春, 1981)和台湾(Lai, 1980), 世界范围除中国外, 仅见于日本(Lai, 1980), 属于东亚成分; (10)亚壳袋衣(*H. subcrustacea*)分布于黑龙江穆棱三新山林场, 国内记载分布于黑龙江(Wei, 1986), 世界范围除中国外,

仅见于日本(Kurokawa, 1971), 属于东亚成分; (11)腋圆袋衣(*H. subduplicata*)分布于黑龙江塔河县马林林场、蒙克山林场和穆棱三新山林场, 国内记载分布于黑龙江(罗光裕, 1986)和湖北(陈健斌等, 1989), 世界范围除中国外, 仅见于俄罗斯远东地区(Rassadina, 1973), 属于东亚成分; (12)亚洁袋衣粉芽变型(*H. submundata* f. *baculosorediosa*)分布于黑龙江呼中区大白山和穆棱三新山林场, 国内记载分布于吉林、内蒙古(陈锡龄等, 1981)和贵州(Zhang et al, 2006), 世界范围除中国外, 仅见于日本(Yoshimura, 1974), 属于东亚成分; (13)亚霜袋衣(*H. subpruinosa*)分布于黑龙江带岭凉水林场, 国内记载分布于云南(陈健斌, 1994)、黑龙江、四川、西藏和陕西(Wei & Wei, 2012), 世界范围已知仅分布于中国, 属于中国特有种; (14)条袋衣(*H. vittata*)分布于黑龙江呼中区大白山、塔河县蒙克山林场、穆棱市三新山林场和内蒙古根河市阿乌尼林场, 国内记载分布于黑龙江(陈锡龄等, 1981)、陕西(Zahlbruckner, 1930)、四川、云南、西藏、台湾(McCune & Wang, 2014), 世界范围内广泛分布(McCune & Wang, 2014), 属于世界广布成分; (15)云南袋衣(*H. yunnanensis*)分布于黑龙江穆棱市三新山林场, 国内记载分布于云南(姜玉梅和魏江春, 1990), 世界范围已知仅分布于中国, 属于中国特有种。

3 讨论

本文报道东北大小兴安岭地区梅衣科岛衣类和袋衣类地衣31种, 较之前报道的37种减少6种, 包括东亚成分赖氏肾岛衣(*Nephromopsis laii*) (Lai et al, 2009; Wei, 2019)、类肾岛衣(*N. nephromoides*) (陈锡龄等, 1981)、针芽肾岛衣(*N. togashii*) (Lai et al, 2009; Wei, 2019)以及环北极成分管袋衣(*Hypogymnia tubulosa*) (罗光裕, 1986; Wei, 2019), 表明这些地衣在该地区的分布可能大大萎缩乃至消失, 但上述4种也分布于中国其他省份, 故整体生存情况尚佳; 另外2种属东亚成分, 即粉袋衣(*Hypogymnia farinacea*) (罗光裕, 1986)和日光山袋衣(*H. nikkenensis*) (陈锡龄等, 1981), 在中国的分布仅限于东北大小兴安岭地区, 最新研究过程中从未见过标本, 且自最初报道后30余年也未再新增任何标本信息, 尤其是日光山袋衣, 已知其分布地范围较粉袋衣更为狭窄, 仅限中国内蒙古和日本, 而内蒙古原记录

地区逾30余年未见该种标本, 使其在中国大型真菌红色名录评估中被推测处于易危状态(VU) (魏鑫丽等, 未发表)。

截至目前已知中国地衣中濒临易危状态的一共有19种, 中国分布地仅已知在东北大小兴安岭地区处于该状态的有2种, 除了上述的日光山袋衣外, 还有鳞网衣科的朝比氏鳞网衣(*Psora asahinae*), 该种为中国特有种, 已知仅在黑龙江分布。东北大小兴安岭地区易危地衣种数占中国易危状态地衣物种数的10%。不过中国地衣中因数据不足无法进一步评估的种类占评估物种总数的68%, 即半数以上中国地衣生存状态未知, 亟待进一步调查。

地衣对环境质量极其敏感, 对大气污染尤其是对空气中的硫具有指示作用, 在城市等空气污染严重的地区, 地衣便会不见踪迹。此外, 地衣的生长基物常见为树干, 因此常生于原始森林以及林场中; 随着人类活动影响增强, 特别是树木砍伐、建筑以及旅游业发展等, 地衣赖以生存的栖息环境会发生变化, 地衣群落和多样性也将发生显著的变化, 一些我们尚未认识的地衣物种也会悄然灭绝。中国是国际上生物多样性受威胁最严重的国家之一, 从本研究东北大小兴安岭地区梅衣科岛衣类和袋衣类地衣现状即可见一斑。迫切需要开展地衣物种资源本底调查, 这是保护生物多样性及长期有效开发利用地衣资源的基础。

致谢:中国科学院微生物研究所菌物标本馆邓红高级实验师和陈海娟女士, 在标本借阅和照片拍摄方面给予了大力协助, 在此一并致谢!

参考文献

- Chen JB (1994) Two new species of *Hypogymnia*. *Acta Mycologica Sinica*, 13, 107–110. (in Chinese) [陈健斌 (1994) 袋衣属二新种. 真菌学报, 13, 107–110.]
- Chen JB (2011) Lichens. In: *Biodiversity Catalogue of Saihanwula Nature Reserve* (eds Yong SP, Xing LL, Li GL), pp. 489–510. Inner Mongolia University Press. (in Chinese) [陈健斌 (2011) 地衣. 见: 赛罕乌拉自然保护区生物多样性编目(雍世鹏, 邢莲莲, 李桂林主编), 489–510页. 内蒙古大学出版社, 呼和浩特.]
- Chen JB (2015) *Flora Lichenum Sinicorum*, Vol. 4, Parmeliaceae (I). Science Press, Beijing. (in Chinese) [陈健斌 (2015) 中国地衣志第四卷: 梅衣科(I). 科学出版社, 北京.]
- Chen JB, Wu JN, Wei JC (1989) Lichens of Shennongjia. In: *Fungi and Lichens of Shennongjia* (ed. Mycological and Lichenological Expedition to Shennongjia, Academia Sinica), pp. 386–493. World Publishing Corporation, Beijing. (in Chinese) [陈健斌, 吴继农, 魏江春 (1989) 神农架地衣. 见: 神农架真菌和地衣(中国科学院神农架真菌地衣考察队编), 386–493页. 世界图书出版公司, 北京.]
- Chen XL (1986) Study on *Peltigera* in Northeast China. *Acta Mycologica Sinica*, 5, 18–29. (in Chinese with English abstract) [陈锡龄 (1986) 中国东北地区地卷属地衣的研究. 真菌学报, 5, 18–29.]
- Chen XL, Zhao CF, Luo GY (1981) A list of lichens in N. E. China. *Journal of North-Eastern Forestry Institute*, 3, 127–135. (in Chinese with English abstract) [陈锡龄, 赵从福, 罗光裕 (1981) 东北地衣名录. 东北林学院学报, 3, 127–135.]
- Crespo A, Kauff F, Divakar PK, del Prado R (2010) Phylogenetic generic classification of parmelioid lichens (Parmeliaceae, Ascomycota) based on molecular, morphological and chemical evidence. *Taxon*, 59, 1735–1753.
- Culberson CF (1972) Improved conditions and new data for the identification of lichen products by a standardized thin-layer chromatographic method. *Journal of Chromatography*, 72, 113–125.
- Culberson CF, Kristinsson H (1970) A standardized method for the identification of lichen products. *Journal of Chromatography*, 46, 85–93.
- Divakar PK, Crespo A, Kraichak E, Leavitt SD, Singh G, Schmitt I, Lumbsch HT (2017) Using a temporal phylogenetic method to harmonize family- and genus-level classification in the largest clade of lichen-forming fungi. *Fungal Diversity*, 84, 101–117.
- Divakar PK, Wei XL, McCune B, Cubas P, Boluda CG, Leavitt SD, Crespo A, Tchabanenko S, Lumbsch HT (2019) Parallel Miocene dispersal events explain the cosmopolitan distribution of the Hypogymnioid lichens. *Journal of Biogeography*, 46, 945–955.
- Esslinger TL (1977) A chemosystematic revision of the brown *Parmeliae*. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 42, 1–211.
- Gao XQ (1988) *Xanthoparmelia* from the Daxinganling Mountains in China. *Acta Mycologica Sinica*, 7, 29–35.
- Gardes M, Bruns T (1993) ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes—Application to the identification of mycorrhizae and rusts. *Molecular Ecology*, 2, 113–118.
- Hale ME (1986) *Arctoparmelia*, a new genus in the Parmeliaceae (Ascomycotina). *Mycotaxon*, 25, 251–254.
- Hall TA (1999) BioEdit: A user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*, 41, 95–98.
- Hansen ES (2000) A contribution to the lichen flora of the Kangerlussuaq area, West Greenland. *Cryptogamie Mycologie*, 21, 53–59.

- Jiang YM, Wei JC (1990) A new species of *Hypogymnia*. *Acta Mycologica Sinica*, 9, 293–295. (in Chinese) [姜玉梅, 魏江春 (1990) 袋衣属一新种. 真菌学报, 9, 293–295.]
- Kurokawa S (1971) Nomenclature of Japanese taxa of *Hypogymnia* and *Menegazzia*. *Miscellanea Bryologica et Lichenologica*, 5, 129–130.
- Kurokawa S (2003) Checklist of Japanese Lichens. National Science Museum, Tokyo.
- Lai MJ (1980) Studies on the *cetrarioid* lichens in Parmeliaceae of East Asia (I). *Quarterly Journal of the Taiwan Museum*, 33, 215–229.
- Lai MJ, Chen XL, Qian ZG, Xu L, Ahti T (2009) Cetrarioid lichen genera and species in NE China. *Annales Botanici Fennici*, 46, 365–380.
- Lai MJ, Qian ZG, Xu L (1991) Synopsis of the Cetrarioid lichen genera and species (Parmeliaceae, lichenized Ascomycotina) in China. *Journal of the ‘National’ Taiwan Museum*, 60, 45–62.
- Liu DL, Wei XL, Li CX (2018) Hypogymnia incurvoides, a new record of lichen species in China. *Shandong Science*, 31, 110–112. (in Chinese) [刘大乐, 魏鑫丽, 李翠新 (2018) 中国地衣—新记录种——卷叶袋衣. 山东科学, 31, 110–112.]
- Lücking R, Hodkinson BP, Leavitt SD (2017) The 2016 classification of lichenized fungi in the Ascomycota and Basidiomycota—Approaching one thousand genera. *The Bryologist*, 119, 361–416.
- Luo GY (1986) The preliminary study of *Hypogymnia* (lichen) from North Eastern China. *Bulletin of Botanical Research*, 6(3), 155–167. (in Chinese) [罗光裕 (1986) 东北袋衣属(地衣)的初步研究. 植物研究, 6(3), 155–167.]
- McCune B, Wang LS (2014) The lichen genus *Hypogymnia* in southwest China. *Mycosphere*, 5, 27–76.
- Obermayer W (2004) Additions to the lichen flora of the Tibetan region. *Bibliotheca Lichenologica*, 88, 479–526.
- Paulson R (1925) Lichens of Mount Everest. *The London Journal of Botany*, 63, 189–193.
- Randlane T, Saag A, Thell A, Ahti T (2013) Third World List of Cetrarioid Lichens. Ver. January 20, 2013. <http://esamba.bo.bg.ut.ee/checklist/cetrarioi>. (accessed on 2019-03-05)
- Rassadina KA (1950) The *Cetrariae* of the USSR. -Plantae Cryptogamae, *Acta Instituti Botanici Academiae Scientiarum Unions Rerum Publicarum Soveti-carum Socialisticarum*, 5, 171–304. (in Russian)
- Rassadina KA (1967) Species et formae *Hypogymniae* novae et curiosae. *Novitates Systematicae Plantarum non Vascularium. Academia Scientiarum URSS Institutum Botanicum nomine V. L. Komarovii, Leningrad*, 1967, 289–300. (in Russian)
- Rassadina KA (1973) Formae et combinations *Parmeliacearum* novae in determinatorio lichenum URSS, Fasc. 1 acceptae. *Novitates Systematicae Plantarum non Vascularium. Academia Scientiarum URSS Institutum Botanicum nomine V. L. Komarovii, Leningrad*, 10, 196–200. (in Russian)
- Rogers SO, Bendich AJ (1988) Extraction of DNA from plant tissues. In: *Plant Molecular Biology Manual*, A6 (eds Gelvin SB, Schilperoort RA, Verma DPS), pp.1–10. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Sato MM (1939) *Parmeliaceae* (I). In: *Nova Flora Japonica* 5 (eds Nakai T, Hondo M), pp.1–87. Sanseido, Tokyo and Osaka. (in Japanese)
- Sato MM (1952) Lichenes Khinganenses, or a list of lichens collected by Prof. T. Kira in the Khingan Range, Manchuria. *The Botanical Magazine*, Tokyo, 65, 172–175.
- Stamatakis A (2014) RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics*, 30, 1312–1313.
- Sun LY, Zhao ZT, Jia ZF (2000) An investigation of lichens of Saihanwula National Nature Reserve zone of Nei Mongol Autonomous Region. *Shandong Science*, 13(4), 35–38. [in Chinese] [孙立彦, 赵遵田, 贾泽峰 (2000) 内蒙古自治区赛罕乌拉国家自然保护区地衣的初步研究. 山东科学, 13(4), 35–38.]
- Thell A, Crespo A, Divakar PK, Kärnefelt I, Leavitt SD, Lumbsch HT, Seaward MRD (2012) A review of the lichen family Parmeliaceae—History, phylogeny and current taxonomy. *Nordic Journal of Botany*, 30, 641–664.
- Umez Y (2002) Materials for the distribution of lichens in Japan (11). *Journal of Japanese Botany*, 77, 356.
- Wei JC (1981) *Lichenes sinenses exsiccati* (Fasc. I: 1–50). *Bulletin of Botanical Research*, 1, 81–91. (in Chinese) [魏江春 (1981) 中国地衣标本集(第一辑: 第1–50号). 植物研究, 1, 81–91.]
- Wei JC (1986) Notes on some isidiate species of *Hypogymnia* in Asia. *Acta Mycologica Sinica*, (Suppl. I), 379–385.
- Wei JC (2019) The Enumeration of Lichenized Fungi in China. China Forestry Publishing House, Beijing. (in press)
- Wei JC, Jiang YM (1981) A biogeographical analysis of the lichen flora of Mt. Qomolangma region in Xizang. In: *Proceedings of Symposium on Qinghai-Xizang (Tibet) Plateau 2* (ed. Liu DS), pp.1145–1151. Science Press and Gordon and Breach Science Publishers, Beijing and New York.
- Wei JC, Jiang YM (1986) Lichens of Xizang. Science Press, Beijing. (in Chinese) [魏江春, 姜玉梅 (1986) 西藏地衣. 科学出版社, 北京.]
- Wei XL, Wei JC (2012) A study of the pruinose species of *Hypogymnia* (Parmeliaceae, Ascomycota) from China. *The Lichenologist*, 44, 783–793.
- White TJ, Bruns T, Lee SJ, Taylor JL (1990) Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: *PCR Protocols: A Guide to Methods and Applications* (eds Innis MA, Gelfand DH, Sninsky JJ, White TJ), pp. 315–322. Academic Press, New York.
- Wu JL (1985) The lichens collected from the steppe of Xinjiang. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 23, 73–78. (in Chinese)

- Chinese) [吴金陵 (1985) 新疆草原地衣. 植物分类学报, 23, 73–78.]
- Wu JN, Xiang T, Qian ZG (1982) Notes on Wuyi Mountain lichens (I). *Wuyi Science Journal*, (2), 9–13. (in Chinese) [吴继农, 项汀, 钱之广 (1982) 武夷山地衣杂记 (一). 武夷科学, (2), 9–13.]
- Xu BS (1989) Cryptogamic Flora of the Yangtze Delta and Adjacent Regions. Shanghai Scientific & Technical Publishers, Shanghai. (in Chinese) [徐炳声 (1989) 长江三角洲及邻近地区孢子植物志. 上海科学技术出版社, 上海.]
- Yoshimura I (1974) Lichen Flora of Japan in Color. Hoikusha Publishing Company, Limited, Osaka. (in Japanese) [吉村庸 (1974) 原色日本地衣植物图鉴. 保育社出版有限公司, 大阪.]
- Zahlbruckner A (1930) Lichenes in Handel-Mazzetti. *Symbolae Sinicae*, 3, 193–199.
- Zahlbruckner A (1934) Nachtrage zur Flechten Flora Chinas. *Hedwigia*, 74, 195–213. [in German]
- Zhang T, Li HM, Wei JC (2006) The lichens of Mts. Fanjingshan in Guizhou Province. *Journal of Fungal Research*, 4, 1–13.
- Zhao JD (1964) A preliminary study on Chinese *Parmelia*. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 9, 139–166. (in Chinese) [赵继鼎 (1964) 中国梅花衣属的研究. 植物分类学报, 9, 139–166.]

(责任编辑: 杨祝良 责任编辑: 时意专)

附录 Supplementary Material

附录1 用于本研究的地衣标本及其相关信息

Appendix 1 Lichen specimens used in this study and the corresponding information

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019168-1.pdf>

附录1 用于本研究的地衣标本及其相关信息

Appendix 1 Lichen specimens used in this study and the corresponding information

序号	种名	采集人及采集号	采集地点	采集时间	标本保藏号(HMAS-L)
1	<i>Arctoparmelia centrifuga</i>	高向群 1490	内蒙古额尔古纳	1985	104211
2	<i>Arctoparmelia centrifuga</i>	高向群 1505	内蒙古额尔古纳	1985	104211
3	<i>Arctoparmelia centrifuga</i>	高向群 1510	内蒙古额尔古纳	1985	104211
4	<i>Arctoparmelia centrifuga</i>	高向群 1554	内蒙古额尔古纳	1985	104211
5	<i>Arctoparmelia centrifuga</i>	高向群 1558	内蒙古额尔古纳	1985	104211
6	<i>Arctoparmelia separata</i>	高向群 1566	内蒙古额尔古纳	1985	104266
7	<i>Cetraria hepaticoides</i>	高向群 1506	内蒙古额尔古纳	1985	15023
8	<i>Cetraria laevigata</i>	斯克高爾錯夫 101	黑龙江尚志县	1951	15025
9	<i>Cetraria laevigata</i>	高向群 340	黑龙江呼中	1984	15071
10	<i>Cetraria laevigata</i>	黄满荣和魏江春 225	黑龙江呼中	2000	22312
11	<i>Cetraria laevigata</i>	高向群 224-3	黑龙江呼中	1984	15027
12	<i>Cetraria laevigata</i>	魏江春 3395-5	内蒙古满归	1977	15030
13	<i>Cetraria laevigata</i>	魏江春 3384-1	内蒙古满归	1977	15028
14	<i>Cetraria laevigata</i>	魏江春 3374	内蒙古满归	1977	15026
15	<i>Cetrariella delisei</i>	高向群 1533	内蒙古额尔古纳	1985	15144
16	<i>Flavocetraria cucullata</i>	黄满荣和魏江春 201	黑龙江呼中	2007	22293
17	<i>Flavocetraria cucullata</i>	黄满荣和魏江春 224	黑龙江呼中	2007	22295
18	<i>Flavocetraria cucullata</i>	黄满荣和魏江春 221	黑龙江呼中	2007	22294
19	<i>Flavocetraria cucullata</i>	高向群 1582	内蒙古额尔古纳	1985	15142
20	<i>Flavocetraria cucullata</i>	高向群 1583	内蒙古额尔古纳	1985	15143
21	<i>Flavocetraria nivalis</i>	高向群 1571	内蒙古额尔古纳	1985	109794
22	<i>Flavocetraria nivalis</i>	高向群 s.n.	内蒙古额尔古纳	1985	15085
23	<i>Flavocetraria nivalis</i>	高向群 1657	内蒙古额尔古纳	1985	15084

序号	种名	采集人及采集号	采集地点	采集时间	标本保藏号(HMAS-L)
24	<i>Flavocetraria nivalis</i>	黄满荣和魏江春 145	黑龙江呼中	2000	22316
25	<i>Flavocetraria nivalis</i>	高向群 391	黑龙江塔河	1984	125680
26	<i>Flavocetraria nivalis</i>	高向群 353-2	黑龙江塔河	1984	125679
27	<i>Flavocetraria nivalis</i>	高向群 397	黑龙江塔河	1984	15081
28	<i>Flavocetraria nivalis</i>	高向群 357	黑龙江塔河	1984	15082
29	<i>Hypogymnia austerodes</i>	魏鑫丽等 NMG2015126	内蒙古根河	2015	136415
30	<i>Hypogymnia austerodes</i>	魏鑫丽等 NMG2015229	内蒙古根市	2015	143476
31	<i>Hypogymnia austerodes</i>	魏鑫丽等 HLJ2015006	黑龙江漠河	2015	143458
32	<i>Hypogymnia austerodes</i>	魏鑫丽等 HLJ2015006	黑龙江漠河	2015	143458
33	<i>Hypogymnia austerodes</i>	魏鑫丽等 NMG2015036	内蒙古根河	2015	143459
34	<i>Hypogymnia austerodes</i>	魏鑫丽等 HLJ2015031	黑龙江漠河	2015	143460
35	<i>Hypogymnia austerodes</i>	魏鑫丽等 HLJ2015050	黑龙江漠河	2015	143461
36	<i>Hypogymnia austerodes</i>	魏鑫丽等 HLJ20151065	黑龙江呼中	2015	143462
37	<i>Hypogymnia austerodes</i>	高向群 346	黑龙江呼中	1984	81029
38	<i>Hypogymnia austerodes</i>	魏江春 2228-3	黑龙江带岭	1975	81030
39	<i>Hypogymnia austerodes</i>	魏鑫丽等 HLJ20151068	黑龙江呼中	2015	143463
40	<i>Hypogymnia austerodes</i>	魏鑫丽等 HLJ2015112	黑龙江漠河	2015	143464
41	<i>Hypogymnia austerodes</i>	魏鑫丽等 HLJ2015188	黑龙江漠河	2015	143465
42	<i>Hypogymnia austerodes</i>	魏鑫丽等 HLJ2015113	黑龙江漠河	2015	143466
43	<i>Hypogymnia austerodes</i>	魏鑫丽等 HLJ2015199	黑龙江漠河	2015	143467
44	<i>Hypogymnia austerodes</i>	魏鑫丽等 HLJ2015869	黑龙江松岭区	2015	143468
45	<i>Hypogymnia austerodes</i>	魏鑫丽等 HLJ2015981	黑龙江松岭区	2015	143469
46	<i>Hypogymnia austerodes</i>	魏鑫丽等 HLJ20151004	黑龙江呼中	2015	143470
47	<i>Hypogymnia austerodes</i>	魏鑫丽等 HLJ20151345	黑龙江呼中	2015	143471
48	<i>Hypogymnia austerodes</i>	魏鑫丽等 NMG2015095	内蒙古根河	2015	143472

序号	种名	采集人及采集号	采集地点	采集时间	标本保藏号(HMAS-L)
49	<i>Hypogymnia austerodes</i>	魏鑫丽等 NMG2015099	内蒙古根河	2015	143473
50	<i>Hypogymnia austerodes</i>	魏鑫丽等 NMG2015185	内蒙古根河	2015	143474
51	<i>Hypogymnia austerodes</i>	魏鑫丽等 NMG2015186	内蒙古根河	2015	143475
52	<i>Hypogymnia austerodes</i>	魏鑫丽等 NMG2015470-7	内蒙古额尔古纳	2015	143477
53	<i>Hypogymnia austerodes</i>	魏鑫丽等 NMG2015599	内蒙古额尔古纳	2015	143478
54	<i>Hypogymnia austerodes</i>	魏鑫丽等 NMG2015652	内蒙古额尔古纳	2015	143479
55	<i>Hypogymnia austerodes</i>	魏鑫丽等 NMG2015778	内蒙古额尔古纳	2015	143480
56	<i>Hypogymnia austerodes</i>	魏鑫丽等 NMG2015726	内蒙古额尔古纳	2015	143481
57	<i>Hypogymnia austerodes</i>	魏鑫丽等 HLJ20151063	黑龙江呼中	2015	143482
58	<i>Hypogymnia austerodes</i>	魏鑫丽等 HLJ20151387	黑龙江呼中	2015	143483
59	<i>Hypogymnia austerodes</i>	魏鑫丽等 HLJ2015001	黑龙江漠河	2015	143484
60	<i>Hypogymnia austerodes</i>	魏鑫丽等 HLJ2015053	黑龙江漠河	2015	143485
61	<i>Hypogymnia austerodes</i>	魏鑫丽等 HLJ2015054	黑龙江漠河	2015	143486
62	<i>Hypogymnia austerodes</i>	魏鑫丽等 HLJ2015071	黑龙江漠河	2015	143487
63	<i>Hypogymnia austerodes</i>	魏鑫丽等 HLJ2015072	黑龙江漠河	2015	143488
64	<i>Hypogymnia austerodes</i>	魏鑫丽等 HLJ2015089	黑龙江漠河	2015	143489
65	<i>Hypogymnia austerodes</i>	魏鑫丽等 HLJ2015114	黑龙江漠河	2015	143490
66	<i>Hypogymnia austerodes</i>	魏鑫丽等 HLJ2015125	黑龙江漠河	2015	143491
67	<i>Hypogymnia austerodes</i>	魏鑫丽等 HLJ2015174	黑龙江漠河	2015	143492
68	<i>Hypogymnia austerodes</i>	魏鑫丽等 HLJ2015413	黑龙江塔河	2015	143493
69	<i>Hypogymnia austerodes</i>	魏鑫丽等 HLJ2015997	黑龙江呼中	2015	143494
70	<i>Hypogymnia austerodes</i>	魏鑫丽等 HLJ20151271	黑龙江呼中	2015	143495
71	<i>Hypogymnia austerodes</i>	魏鑫丽等 HLJ20151323	黑龙江呼中	2015	143496
72	<i>Hypogymnia austerodes</i>	魏鑫丽等 HLJ20151385	黑龙江呼中	2015	143497
73	<i>Hypogymnia austerodes</i>	魏鑫丽等 HLJ20151386	黑龙江呼中	2015	143498

序号	种名	采集人及采集号	采集地点	采集时间	标本保藏号(HMAS-L)
74	<i>Hypogymnia austeroedes</i>	魏鑫丽等 NMG2015079	内蒙古根河	2015	143499
75	<i>Hypogymnia austeroedes</i>	魏鑫丽等 NMG2015080	内蒙古根河	2015	143500
76	<i>Hypogymnia austeroedes</i>	魏鑫丽等 NMG2015121	内蒙古根河	2015	143501
77	<i>Hypogymnia austeroedes</i>	魏鑫丽等 NMG2015128	内蒙古根河	2015	143502
78	<i>Hypogymnia austeroedes</i>	魏鑫丽等 NMG2015129	内蒙古根河	2015	143503
79	<i>Hypogymnia austeroedes</i>	魏鑫丽等 NMG2015132	内蒙古根河	2015	143504
80	<i>Hypogymnia austeroedes</i>	魏鑫丽等 NMG2015138	内蒙古根河	2015	143505
81	<i>Hypogymnia austeroedes</i>	魏鑫丽等 NMG2015231	内蒙古根河	2015	143506
82	<i>Hypogymnia austeroedes</i>	魏鑫丽等 NMG2015232	内蒙古根河	2015	143507
83	<i>Hypogymnia austeroedes</i>	魏鑫丽等 HLJ2015049	黑龙江漠河	2015	143508
84	<i>Hypogymnia austeroedes</i>	魏鑫丽等 HLJ20151401	黑龙江呼中	2015	143509
85	<i>Hypogymnia austeroedes</i>	魏鑫丽等 HLJ2015051	黑龙江漠河	2015	143510
86	<i>Hypogymnia austeroedes</i>	魏鑫丽等 HLJ2015854	黑龙江松岭区	2015	143511
87	<i>Hypogymnia austeroedes</i>	魏鑫丽等 HLJ20151042	黑龙江呼中	2015	143512
88	<i>Hypogymnia austeroedes</i>	魏鑫丽等 HLJ20151071	黑龙江呼中	2015	143513
89	<i>Hypogymnia austeroedes</i>	魏鑫丽等 HLJ20151258	黑龙江呼中	2015	143514
90	<i>Hypogymnia austeroedes</i>	魏鑫丽等 HLJ20151239	黑龙江呼中	2015	143515
91	<i>Hypogymnia austeroedes</i>	魏鑫丽等 HLJ20151344	黑龙江呼中	2015	143516
92	<i>Hypogymnia austeroedes</i>	魏鑫丽等 NMG2015108	内蒙古根河	2015	143517
93	<i>Hypogymnia austeroedes</i>	魏鑫丽等 NMG2015609	内蒙古额尔古纳	2015	143518
94	<i>Hypogymnia austeroedes</i>	魏鑫丽等 NMG2015616	内蒙古额尔古纳	2015	143519
95	<i>Hypogymnia bitteri</i>	魏江春等 Aer255	内蒙古阿尔山	2002	81078
96	<i>Hypogymnia bitteri</i>	陈健斌和姜玉梅 A-550	内蒙古阿尔山	1991	81888
97	<i>Hypogymnia bitteri</i>	魏江春等 Aer292-1	内蒙古阿尔山	2002	81049
98	<i>Hypogymnia bitteri</i>	陈健斌和姜玉梅 A-183-1	内蒙古阿尔山	1991	81891

序号	种名	采集人及采集号	采集地点	采集时间	标本保藏号(HMAS-L)
99	<i>Hypogymnia bitteri</i>	陈健斌和姜玉梅 A-968	内蒙古阿尔山	1991	81889
100	<i>Hypogymnia bitteri</i>	高向群 1350	内蒙古额尔古纳	1985	81058
101	<i>Hypogymnia bitteri</i>	高向群 1326	内蒙古额尔古纳	1985	81062
102	<i>Hypogymnia bitteri</i>	高向群 1338	内蒙古额尔古纳	1985	81080
103	<i>Hypogymnia bitteri</i>	高向群 541-2	内蒙古科右前旗	1985	81059
104	<i>Hypogymnia bitteri</i>	高向群 656	内蒙古科右前旗	1985	81085
105	<i>Hypogymnia bitteri</i>	高向群 828	内蒙古科右前旗	1985	81084
106	<i>Hypogymnia bitteri</i>	魏鑫丽等 HLJ20151343	黑龙江呼中	2015	143520
107	<i>Hypogymnia bitteri</i>	魏鑫丽等 HLJ2015404	黑龙江塔河	2015	143521
108	<i>Hypogymnia bitteri</i>	高向群 296-3-1	黑龙江漠河	1984	81070
109	<i>Hypogymnia bitteri</i>	高向群 239-1	黑龙江漠河	1984	81055
110	<i>Hypogymnia bitteri</i>	高向群 275-2	黑龙江漠河	1984	81065
111	<i>Hypogymnia bitteri</i>	高向群 077	黑龙江漠河	1984	81056
112	<i>Hypogymnia bitteri</i>	高向群 191	黑龙江漠河	1984	81057
113	<i>Hypogymnia bitteri</i>	高向群 068-3	黑龙江塔河	1984	81066
114	<i>Hypogymnia bitteri</i>	高向群 137-1	黑龙江塔河	1984	81054
115	<i>Hypogymnia bitteri</i>	高向群 461	黑龙江呼中	1984	81050
116	<i>Hypogymnia delavayi</i>	魏江春 2600-1	黑龙江穆棱	1977	6692
117	<i>Hypogymnia delavayi</i>	魏江春 2193	黑龙江带岭	1975	6695
118	<i>Hypogymnia delavayi</i>	魏江春 2355-1	黑龙江带岭	1975	6694
119	<i>Hypogymnia delavayi</i>	魏江春 2246-1	黑龙江带岭	1975	3526
120	<i>Hypogymnia delavayi</i>	魏江春 2039	黑龙江带岭	1975	81088
121	<i>Hypogymnia delavayi</i>	魏江春 2319	黑龙江带岭	1975	6696
122	<i>Hypogymnia delavayi</i>	魏江春 2358	黑龙江带岭	1975	3528
123	<i>Hypogymnia delavayi</i>	魏江春 2620-1	黑龙江穆棱	1977	81094

序号	种名	采集人及采集号	采集地点	采集时间	标本保藏号(HMAS-L)
124	<i>Hypogymnia delavayi</i>	魏江春 2552-1	黑龙江穆棱	1977	3525
125	<i>Hypogymnia duplicatoides</i>	魏江春 2590-5	黑龙江穆棱	1977	81120
126	<i>Hypogymnia duplicatoides</i>	魏江春 2577	黑龙江穆棱	1977	90381
127	<i>Hypogymnia fragillima</i>	陈健斌 20148-1	内蒙古巴林右旗	2000	80432
128	<i>Hypogymnia fragillima</i>	魏江春 239	黑龙江带岭	1975	3533
129	<i>Hypogymnia fragillima</i>	魏江春 2017	黑龙江带岭	1975	3531
130	<i>Hypogymnia fragillima</i>	魏江春 2390	黑龙江带岭	1975	3533
131	<i>Hypogymnia fragillima</i>	魏江春 2625	黑龙江穆棱	1977	3539
132	<i>Hypogymnia fragillima</i>	魏江春 2610	黑龙江穆棱	1977	3537
133	<i>Hypogymnia fragillima</i>	魏江春 2583	黑龙江穆棱	1977	3538
134	<i>Hypogymnia fragillima</i>	魏江春 2587	黑龙江穆棱	1977	3532
135	<i>Hypogymnia incurvoides</i>	魏鑫丽等 NMG2015808	内蒙古额尔古纳	2015	143522
136	<i>Hypogymnia incurvoides</i>	魏鑫丽等 NMG2015891	内蒙古额尔古纳	2015	143523
137	<i>Hypogymnia incurvoides</i>	魏鑫丽等 NMG2015763	内蒙古额尔古纳	2015	143526
138	<i>Hypogymnia incurvoides</i>	高向群 541-2	内蒙古科尔沁右翼前旗	1985	85131
139	<i>Hypogymnia incurvoides</i>	高向群 1379	内蒙古额尔古纳	1985	85130
140	<i>Hypogymnia incurvoides</i>	陈健斌和姜玉梅 A579	内蒙古阿尔山	1991	85125
141	<i>Hypogymnia incurvoides</i>	魏鑫丽等 HLJ20151251	黑龙江呼中	2015	143524
142	<i>Hypogymnia incurvoides</i>	魏鑫丽等 HLJ20151255	黑龙江呼中	2015	143525
143	<i>Hypogymnia incurvoides</i>	高向群 073-1	黑龙江塔河	1984	85132
144	<i>Hypogymnia incurvoides</i>	高向群 095-2	黑龙江塔河	1984	85111
145	<i>Hypogymnia incurvoides</i>	魏江春 2584-4	黑龙江穆棱	1977	85127
146	<i>Hypogymnia metaphysodes</i>	陈健斌和姜玉梅 A-161	内蒙古阿尔山	1991	81844
147	<i>Hypogymnia metaphysodes</i>	陈健斌和姜玉梅 A-190	内蒙古阿尔山	1991	82065
148	<i>Hypogymnia metaphysodes</i>	陈健斌和姜玉梅 169-1	内蒙古阿尔山	1991	81846

序号	种名	采集人及采集号	采集地点	采集时间	标本保藏号(HMAS-L)
149	<i>Hypogymnia metaphysodes</i>	陈健斌和姜玉梅 A-777-2	内蒙古阿尔山	1991	81843
150	<i>Hypogymnia metaphysodes</i>	魏江春 2355	黑龙江带岭	1975	81618
151	<i>Hypogymnia metaphysodes</i>	魏江春 2358-1	黑龙江带岭	1975	081621
152	<i>Hypogymnia metaphysodes</i>	刘华杰 288	黑龙江呼中	2000	32578
153	<i>Hypogymnia metaphysodes</i>	陈健斌和胡光荣 21526	黑龙江呼中	2002	30690
154	<i>Hypogymnia metaphysodes</i>	陈健斌和胡光荣 21590	黑龙江呼中	2002	30697
155	<i>Hypogymnia metaphysodes</i>	陈健斌和胡光荣 21969	黑龙江呼中	2002	31155
156	<i>Hypogymnia metaphysodes</i>	魏江春 2596-2	黑龙江穆棱	1977	81620
157	<i>Hypogymnia metaphysodes</i>	魏江春 2611-4	黑龙江穆棱	1977	81612
158	<i>Hypogymnia physodes</i>	魏鑫丽等 NMG2015769	内蒙古额尔古纳	2015	143537
159	<i>Hypogymnia physodes</i>	魏江春等 Aer289	内蒙古阿尔山	2002	81538
160	<i>Hypogymnia physodes</i>	高向群 1439	内蒙古额尔古纳	1985	81526
161	<i>Hypogymnia physodes</i>	高向群 866-2	内蒙古科尔沁右翼前旗	1985	81527
162	<i>Hypogymnia physodes</i>	魏鑫丽等 NMG2015530	内蒙古额尔古纳	2015	143535
163	<i>Hypogymnia physodes</i>	魏鑫丽等 NMG2015933	内蒙古额尔古纳	2015	143536
164	<i>Hypogymnia physodes</i>	魏鑫丽等 NMG2015867	内蒙古额尔古纳	2015	143538
165	<i>Hypogymnia physodes</i>	魏鑫丽等 NMG2015980	内蒙古阿尔山	2015	143539
166	<i>Hypogymnia physodes</i>	魏鑫丽等 NMG20151005	内蒙古阿尔山	2015	143540
167	<i>Hypogymnia physodes</i>	魏鑫丽等 HLJ2015007	黑龙江漠河	2015	143541
168	<i>Hypogymnia physodes</i>	魏鑫丽等 HLJ20151054	黑龙江呼中	2015	143542
169	<i>Hypogymnia physodes</i>	魏鑫丽等 HLJ2015090	黑龙江漠河	2015	143543
170	<i>Hypogymnia physodes</i>	魏鑫丽等 HLJ2015126	黑龙江漠河	2015	143544
171	<i>Hypogymnia physodes</i>	魏鑫丽等 HLJ2015173	黑龙江漠河	2015	143545
172	<i>Hypogymnia physodes</i>	魏鑫丽等 HLJ2015825	黑龙江松岭区	2015	143546
173	<i>Hypogymnia physodes</i>	魏鑫丽等 HLJ2015996	黑龙江呼中	2015	143547

序号	种名	采集人及采集号	采集地点	采集时间	标本保藏号(HMAS-L)
174	<i>Hypogymnia physodes</i>	魏鑫丽等 HLJ20151272	黑龙江呼中	2015	143548
175	<i>Hypogymnia physodes</i>	魏鑫丽等 HLJ20151273	黑龙江呼中	2015	143549
176	<i>Hypogymnia physodes</i>	魏鑫丽等 HLJ2015943	黑龙江松岭区	2015	143550
177	<i>Hypogymnia physodes</i>	魏鑫丽等 HLJ2015070	黑龙江漠河	2015	143551
178	<i>Hypogymnia physodes</i>	魏鑫丽等 HLJ20151176	黑龙江松岭区	2015	143552
179	<i>Hypogymnia physodes</i>	魏鑫丽等 HLJ20151250	黑龙江呼中	2015	143553
180	<i>Hypogymnia physodes</i>	魏鑫丽等 HLJ20151256	黑龙江呼中	2015	143554
181	<i>Hypogymnia physodes</i>	魏鑫丽等 HLJ20151318	黑龙江呼中	2015	143555
182	<i>Hypogymnia physodes</i>	魏鑫丽等 HLJ2015069	黑龙江漠河	2015	143527
183	<i>Hypogymnia physodes</i>	魏鑫丽等 HLJ2015120	黑龙江漠河	2015	143528
184	<i>Hypogymnia physodes</i>	魏鑫丽等 HLJ2015135	黑龙江漠河	2015	143529
185	<i>Hypogymnia physodes</i>	魏鑫丽等 HLJ2015153	黑龙江漠河	2015	143530
186	<i>Hypogymnia physodes</i>	魏鑫丽等 HLJ2015198	黑龙江漠河	2015	143531
187	<i>Hypogymnia physodes</i>	魏鑫丽等 HLJ2015737	黑龙江松岭区	2015	143532
188	<i>Hypogymnia physodes</i>	魏鑫丽等 HLJ20151093	黑龙江呼中	2015	143533
189	<i>Hypogymnia physodes</i>	魏鑫丽等 HLJ20151220	黑龙江呼中	2015	143534
190	<i>Hypogymnia physodes</i>	高向群 412	黑龙江呼中	1984	81524
191	<i>Hypogymnia physodes</i>	刘华杰 116-2	黑龙江呼中	2000	21667
192	<i>Hypogymnia physodes</i>	陈健斌和胡光荣 21616	黑龙江呼中	2002	30713
193	<i>Hypogymnia physodes</i>	高向群 042-2	黑龙江塔河	1984	81543
194	<i>Hypogymnia physodes</i>	高向群 166-1-1	黑龙江漠河	1984	81542
195	<i>Hypogymnia physodes</i>	魏江春 2590-3	黑龙江穆棱	1977	81582
196	<i>Hypogymnia physodes</i>	魏江春 2613	黑龙江穆棱	1977	3604
197	<i>Hypogymnia physodes</i>	魏江春 2626	黑龙江穆棱	1977	3606
198	<i>Hypogymnia pseudoenteromorpha</i>	黄满荣和魏江春 147	黑龙江呼中	2000	21672

序号	种名	采集人及采集号	采集地点	采集时间	标本保藏号(HMAS-L)
199	<i>Hypogymnia subcrustacea</i>	魏江春 2590	黑龙江穆棱	1977	12582
200	<i>Hypogymnia subduplicata</i>	高向群 284-1	黑龙江塔河	1984	81302
201	<i>Hypogymnia subduplicata</i>	魏鑫丽等 HLJ2015184	黑龙江漠河	2015	143556
202	<i>Hypogymnia subduplicata</i>	高向群 078-1	黑龙江塔河	1984	81303
203	<i>Hypogymnia subduplicata</i>	高向群 284-1	黑龙江塔河	1984	81302
204	<i>Hypogymnia subduplicata</i>	魏江春 2552-3	黑龙江穆棱	1977	81298
205	<i>Hypogymnia subduplicata</i>	魏江春 2586-1	黑龙江穆棱	1977	81297
206	<i>Hypogymnia submundata f. baculosorediosa</i>	陈健斌和胡光荣 21588	黑龙江呼中	2002	30696
207	<i>Hypogymnia submundata f. baculosorediosa</i>	魏江春 2552-2	黑龙江穆棱	1977	3629
208	<i>Hypogymnia subpruinosa</i>	s.n.	黑龙江带岭	—	81688
209	<i>Hypogymnia vittata</i>	高向群 1430	内蒙古额尔古纳	1985	81350
210	<i>Hypogymnia vittata</i>	陈健斌和胡光荣 21634	黑龙江呼中	2002	30706
211	<i>Hypogymnia vittata</i>	高向群 109	黑龙江塔河	1985	81351
212	<i>Hypogymnia vittata</i>	魏江春 2561-2	黑龙江穆棱	1977	81449
213	<i>Hypogymnia vittata</i>	刘华杰 099	黑龙江呼中	2000	24073
214	<i>Hypogymnia yunnanensis</i>	魏江春 2613-1	黑龙江穆棱	1977	81702
215	<i>Melanelia stygia</i>	刘华杰 99-1	黑龙江呼中	—	32635
216	<i>Montanelia sorediata</i>	高向群 252	黑龙江大兴安岭	1984	36159
217	<i>Montanelia sorediata</i>	高向群 218	黑龙江大兴安岭	1984	36139
218	<i>Nephromopsis komarovii</i>	陈健斌和胡光荣 21188	内蒙古巴林右旗	2001	110666
219	<i>Nephromopsis komarovii</i>	陈健斌和胡光荣 21377	内蒙古巴林右旗	2001	110669
220	<i>Nephromopsis komarovii</i>	陈健斌和胡光荣 21368	内蒙古巴林右旗	2001	110667
221	<i>Nephromopsis komarovii</i>	陈健斌 20113	内蒙古巴林右旗	2000	110668
222	<i>Nephromopsis ornata</i>	魏江春 2533	黑龙江穆棱	1977	15385
223	<i>Tuckermanopsis americana</i>	陈锡龄 1706	内蒙古呼伦贝尔	1963	14982

序号	种名	采集人及采集号	采集地点	采集时间	标本保藏号(HMAS-L)
224	<i>Tuckermanopsis americana</i>	高向群 636	内蒙古科尔沁右翼前旗	1985	14980
225	<i>Tuckermanopsis americana</i>	高向群 1609	内蒙古科尔沁右翼前旗	1985	14974
226	<i>Tuckermanopsis americana</i>	高向群 1494	内蒙古科尔沁右翼前旗	1985	14975
227	<i>Tuckermanopsis americana</i>	陈健斌和姜玉梅 A-240	内蒙古阿尔山	1991	14977
228	<i>Tuckermanopsis americana</i>	陈健斌和姜玉梅 A-570	内蒙古阿尔山	1991	14979
229	<i>Tuckermanopsis americana</i>	陈锡龄 1706	内蒙古呼伦贝尔	1963	14982
230	<i>Tuckermanopsis americana</i>	高向群 070	黑龙江塔河	1984	14973
231	<i>Tuckermanopsis americana</i>	高向群 284-2	黑龙江塔河	1984	14968
232	<i>Tuckermanopsis americana</i>	高向群 288	黑龙江塔河	1984	14972
233	<i>Tuckermanopsis americana</i>	魏江春 3130	黑龙江新林	1977	14965
234	<i>Tuckermanopsis americana</i>	魏江春 3161-2	黑龙江新林	1977	14964
235	<i>Tuckermanopsis microphyllica</i>	魏江春 3379-2	内蒙古满归	1977	19006
236	<i>Tuckneraria laureri</i>	陈健斌和姜玉梅 A971	内蒙古阿尔山	1991	16737
237	<i>Tuckneraria laureri</i>	陈健斌和姜玉梅 A888	内蒙古阿尔山	1991	16736
238	<i>Tuckneraria laureri</i>	高向群 933	内蒙古科右前旗	1985	15242
239	<i>Tuckneraria laureri</i>	高向群 248-2	黑龙江漠河	1984	15240
240	<i>Tuckneraria laureri</i>	高向群 243-6	黑龙江漠河	1984	15239
241	<i>Tuckneraria laureri</i>	高向群 293-1	黑龙江塔河	1984	15238
242	<i>Vulpicida juniperinus</i>	高向群 1435	内蒙古额尔古纳	1985	15184
243	<i>Vulpicida juniperinus</i>	高向群 1456	内蒙古额尔古纳	1985	15185
244	<i>Vulpicida juniperinus</i>	高向群 222-1	黑龙江漠河	1984	15183
245	<i>Vulpicida juniperinus</i>	黄满荣和魏江春 159	黑龙江呼中	2000	22299
246	<i>Vulpicida juniperinus</i>	刘华杰 281	黑龙江呼中	2000	21677
247	<i>Vulpicida juniperinus</i>	曹叔楠等 HY1-243	黑龙江呼中	2011	127438
248	<i>Vulpicida pinastri</i>	高向群 398	黑龙江呼中	1984	15115

任梅蓉, 杨秋霞, 魏鑫丽 (2019) 东北大小兴安岭地区梅衣科岛衣类和袋衣类地衣物种多样性生物多样性. 生物多样性, 27 (8), 833–841.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019168>

序号	种名	采集人及采集号	采集地点	采集时间	标本保藏号(HMAS-L)
249	<i>Vulpicida pinastri</i>	高向群 239-2	黑龙江漠河	1984	15122
250	<i>Vulpicida pinastri</i>	高向群 398	黑龙江呼中	1984	15115
251	<i>Vulpicida pinastri</i>	高向群 400	黑龙江呼中	1984	15116
252	<i>Vulpicida pinastri</i>	高向群 108	黑龙江塔河	1984	15131
253	<i>Vulpicida pinastri</i>	高向群 091-1	黑龙江塔河	1984	15130
254	<i>Vulpicida pinastri</i>	张颖等 MH11039	黑龙江漠河	2011	127256
255	<i>Vulpicida pinastri</i>	陈健斌和姜玉梅 A-969	内蒙古阿尔山	1991	15106
256	<i>Vulpicida pinastri</i>	陈健斌和姜玉梅 A-892	内蒙古阿尔山	1991	15105
257	<i>Vulpicida pinastri</i>	陈健斌和姜玉梅 A-696	内蒙古阿尔山	1991	15107
258	<i>Vulpicida pinastri</i>	高向群 1608	内蒙古额尔古纳	1985	15103
259	<i>Vulpicida pinastri</i>	高向群 629	科尔沁右旗	1985	15099



•研究报告•

我国黄曲霉遗传多样性与产毒特性

余仲东¹ 余知和² 金世宇³ 王 龙^{4*}

1(西北农林科技大学林学院, 陕西杨凌 712100)

2(长江大学生命科学学院, 湖北荆州 434025)

3(北京市京西林场, 北京 102300)

4(中国科学院微生物研究所真菌学国家重点实验室, 北京 100101)

摘要: 黄曲霉(*Aspergillus flavus*)是一种广泛分布的腐生真菌, 是黄曲霉毒素B (aflatoxin B, AFB)和圆弧偶氮酸(cyclopiazonic acid, CPA)的主要产生菌, 也是动植物的条件致病菌。全球的玉米、花生和棉籽均不同程度地遭到黄曲霉及其毒素的污染。黄曲霉菌株间在形态学、遗传学和产毒特性上变异较大, 其居群遗传结构也尚不明确。为了揭示黄曲霉居群遗传结构及其产毒特性的规律, 本研究选取了从我国26省区(包括大小兴安岭)不同环境中分离的黄曲霉88株, 结合模式菌株和国际权威菌株9株, 基于钙调蛋白基因(CaM)和β-微管蛋白基因(benA)进行多基因序列分型(multi-locus sequence typing, MLST), 使用MEGA 6.0和Structure 2.3.4软件进行系统发育学分析和居群结构推导, 并结合菌株的产毒特性(AFB和CPA)进行比较分析。结果显示本研究的97株黄曲霉可分为3个居群, 即黄曲霉居群I、黄曲霉居群II和米曲霉居群, 该97株黄曲霉共有17个序列型(sequence type, ST), 其中我国的88株菌分布于15个序列型。米曲霉居群均不产AFB, 黄曲霉居群I和II的菌株绝大多数都产AFB和CPA, 其产毒特性只具有菌株特异性, 与居群和序列型无关。黄曲霉菌株产毒特性与地理分布或农作物类型间存在一定关系。我国东北玉米产区、西北干旱棉花产区和南方花生产区的黄曲霉居群I和II菌株均产AFB和CPA, 我国青海可可西里和四川阿坝地区的黄曲霉仅产CPA而不产AFB, 不产AFB的米曲霉居群大部分来自我国气候和地理环境多样的华北地区, 该地区也是我国农村传统酿造黄豆酱的地区。

关键词: 多样性; 遗传标记; 真菌毒素; 直源基因; 种系学

Genetic diversity and toxin-producing characters of *Aspergillus flavus* from China

Zhongdong Yu¹, Zhihe Yu², Shiyu Jin³, Long Wang^{4*}

1 College of Forestry, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100

2 College of Life Sciences, Yangtze University, Jingzhou, Hubei 434025

3 Beijing Jingxi Forest Farm, Mentougou, Beijing 102300

4 State Key Laboratory of Mycology, Institute of Microbiology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101

Abstract: *Aspergillus flavus* is commonly regarded as a kind of saprophytic fungi with a wide distribution. It is the major aflatoxin B (AFB) and cyclopiazonic acid (CPA) producing species, as well as a pathogen to humans and animals. In the world, huge amounts of corns, peanuts and cotton seeds are vulnerable to be contaminated by *A. flavus* and aflatoxin each year. There is much variance in morphological, genetic and toxin-producing characters among isolates of *A. flavus*, resulting in its ambiguous population structure. In this paper, we analyzed 88 isolates of *A. flavus* from different environments of 26 provinces (including the Greater and Lesser Khinggan Mountains) in China, as well as nine ex-types and authentic strains based on *CaM* and *benA* sequences to infer their sequence types (STs) using multi-locus sequence typing (MLST), and their phylogenetic relationships and population structures employing MEGA 6.0 and Structure 2.3.4 softwares, together with their toxin-producing features (AFB and CPA). Our results showed that the 88

收稿日期: 2019-02-14; 接受日期: 2019-05-15

基金项目: 科技部科技基础性工作专项(2014FY210400)、科技部重点研发计划(2017YFD0600103-4-2)、国家自然科学基金(31270539; 31750001)和中国科学院前沿科学重点项目(QYZDY-SSW-SMC029)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: wl_dgk@sina.com

Chinese isolates and nine ex-type and authentic strains were distributed in three populations, i.e. *A. flavus* population I, *A. flavus* population II and population *A. oryzae*. There were 17 STs among the 97 isolates, among which the 88 strains from China were distributed in 15 STs. All isolates of population *A. oryzae* did not produce AFB, but most isolates of the *A. flavus* populations I and II produced AFB and CPA. The toxin-producing features were strain-specific, but not correlated to sequence types or populations. Some correlations between toxin-producing characters and geographical environments or crop types were recognized. The isolates of *A. flavus* populations I and II from the northeast areas planting corns, the arid northwest planting cottons and the south areas growing peanuts all produced AFB and CPA. The isolates from Hoh Xil of Qinghai and Aba of Sichuan did not produce AFB, though with the production of CPA. The isolates of *A. oryzae* population without AFB production were almost from North China with diverse climates and geographical environments, where the traditional Chinese soybean paste is made in the rural areas.

Key words: diversity; genetic markers; mycotoxins; orthologous genes; phylogenetics

黄曲霉(*Aspergillus flavus*)作为一种腐生菌广泛分布于自然界的土壤、空气、水体和人类活动场所。该菌同时也是一种植物机会病原菌,严重影响农作物产量和质量(Horn, 2003)。另外,有些黄曲霉菌株还是人类和多种动物的机会病原菌,约有15%的人类曲霉病(aspergillosis)由黄曲霉引起(Hedayati et al, 2007; Krishnan et al, 2009)。更具危害性的是它还产生强致癌剂黄曲霉毒素B (aflatoxin B, AFB),严重威胁着世界粮食和饲料的安全。另外AFB可以在哺乳动物体内被羟基化分泌到乳汁当中称为AFM (aflatoxin M),严重威胁着哺乳动物和人类的健康(CAST, 2003)。

黄曲霉在分类学上属于真菌界子囊菌门散囊菌纲散囊菌目曲霉科曲霉属(*Aspergillus*)黄曲组(Section *Flavi*)。典型黄曲霉的分类学性状是在25–37 °C时生长迅速,产生大量黄绿色分生孢子;分生孢子形状多为球形和近球形,直径3.0–6.0 μm,表面带刺;通常产生深棕色至黑色菌核,直径通常400–800 μm,有些菌株的菌核小于350 μm,通常产生真菌毒素AFB和圆弧偶氮酸(cyclopiazonic acid, CPA),有极少菌株还产生黄曲霉毒素G (aflatoxin G, AFG) (Frisvad et al, 2019)。其菌株在菌核的产生与否、菌核大小和产毒与否及毒素种类上差别很大(Raper & Fennell, 1965)。Saito和Tsuruta (1993)在泰国发现了一些“不典型”的“黄曲霉”菌株,这些菌株产生的菌核直径小于400 μm,产生毒素AFB和CPA。这些“不典型”菌株被定为黄曲霉小核变种(*A. flavus* var. *parvisclerotigenus* Mich. Saito and Tsuruta)。Frisvad等(2005)在尼日利亚也发现了该类型菌株,他们根据形态学、产毒特性和rDNA

ITS1-5.8S-ITS2序列将其提升为独立的种,即小核曲霉(*A. parvisclerotigenus* (Mich. Saito and Tsuruta) Frisvad and Samson)。但是他们选定的模式菌株不是在泰国的模式菌株*A. flavus* var. *parvisclerotigenus* CBS 121.62,因此*A. parvisclerotigenus*为不合法名称。Frisvad等(2019)的研究认为*A. flavus* var. *parvisclerotigenus*应是*A. flavus*的一些产小核的特殊菌株,而分离自尼日利亚的产小核及AFB和AFG的菌株则属于一个新种,即黄毒曲霉(*A. aflatoxiformans* Frisvad, Ezekiel, Samson & Houbraken)。Cotty (1989)在美国发现了另外一些“不典型”的“黄曲霉”小核菌株,将其称为S型菌株,而将产大核的“典型”菌株称为L型菌株。前者产毒能力强,后者产毒能力较弱或不产毒。S型菌株又包括2种类型:第一类型菌株只产生AFB和CPA,不产生AFG,因此该类菌株应属于*A. flavus*;第二类菌株除了产生AFB、AFG和CPA,还产生大量的parasiticolides,而*A. flavus*和*A. aflatoxiformans*不产生该种物质,因此该类菌株很可能代表另外一个隐存种(cryptic species)。Geiser等(2000)根据3个基因*amdS*、*omt12*和*trpC13*片段序列(其中*omt12*是非直源基因(non-orthologous gene),属于AF生物合成基因簇)对来自美国、澳大利亚和尼日利亚的33株黄曲霉和3株米曲霉(*A. oryzae*)进行了系统发育学分析,将这些菌株分为2个群(Group I和Group II)。Group I包括产大核和小核菌株,均不产生AFG。该群又由3个亚群组成: IA包括产大核和小核菌株,多数产生AFB和CPA,有些不产AFB; IB包括产大核菌株,均不产生AFB和AFG,但有些产生CPA,有些不产CPA,还包括部分米曲霉菌株; IC包括产大核菌株,均不产AFG,多数产AFB。

和CPA, 少数产AFB但不产CPA。Group II菌株产生AFB、AFG和CPA, 均由产小核菌株组成。Pildain等(2008)根据形态学、产毒特征、beta-tubulin (*benA*) 和calmodulin (*CaM*)基因片段序列将Group II菌株定为一个新的隐存种, 即微核曲霉(*A. minisclerotigenes*)。至此, 黄曲霉广义种(*A. flavus sensu lato*)包括了3个种: 黄曲霉、黄毒曲霉和微核曲霉。而在东亚地区用于食品酿造的*A. oryzae*, Raper 和Fennell (1965)的专著中将其作为*A. flavus*的一个近缘种, 后来的学者认为它是*A. flavus*的一个驯化类群, 应作为*A. flavus*的变种(Kurtzman et al, 1986)。Geiser等(2000)的研究显示*A. oryzae*属于*A. flavus*的一个群的亚群(见前述), 并建议保留*A. oryzae*的分类地位, Frisvad等(2019)的研究也沿袭了这种处理方法。

黄曲霉是一类适应能力很强的霉菌, 其生长温度范围相当广泛, 为10–48 °C, 最适生长温度为33–37 °C; 最适产毒温度也较宽, 为28–37 °C, 而且在低水活度(water activity, aw)为0.73时也能正常生长和产毒(Pitt & Hocking, 2009)。气候和地理环境因素决定了其不同类群的分布。一般规律是在热带和高温干旱地区高产毒类群发生频率较高, 而在温带和较湿润的地区无毒类群占优势(Paterson & Lima, 2010)。比如在美国南部和阿根廷, 大部分为产毒较强的产小核的*A. flavus*, 其次为无毒群, 而且前者主要分布于高温干旱地区, 如亚利桑那沙漠(Cotty, 1997; Orum et al, 1997; Horn & Dorner, 1999; Barros et al, 2005)。*A. flavus*的产毒菌株通常分布于低纬度的热带及高温干旱地区, 但由于全球气候变化, 非季节性天气和极端天气如异常高温干旱天气逐渐增多, 受影响的地区和生物种类及自然生态系统在逐步扩大, 中高纬度地区和温带地区的植物、动物和人群正在受到高产毒黄曲霉的威胁(Hedayati et al, 2007; Krishnan et al, 2009; Paterson & Lima, 2010)。

我国地处北半球, 占国土总面积约70%的地区属于中温带、暖温带、亚热带, 这三个温度带集中了我国主要人口和粮食生产基地, 这些地区种植的正是黄曲霉类群容易侵染的作物, 如玉米、花生和棉籽。由于全球气候异常, 非季节性天气和极端天气增多, 我国大部分地区有可能受到高产毒黄曲霉类群的侵袭。有学者对我国部分地区的粮食中AFB污染情况进行了调查, 发现毒素污染在华南、华中和华东地区高, 华北较低, 东北和西北最低(高秀芬

等, 2011)。我国浙江省只发现了产大核和AFB的*A. flavus* (Wang et al, 1993), 但汪汉成等(2014)发现烟草种子携带高产毒的*A. minisclerotigenes*。《中国曲霉志》(齐祖同等, 1997)记载的黄曲霉大部分来自亚热带地区。但是这些研究只是对我国部分省区的黄曲霉类群进行的调查, 而且有些研究中物种概念比较模糊。本研究系统调查了我国中温带、暖温带和亚热带以及青藏高原地区黄曲霉遗传多样性、产毒特征和地理环境分布, 进一步明确了黄曲霉的物质概念, 可为我国粮食安全的评估提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 样品采集与菌株分离

土壤样品选择我国26省区的农田、荒野、林地、山地4种环境类型的土壤, 采集腐殖质-淋溶层土壤约20 g放入无菌自封塑料袋中。玉米、花生、棉籽等粮食样品到当地农户或粮食市场收集, 同样约20 g放入无菌自封塑料袋中。土壤样品分离采用Malloch (1981)的倍比稀释倾倒平皿法。在25–30 °C培养到合适天数, 挑取单菌落接种于麦芽精(Malt Extract Agar, MEA)斜面, 25 °C培养7 d后冷藏于4 °C待鉴定(Pitt & Hocking, 2009)。粮食样品采用Andersen和Thrane (2006)的直接平皿法(direct plating), 挑选单菌落转接至MEA斜面, 25 °C培养7 d后冷藏于4 °C以待鉴定。

1.2 形态学鉴定

将菌株接种于MEA培养基, 于25 °C培养7 d。进行培养性状和显微性状的观察, 按照Raper和Fennell (1965)、Frisvad等(2005)、Pildain等(2008)、Pitt和Hocking (2009)的方法鉴定到种。

1.3 AF和CPA的检测

在3 mL酵母精蔗糖(yeast extract sucrose, YES)液体培养基中接入约 10^6 个孢子, 每株菌3个重复分别于30 °C、33 °C、37 °C倾斜45°角培养3 d。AFB和CPA的提取和检测参考Sepahvand等(2011)。

1.4 遗传多样性分析

所研究的黄曲霉菌株包括来自我国中温带、暖温带、亚热带和青藏高原气候区的26省区不同地理环境的具代表性的88株, 国际菌株包括模式和权威菌株9株, 包括CBS 100927^T (*A. flavus*的模式菌株)、CBS 100925^T (*A. oryzae*的模式菌株)、CBS 120.51^T (托姆曲霉*A. thomii*的模式菌株)、CBS 485.65^T (黄曲

霉柱头变种*A. flavus* var. *columnaris*的模式菌株)和基因组测序菌株NRRL 3357和RIB40, 还有越南的3.2789、日本的3.4408、美国的3.4410, 共97株, 以及黄曲霉4个近缘种的模式菌株, 即花生曲霉(*A. arachidicola* CBS 117610^T)、黄霉曲霉(*A. aflatoxi-*

formans CBS 143679^T)、*A. minisclerotigenes* CBS 115635^T、寄生曲霉(*A. parasiticus* CBS 100926^T), 还有1株分离自酱油的*A. parasiticus* 3.306。分子系统学分析以溜曲霉(*A. tamari*)的模式菌株CBS 104.13^T作为外群。共计103株(表1)。

表1 黄曲霉菌株、分离地和基物及产毒特性

Table 1 *Aspergillus flavus* strains, isolation places and toxin-production

菌株顺序号 [*] Number	物种 Species	菌株 Strains	分离地和基物 Isolation places and substrates	产毒素 Toxin production	
				AFB	CPA
1	<i>A. flavus</i>	CBS 100927 ^T	南太平洋群岛; 赛璐粉 Cellophane; South Pacific Islands	-	+
2	<i>A. oryzae</i>	CBS 100925 ^T	日本大阪; 分离基物未知 Ex-type of <i>A. oryzae</i> , unknown source; Osaka, Japan	-	+
3	<i>A. thomii</i>	CBS 120.51 ^T	英国伦敦; 污染物 Ex-type of <i>A. thomii</i> , culture contaminant; London, UK	-	+
4	<i>A. flavus</i>	CYH2-2-1	河北石家庄; 空气 Air; Shijiazhuang, Hebei, China	+	+
5	<i>A. flavus</i>	3.4408	日本东京; 土壤 Soil; Tokyo, Japan	+	+
6	<i>A. flavus</i>	14527	西藏米林; 土壤 Soil; Milin, Tibet, China	+	+
7	<i>A. flavus</i>	13483	山西五台山; 土壤 Soil; Mt. Wutaihan, Shanxi, China	+	+
8	<i>A. flavus</i>	13868	内蒙古呼伦贝尔; 土壤 Soil; Hulun Buir, Inner Mongolia, China	+	+
9	<i>A. flavus</i>	13894	湖南益阳; 土壤 Soil; Yiyang, Hunan, China	+	+
10	<i>A. flavus</i>	13895	江西三清山; 土壤 Soil; Sanqingshan, Jiangxi, China	+	+
11	<i>A. flavus</i>	13918	江苏苏州; 土壤 Soil, Suzhou, Jiangsu, China	+	+
12	<i>A. flavus</i>	13952	甘肃兰州; 土壤 Soil; Lanzhou, Gansu, China	-	+
13	<i>A. flavus</i>	13961	宁夏罗山; 土壤 Soil; Luoshan, Ningxia, China	-	-
14	<i>A. flavus</i>	13962	宁夏灵武; 土壤 Soil; Lingwu, Ningxia, China	-	-
15	<i>A. flavus</i>	14099	山西吕梁; 土壤 Soil; Lvliang, Shanxi, China	+	+
16	<i>A. flavus</i>	14131	山西大同; 土壤 Soil; Datong, Shanxi, China	+	+
17	<i>A. flavus</i>	14151	河南洛阳; 土壤 Soil; Luoyang, Henan, China	-	-
18	<i>A. flavus</i>	14152	河南南阳; 土壤 Soil; Nanyang, Henan, China	-	-
19	<i>A. flavus</i>	14153	山东泰安 土壤 Soil; Tai'an, Shandong, China	-	-
20	<i>A. flavus</i>	14154	山东临沂; 土壤 Soil; Linyi, Shandong, China	-	-
21	<i>A. flavus</i>	14155	河北兴隆; 土壤 Soil; Xinglong, Hebei, China	-	-
22	<i>A. flavus</i>	14156	河北张家口; 土壤 Soil; Zhangjiakou, Hebei, China	-	-
23	<i>A. flavus</i>	14157	河北保定; 土壤 Soil; Baoding, Hebei, China	-	-
24	<i>A. flavus</i>	14159	河北衡水; 土壤 Soil; Hengshui, Hebei, China	-	-
25	<i>A. flavus</i>	14175	浙江乌镇; 土壤 Soil; Wuzhen, Zhejiang, China	+	+
26	<i>A. flavus</i>	14334	安徽巢湖; 荸荠 Water chestnut; Chaohu, Anhui, China	+	+
27	<i>A. flavus</i>	14353	新疆吐鲁番; 土壤 Soil; Turpan, Xinjiang, China	+	+
28	<i>A. flavus</i>	14355	新疆石河子; 土壤 Soil; Shihezi, Xinjiang, China	+	+
29	<i>A. flavus</i>	14356	新疆乌鲁木齐; 土壤 Soil; Urumqi, Xinjiang, China	+	+
30	<i>A. flavus</i>	14357	新疆伊犁; 土壤 Soil; Yili, Xinjiang, China	+	+
31	<i>A. flavus</i>	14358	陕西榆林; 土壤 Soil; Yulin, Shaanxi, China	+	+
32	<i>A. flavus</i>	14359	陕西汉中; 土壤 Soil; Hanzhong, Shaanxi, China	+	+
33	<i>A. flavus</i>	14373	陕西渭南; 土壤 Soil; Weinan, Shaanxi, China	+	+
34	<i>A. flavus</i>	14374	新疆吐鲁番; 土壤 Soil, Turpan, Xinjiang, China	+	+
35	<i>A. flavus</i>	23124	海南五指山; 土壤 Soil; Mt. Wuzishan, Hainan, China	+	+

表 1(续) Table 1 (continued)

菌株顺序号 [*] Number	物种 Species	菌株 Strains	分离地和基物 Isolation places and substrates	产毒素 Toxin production	
				AFB	CPA
36	<i>A. flavus</i>	AB34	四川若尔盖; 土壤 Soil; Ruoergai Prairie, Sichuan, China	-	+
37	<i>A. flavus</i>	FJ17-2	福建宁德; 茶叶 Tea; Ningde, Fujian, China	+	+
38	<i>A. flavus</i>	HB4	湖北神农架; 土壤 Soil; Shennongjia, Hubei, China	+	+
39	<i>A. flavus</i>	HL53	黑龙江凉水; 土壤 Soil; Liangshui Nature Reserve, Heilongjiang, China	+	+
40	<i>A. flavus</i>	HL70	黑龙江乌伊岭; 土壤 Soil; Wuyiling, Heilongjiang, China	+	+
41	<i>A. flavus</i>	KK39	青海互助县; 土壤 Soil; Huzhu County, Qinghai, China	-	+
42	<i>A. flavus</i>	KK41	青海互助县; 土壤 Soil; Huzhu County, Qinghai, China	-	+
43	<i>A. flavus</i>	KK49	青海互助县; 土壤 Soil; Huzhu County, Qinghai, China	-	+
44	<i>A. flavus</i>	KK50	青海可可西里; 土壤 Soil; Hoh Xil, Qinghai, China	-	+
45	<i>A. flavus</i>	KK65	青海楚玛尔河; 土壤 Soil; Chumaer River, Qinghai, China	-	+
46	<i>A. flavus</i>	KK66	青海可可西里; 土壤 Soil; Hoh Xil, Qinghai, China	-	+
47	<i>A. flavus</i>	KK67	青海楚玛尔河; 土壤 Soil; Chumaer River, Qinghai, China	-	+
48	<i>A. flavus</i>	KK68	青海沱沱河; 土壤 Soil; Tuotuo River, Qinghai, China	-	+
49	<i>A. flavus</i>	KK69	青海沱沱河; 土壤 Soil; Tuotuo River, Qinghai, China	-	+
50	<i>A. flavus</i>	KK70	青海楚玛尔河; 土壤 Soil; Chumaer River, Qinghai, China	-	+
51	<i>A. flavus</i>	KK72	青海青海湖; 土壤 Soil; Qinghai Lake, Qinghai, China	+	+
52	<i>A. flavus</i>	KK73	青海青海湖; 土壤 Soil; Qinghai Lake, Qinghai, China	+	+
53	<i>A. flavus</i>	KK94	青海坎布拉; 土壤 Soil; Kanbula, Qinghai, China	+	+
54	<i>A. flavus</i>	KK102	青海坎布拉; 土壤 Soil; Kanbula, Qinghai, China	-	+
55	<i>A. flavus</i>	KK103	青海坎布拉; 土壤 Soil; Kanbula, Qinghai, China	-	+
56	<i>A. flavus</i>	KK104	青海坎布拉; 土壤 Soil; Kanbula, Qinghai, China	-	+
57	<i>A. flavus</i>	KK114	青海坎布拉; 土壤 Soil; Kanbula, Qinghai, China	-	+
58	<i>A. flavus</i>	XZ107	陕西南宫山; 植物叶 Plant leaves; Mt. Nangongshan, Shaanxi, China	+	+
59	<i>A. flavus</i>	XZ108	陕西通天河; 植物叶 Plant leaves; Tongtian River, Shaanxi, China	+	+
60	<i>A. flavus</i>	XZ109	陕西南宫山; 植物叶 Plant leaves; Mt. Nangongshan, Shaanxi, China	+	+
61	<i>A. flavus</i>	XZ112	陕西通天河; 植物叶 Plant leaves; Tongtian River, Shaanxi, China	+	+
62	<i>A. flavus</i>	YN23	云南玉溪; 烟叶 Tobacco leaves; Yuxi, Yunnan, China	-	+
63	<i>A. flavus</i>	YN35	云南玉溪; 烟叶 Tobacco leaves; Yuxi, Yunnan, China	+	+
64	<i>A. flavus</i>	YN48	云南玉溪; 烟叶 Tobacco leaves; Yuxi, Yunnan, China	+	+
65	<i>A. flavus</i>	YN49	云南玉溪; 烟叶 Tobacco leaves; Yuxi, Yunnan, China	+	+
66	<i>A. flavus</i>	YN51	云南玉溪; 烟叶 Tobacco leaves; Yuxi, Yunnan, China	+	+
67	<i>A. flavus</i>	NRRL 3357	美国; 霉花生 Moldy peanuts; USA	+	+
68	<i>A. oryzae</i>	RIB40	日本; 谷粒 Cereal grains; Japan	-	-
69	<i>A. flavus</i>	3.262	辽宁大连; 空气 Air; Dalian, Liaoning, China	-	-
70	<i>A. flavus</i>	3.267	辽宁大连; 土壤 Soil; Dalian, Liaoning, China	-	+
71	<i>A. flavus</i>	3.337	天津; 蚊香 Mosquito-repellent incense; Tianjin, China	-	+
72	<i>A. flavus</i>	3.417	天津; 酱曲 Soy sauce starter; Tianjin, China	-	+
73	<i>A. flavus</i>	3.870	天津; 酱曲 Soy sauce starter; Tianjin, China	+	+
74	<i>A. flavus</i>	3.881	上海; 小麦 Wheat; Shanghai, China	-	+
75	<i>A. flavus</i>	3.2146	北京; 大米 Rice; Beijing, China	+	+
76	<i>A. flavus</i>	3.2758	广东广州; 空气 Air; Guangzhou, Guangdong, China	-	+
77	<i>A. flavus</i>	3.2789	越南河内; 土壤 Soil; Hanoi, Vietnam	-	+
78	<i>A. flavus</i>	3.2823	安徽芜湖; 植物 Plants; Wuhu, Anhui, China	-	+

表1(续) Table 1 (continued)

菌株顺序号 [*] Number	物种 Species	菌株 Strains	分离地和基物 Isolation places and substrates	产毒素 Toxin production	
				AFB	CPA
79	<i>A. flavus</i>	3.3554	北京; 空气 Air; Beijing, China	-	+
80	<i>A. flavus</i> var. <i>columnaris</i>	CBS 485.65 ^T	日本; 黄油 Ex-type of <i>A. flavus</i> var. <i>columnaris</i> , butter; Japan	-	+
81	<i>A. flavus</i>	3.4408-2	北京; 空气 Air; Beijing, China	+	+
82	<i>A. flavus</i>	3.4410	美国 ATCC 28539; USA	+	+
83	<i>A. flavus</i>	3.5211	北京 CICC 2348; Beijing, China	-	+
84	<i>A. flavus</i>	3.5278	四川德阳; 烂水果 Rotten fruit; Deyang, Sichuan, China	+	+
85	<i>A. flavus</i>	3.5283	四川成都; 土壤 Soil; Chengdu, Sichuan, China	+	+
86	<i>A. flavus</i>	3.5309	四川都江堰; 土壤 Soil; Dujiangyan, Sichuan, China	+	+
87	<i>A. flavus</i>	3.5329	贵州梵净山; 皮革 Leather; Mt. Fanjingshan, Guizhou, China	+	+
88	<i>A. flavus</i>	3.6153	山东泰安; 小麦 Wheat; Tai'an, Shandong, China	-	+
89	<i>A. flavus</i>	3.6304	广西宜山; 玉米 Corn; Yishan, Guangxi, China	-	+
90	<i>A. flavus</i>	3.6307	吉林珲春; 亚麻 Linen; Hunchun, Jilin, China	+	+
91	<i>A. flavus</i>	3.6311	广东广州; 空气 Air; Guangzhou, Guangdong, China	+	+
92	<i>A. flavus</i>	3.6422	河北小五台山; 松果 Pinecore; Mt. Small Wutaishan, Hebei, China	+	+
93	<i>A. flavus</i>	3.6428	云南大理; 霉纸 Mouldy paper; Dali, Yunnan, China	+	+
94	<i>A. flavus</i>	3.6431	云南大理; 玉米叶 Corn leaves; Dali, Yunnan, China	+	+
95	<i>A. flavus</i>	3.6434	云南思茅; 土壤 Soil; Simao, Yunnan, China	-	+
96	<i>A. flavus</i>	14160	河南信阳; 土壤 Soil; Xinyang, Henan, China	-	-
97	<i>A. flavus</i>	FJ17	福建宁德; 茶叶 Tea; Ningde, Fujian, China	+	+
	<i>A. arachidicola</i>	CBS 117610 ^T	阿根廷; 花生叶 <i>Arachis glabrata</i> leaves; Argentina		
	<i>A. minisclerotigenes</i>	CBS 115635 ^T	阿根廷; 花生 <i>Arachis hypogaea</i> seeds; Argentina		
	<i>A. parasiticus</i>	CBS 100926 ^T	美国夏威夷; 嗜桔粉蚧 <i>Pseudococcus calceolariae</i> ; Hawaii, USA		
		3.306	天津; 酱曲 Soy sauce starter; Tianjin, China		
	<i>A. aflatoxiformans</i>	CBS 143679 ^T	尼日利亚; 土壤 Soil; Nigeria		
	<i>A. tamarii</i>	CBS 104.13 ^T	分离地未知; 活性碳 Activated carbon; unknown country		

* 菌株顺序号与图3对应; AFB为黄曲霉毒素, CPA为圆弧偶氮酸

* The reference numbers and colours of words are in accordance with Fig. 3; AFB, Aflatoxin B; CPA, Cyclopiazonic acid

DNA提取、两个直源基因(orthologous genes)该调蛋白基因(calmodulin gene, *CaM*)和beta-微观蛋白基因(beta-tubulin gene, *BenA*)的PCR引物及扩增方法分别参考Wang和Zhuang (2004), Wang (2012), Glass and Donaldson (1995)。PCR产物测序由生物技术公司完成。

数据处理: 核酸序列用Bioedit 7.0.9 (Hall, 1999)编辑校对, 校对好的*CaM*和*BenA*基因序列链接成1026 bp的序列。分子系统学分析: 上述103个菌株的*CaM*和*BenA*链接序列用软件MEGA 6.0 (Tamura et al, 2011)的MUSCLE功能做对位排列(alignment)后, 进行最大似然法(maximum likelihood, ML)分析(碱基替换模型为Kimura-2), 并进行1,000次bootstrap检验(图1)。居群结构推导: 将链接后的97株黄

曲霉的*CaM*和*BenA*基因序列使用Structure 2.3.4进行居群推导。在burn-in过程采用100,000次链重复, 然后进行100,000次Markov Chain Monte Carlo重复, 将推导居群数设为1–6, 最佳居群数目由Structure Harvester确定。

2 结果

2.1 黄曲霉物种界定

ML分析结果显示*A. oryzae*、*A. thomii*和*A. flavus* var. *columnaris*的模式菌株CBS 100925^T、CBS 120.51^T、CBS 485.65^T与*A. flavus*的模式菌株CBS 100927^T同在一个分支, bootstrap支持率为92%, 明显与其5个近缘种分开, 因此*A. oryzae*、*A. thomii*和*A. flavus* var. *columnaris*均应称为*A. flavus*。但由于

A. *oryzae* 广泛应用于食品工业并被大众所接受，真菌分类学者建议保留该名称，在本研究中将其作为 A. *flavus* 的一个居群的名称(图1)。

2.2 黄曲霉居群的确定

Structure 2.3.4推导出的居群最佳数目为3个居

群，分别用红色、绿色和蓝色区分(图1,3)。

表2、图1-3显示我国的88株黄曲霉和9株国际黄曲霉菌株可以划分为3个居群。

第一个居群共42株，该群菌株变异较小(图1、3中以红色标记)，只有4个序列型(sequence type，

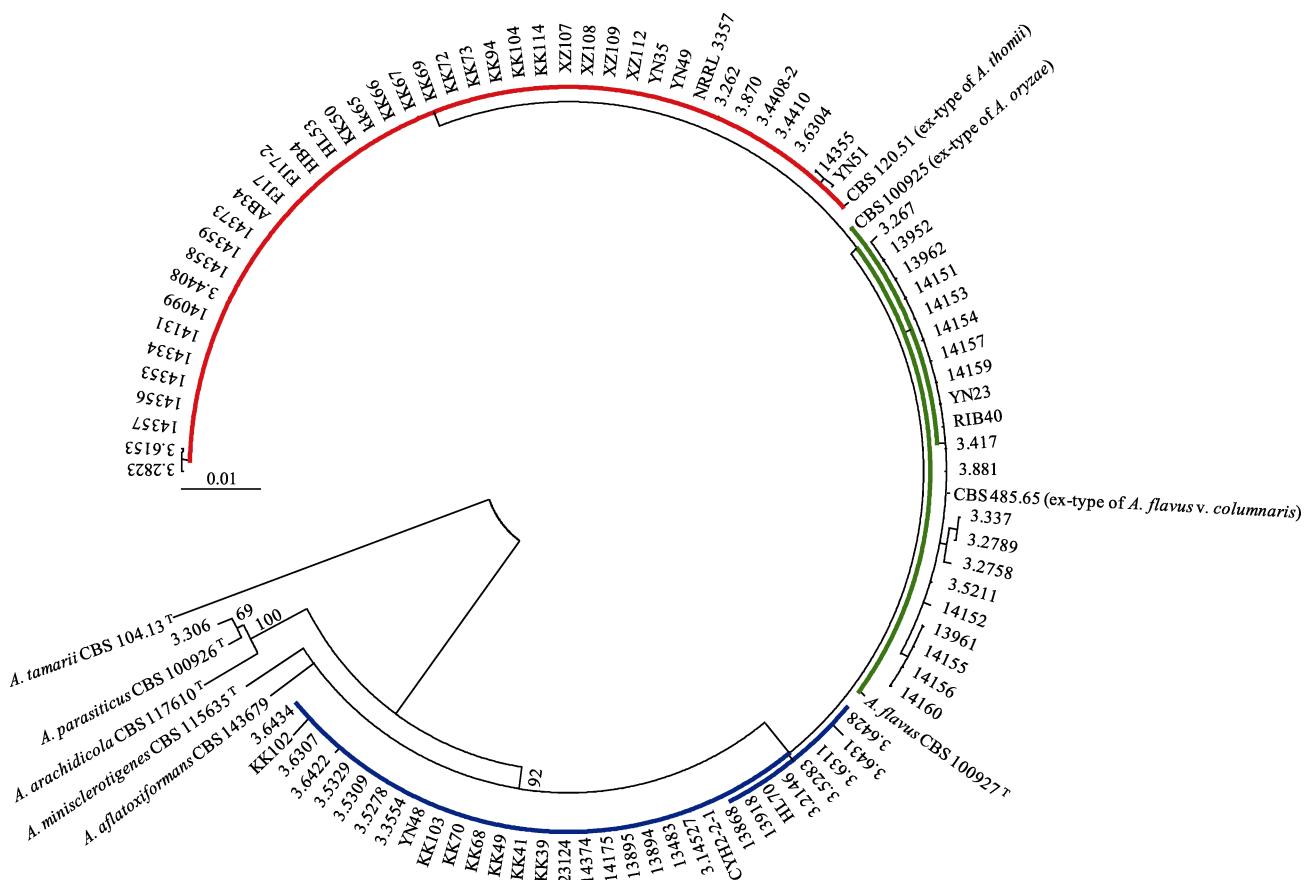


图1 97株黄曲霉及其4个近缘种的ML系统发育树。黄曲霉模式菌株CBS 100927^T、黄曲霉柱头变种模式菌株CBS 485.65^T、米曲霉模式菌株CBS 100925^T和托姆曲霉模式菌株CBS 120.51^T同在一个分支，支持率为92%，溜曲霉模式菌株CBS 104.13^T作为外群。红、绿、蓝颜色与图3对应。

Fig. 1 The maximum likelihood phylogram of 97 *Aspergillus flavus* strains and its four close-related species. The ex-type of *A. flavus* CBS 100927^T, ex-type of *A. flavus* var. *columnaris* CBS485.65^T, ex-type of *A. oryzae* CBS 100925^T, and ex-type of *A. thomii* CBS 120.51^T are in the same clade with a 92% support, with the ex-type of *A. tamari* CBS 104.13^T as the outgroup. The red, green and blue colours are in accordance with Fig. 3.

表2 由Structure 2.3.4根据Delta K推导出的最佳居群数目K

Table 2 The best population number K inferred by Structure 2.3.4

K	Replicates	Mean LnP(K)	Stdev LnP(K)	Ln'(K)	Ln''(K)	Delta K
2	20	-252.900000	11.116323	—	—	—
3	20	-153.585000	0.665918	99.315000	115.770000	173.850119
4	20	-170.040000	4.371607	-16.455000	14.975000	3.425514
5	20	-171.520000	3.293790	-1.480000	16.860000	5.118723
6	20	-189.860000	14.895474	-18.340000	402.695000	27.034721
7	20	-610.895000	1,768.728466	-421.035000	779.785000	0.440873
8	20	-252.145000	53.166892	358.750000	—	—

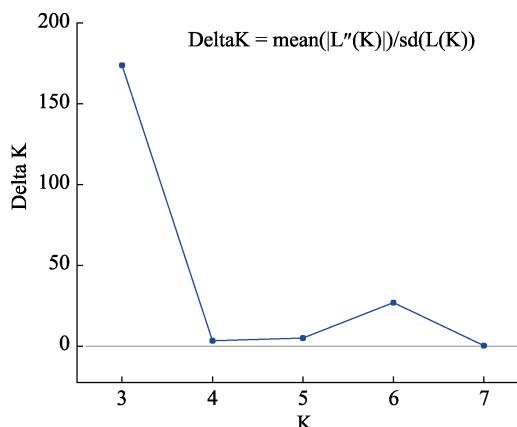


图2 Structure Harvester计算得到的最佳居群数目(delta K = 3为最佳)

Fig. 2 The best population numbers calculated by Structure Harvester (the best number is 3 for delta K)

ST)。第一个序列型有2个菌株: 3.2823和3.6153; 第二个序列型也有2个菌株: 14355和YN51; 第三个序列型只有1个菌株, 即*A. thomii*的模式菌株CBS 120.51^T; 第4个序列型包含剩余的37株菌, 以基因组测序菌株NRRL 3357为代表, 该群在本研究中称为黄曲霉居群I (*A. flavus* population I)。

第二个居群共23株(图1, 3中以绿色标记), 该群变异较大, 除了CBS 100925^T为1个序列型外, 我国菌株占6个序列型, 共有7个序列型: 第一个序列型只有米曲霉模式菌株CBS 100925^T; 第二个序列型只有菌株3.267; 第三个序列型包括3.337和3.2789; 第四个序列型只有3.2758; 第五个序列型只有14152; 第六个序列型有4株菌: 13961、14155、14156和14160; 第七个序列型包括了剩余的13株菌, 其中有基因组测序菌株RIB40和黄曲霉柱头变种的模

式菌株CBS 485.65, 用于工业生产酱油的菌株RIB40, 3.417, 3.5211以及分离自不同地区环境的10株菌在*CaM*和*BenA*序列上没有差别。米曲霉模式菌株CBS 100925^T并不属于这个居群的典型成员, 黄曲霉柱头变种的模式菌株CBS 485.65^T和基因组测序菌种RIB40是这个居群的典型代表, 该群在本研究中称为米曲霉居群(*population A. oryzae*)。

第三个居群共32株, 除*A. flavus*模式菌株CBS 100927^T外全部由我国菌株组成(表1, 图1, 3中以蓝色标记)。该群共有6个序列型: 第一个序列型只有*A. flavus*模式菌株CBS 100927^T; 第二个序列型只有3.6431; 第三个序列型有7个菌株: 3.6428、3.6311、3.5283、3.2146、HL70、13918和13868; 第四个序列型也只有1个菌株3.6422; 第五个序列型也只有1株菌KK102; 第六个序列型包含剩余的21株菌。该群在本研究中称为黄曲霉居群II (*A. flavus* population II)。*A. flavus*模式菌株CBS 100927^T的位置在图1, 3中发生矛盾, 在图1中它属于米曲霉居群, 而在图3中则属于黄曲霉居群II。由于它是黄曲霉的模式菌株, 根据Structure给出的结果, 我们将它放在黄曲霉居群II中。

2.3 菌株的产毒特性

总体上米曲霉居群都不产AFB, 而另外2个黄曲霉居群绝大多数产AFB和CPA, 但产毒特性只具有菌株特异性, 与居群和序列型无关。比如黄曲霉居群I的42株菌中分属于两个不同序列型的12株(3.2823、3.6153、3.6304、3.262、KK114、KK104、KK69、KK67、KK66、KK65、KK50、AB34)都不产AFB, 而剩余的30株菌虽然属于3个不同序列型,

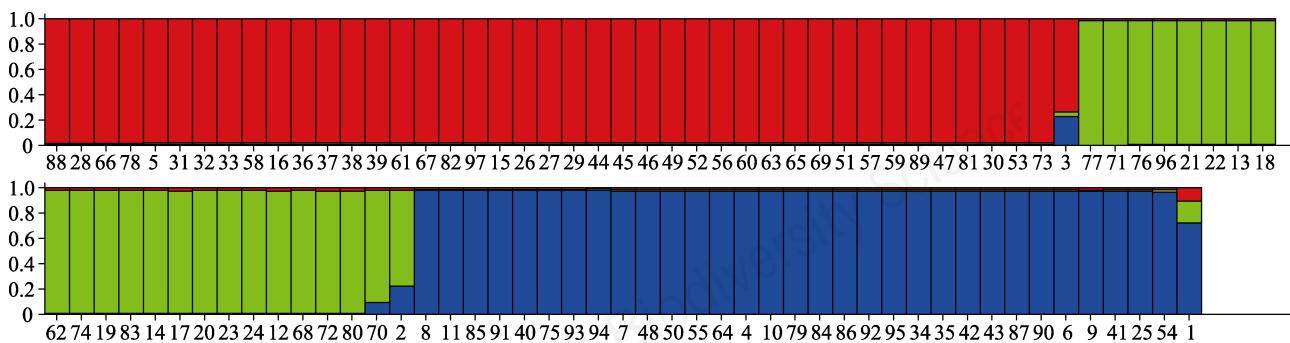


图3 97株黄曲霉由Structure Harvester计算得到3个居群。红色, 绿色和蓝色分别代表3个居群, 每一个颜色柱代表一个菌株, 菌株顺序号为颜色柱下面的数字, 与表1对应。

Fig. 3 The three populations of the 97 *Aspergillus flavus* isolates calculated by Structure Harvester. Red, green and blue colours stand for the three different populations, each column stands for each strain, and the number under each column is in accordance with those in Table 1.

但均产AFB; 该居群只有菌株3.262不产CPA, 其他41株菌分属四个序列型都产CPA。

黄曲霉居群II的32株菌共分6个序列型。其中属于两个不同序列型的10株不产AFB (CBS 100927^T、KK39、KK41、KK49、KK68、KK70、KK102、KK103、3.3554、3.6434), 其他3个不同序列型的21株菌均产AFB。另外, 该群菌株这6个序列型均产生CPA (表1)。

同属一个序列型的菌株, 有些产AFB和/或CPA, 有些则不产。例如黄曲霉居群I的42株菌中, 除3.2823、3.6153、14355、YN51、CBS 120.51^T外, 其余的37株同属一个序列型, 只有10株不产AFB(3.6304、3.262、KK114、KK104、KK69、KK67、KK66、KK65、KK50、AB34), 而剩余的27株均产AFB。另外, 该序列型只有菌株3.262不产CPA, 其他36株都产CPA。

米曲霉居群7个序列型的23株菌均不产生AFB, 而分别属于5个序列型的11株菌(CBS 100925^T、3.267、13952、YN23、3.417、3.881、CBS 485.65^T、3.337、3.2789、3.2758、3.5211)均产CPA。同属一个序列型的13株菌有7株既不产AFB也不产CPA(13962、14151、14153、14154、14157、14159、RIB40), 另外6株产CPA(13952、YN23、3.417、3.881、3.5211、CBS 485.65^T)。

2.4 产毒特性与地理分布

分离自我国东北的黑龙江凉水(HL53)和乌伊岭(HL70)以及内蒙古呼伦贝尔(13868)的菌株分别属于黄曲霉居群I和II, 均产AFB和CPA。分离自我国西北的陕西(XZ112、XZ109、XZ108、XZ107、14373、14359、14358)和新疆(14357、14356、14353、14355、14374)的菌株也都产AFB和CPA。但分离自我国可可西里和阿坝地区的菌株不产AFB, 如黄曲霉居群I的KK114、KK104、KK69、KK67、KK66、KK65、KK50、AB34以及居群II的KK39、KK41、KK49、KK68、KK70、KK103。另外, 不产AFB和CPA的米曲霉群菌株大部分分离自我国华北的河北、河南和山东地区, 如14151、14153、14154、14157、14159、14152、14155、14156、14160(表1)。

3 讨论

3.1 遗传标记的选择和我国黄曲霉的居群结构

居群(population)是物种演化(evolution)的最小单位, 只有共享衍生性状(shared derived characters)

才能反映种系发生学(phylogenetics)的信息。因此, 只有直源基因才能作为分子种系学研究的遗传标记。但要注意的是有些直源基因是多拷贝的, 如果在PCR扩增过程中将不同拷贝扩增出来用于种系学分析会得到错误的结论。所以理论上只有单拷贝直源基因(single copy orthologous genes)才适用于分子系统学研究。而次级代谢基因簇的基因属于非直源基因, 所以不适用于分子种系学。例如Geiser等(2000)根据3个基因(*amdS*, *omt12*, *trpC13*)片段序列(其中*omt12*是非直源基因, 属于AF生物合成基因簇)将33株黄曲霉和3株米曲霉分为2个群Group I和Group II。Group I包括产大核和小核菌株, 均不产生AFG。该群又分为3个亚群: IA菌株产大核和小核, 多数产生AFB和CPA, 有些不产AFB; IB菌株产大核, 均不产生AFB和AFG, 但有些产生CPA, 有些不产, 并包括部分米曲霉菌株; IC菌株产大核, 均不产AFG, 多数产AFB和CPA, 少数产AFB但不产CPA。Group II菌株产生AFB、AFG和CPA, 且产小核。

Varga等(2011)根据AF生物合成基因簇的3个基因: *aflR*、*norA*和*omtA*片段序列对*Aspergillus section Flavi* 22个种的系统发育学分析显示, *nora*和*omtA*均无法区分*A. flavus*和*A. minisclerotigenes*。其*omtA*的系统树显示3株*A. flavus*中的一株*A. flavus* SRRC 1007与*A. thomii*聚在一个分支, 另一株*A. flavus* NPL TX5-1与*A. minisclerotigenes*处于同一分支, 而第三株*A. flavus* CRA01-2B单独形成一个分支。在青霉与曲霉的分子系统学分析中广泛使用的3个直源基因(rDNA ITS1-5.8S-ITS2, *BenA* 和 *CaM*)中, *ITS1-5.8S-ITS2*在真菌中有200–300个拷贝, *beta-tubulin gene*有3个拷贝(*benA*, *benB*, *benC*), *calmodulin gene*只有一个拷贝(*CaM*)。本研究选择*CaM*和*benA*作为遗传标记用于黄曲霉的遗传多样性研究具有客观可靠性。

“黄曲霉”遗传多样性的研究由于使用了非直源基因以及模糊的物种概念导致其居群结构的划分相当混乱。Chang等(2006)根据AF生物合成基因簇的*omtA*片段序列(约594 bp)的33个单核苷酸多态(SNP)位点、产AFB特征及*norB-cypA*区缺失类型对29株“典型”黄曲霉和4株米曲霉进行系统发育学分析, 认为“典型”黄曲霉可分为3个分化支(clade), 米曲霉可分为2个分化支。Clade I由不产毒的大核菌株和米曲霉Clade 1菌株组成, *norB-cypA*区的缺失类型

均为I型缺失, 该支相当于Geiser等(2000)的IB群; Clade II包含产AFB的小核菌株和不产AFB的大核菌株, *norB-cypA*区的缺失类型为I型缺失, 该支相当于Geiser等(2000)的IA群; Clade III由产生和不产生AFB的大核菌株和米曲霉Clade 2菌株组成, *norB-cypA*区的缺失类型为I型或II型缺失, 其中米曲霉为I型缺失, 该支类似于Geiser等(2000)的IC群, 但Geiser等(2000)的IC群大多数产AFB。然而Chang和Eherlich (2010)根据CPA生物合成基因簇的*dmaT*单核苷酸多态性的分析并不支持米曲霉两个分支的划分, 其菌株与I型缺失的“典型”黄曲霉处于同一个分支。“典型”黄曲霉可分为三个群, 第一群: 产大核或小核, 多数产生AFB和CPA, 少数不产AFB, *norB-cypA*区为I型缺失。第二群: 产大核, 不产AFB但产生或不产生CPA, 包括部分*A. flavus*菌株, *norB-cypA*区为I型缺失。第三群: 产大核, 多数产生AFB和CPA, 还有一些菌株不产AFB, 包括部分*A. flavus*菌株; *norB-cypA*区为I型或II型缺失。Batista等(2008)用ISSR的方法将来自巴西的16株*A. flavus*分为2个群, 并认为其中一个群与地理来源具有较高的相关性。但基于ISSR对*A. flavus*进行居群划分的研究相对比较匮乏, 其客观性尚待讨论。菌核的产生与否及其大小, 毒素的产生与否及其种类, 黄曲霉素生物合成基因簇*norB-cypA*区的缺失类型以及次级代谢基因序列*omtA*、*norA*和*dmaT*均无法明确*A. flavus*居群的划分, 而且上述3个次级代谢基因在不同的研究中得出的结果不同。因此无法使用非直源基因用于居群结构的推导。

我们根据2个直源基因使用2种分析方法划分黄曲霉的3个居群基本上是一致的。Structure给出的结果比较明确, 而ML的结果缺乏统计学支持率, 但ML法能显示一些基因型上的差别。比如第一个居群的42株菌中可以分为4个序列型, 第一个序列型占优势, 共有37株, 以NRRL 3357为代表。第二个序列型由3.2823和3.6153组成, 这2株菌均不产生AFB。第三个序列型也包括2株菌, 即14355和YN51, 这2株菌均产生AFB。第四个序列型为CBS 120.51^T, 该菌株是*A. thomii*的模式菌株, Structure的结果也显示它与其他菌株有差异。

第二个居群, 即米曲霉居群的23株菌, 在遗传上变异较大, 共有7个序列型。Structure和ML在菌株CBS 100927^T的归群上有矛盾, Structure将其归在黄

曲霉居群II内, ML显示其不在任何一个群内, 但由于它是*A. flavus*的模式菌株, 我们根据Structure推导的结果把它归在黄曲霉居群II中。米曲霉居群遗传变异相当大, 可以推测这个居群遗传学上相对不稳定, 易于导致黄曲霉毒素合成酶某些基因缺失或突变从而失去AFB或AFG合成能力。例如Eherlich等(2004)和Chang等(2006)发现“典型”黄曲霉和米曲霉在AF生物合成基因簇的*norB-cypA*区具有2类缺失(deletion): 具有1.5 kb的缺失称为I型(Type I)缺失, 具有1.0 kb的缺失称为II型(Type II)缺失。这两类缺失均阻止一种细胞色素P450单加氧酶的生物合成, 而这种酶正是AFG合成所必需的, 因此“典型”黄曲霉和米曲霉不可能产生AFG (迄今只发现了2个韩国菌株能产生AFG (Frisvad et al, 2019))。

第三个居群共32株, 除了CBS 100927^T外全部由我国菌株组成, 但由于包括的国外菌株较少, 不能确定该居群是我国地方性的。从图1可以看出该居群遗传变异也比较大, 有6个序列型。其中8株菌(3.6428, 3.6431, 3.6311, 3.5283, 3.2146, HL70, 13918, 13868)单独组成一个分支, 明显与其他菌株区分。菌株的序列型和居群与地理分布无关, 例如分离自青海可可西里的菌株分属于黄曲霉居群I和II中, 米曲霉居群中的日本菌株RIB40和CBS 485.65^T与来自我国不同地域的菌株同属一个序列型(图1)。

3.2 黄曲霉产毒特性和地理分布

通常高温、干旱环境适合黄曲霉的生存和繁殖, 黄曲霉毒素合成基因能在此环境中被激活从而产生大量黄曲霉毒素(Medina et al, 2017)。另外, 作物类型对黄曲霉具有选择作用, 尤其是玉米、花生和棉花。在高温、干旱环境中这些农作物的免疫力降低从而易受黄曲霉的侵染(Horn et al, 1995; Cotty & Jaime-Garcia, 2007; Horn, 2003)。因此, 黄曲霉侵染及产毒特性与地理分布和农作物类型存在较为密切的关系。从我们的结果来看, 我国东北玉米产区的黑龙江和内蒙古菌株以及我国西北干旱棉花产区的陕西和新疆的黄曲霉菌株均产AFB和CPA, 我国南方种植花生的地区菌株也都产AFB和CPA。玉米、花生是各种动物(包括昆虫)喜欢的食物, 感染黄曲霉后动物拒绝采食, 可能提高了黄曲霉的生存繁殖几率。而我国青海可可西里和四川阿坝地区的黄曲霉虽然产CPA但多数菌株不产AFB。华北地区玉米、花生和棉花都广泛种植, 自然环境和农作物种

类差异较大,产毒和不产毒菌株普遍分布,生态多样性与遗传多样性相辅相成。但有意思的是,不产AFB和CPA的米曲霉居群大部分来自我国华北地区,如河北、河南和山东,这些地区是我国农村用传统方法酿造黄豆酱的地区。传统制酱采用蒸熟的黄豆自然晾晒进行空气接种的方式,空气中的米曲霉作为酱曲被我国劳动人民所利用,这也印证了一句谚语“一方水土养一方人”。

致谢:感谢西北农林科技大学王博和长江大学余芸帮助野外考察采样和菌株分离。

参考文献

- Anderson B, Thrane U (2006) Food-borne fungi in fruit and cereals and their production of mycotoxins. In: Advances in Food Mycology (eds Hocking AD, Pitt JI, Samson RA, Thrane U), pp. 137–152. Springer, Boston.
- Barros G, Torres A, Chulze S (2005) *Aspergillus flavus* population isolated from soil of Argentina's peanut-growing region. Sclerotia production and toxicogenic profile. Journal of the Science of Food and Agriculture, 85, 2349–2353.
- Batista PP, Santos JF, Oliveira NT, Pires APD, Motta CMS, Luna-Alves Lima EA (2008) Genetic characterization of Brazilian strains of *Aspergillus flavus* using DNA markers. Genetics and Molecular Research, 7, 706–717.
- CAST (Council for Agricultural Science and Technology) (2003) Mycotoxins: Risks in plant, animal and human systems. Task Force Report No. 139, 13–85. CAST, Ames, IA.
- Chang PK, Ehrlich KC (2010) What does genetic diversity of *Aspergillus flavus* tell us about *Aspergillus flavus*? International Journal of Food Microbiology, 138, 189–199.
- Chang PK, Ehrlich KC, Hua SS (2006) Cladal relatedness among *Aspergillus flavus* isolates and *Aspergillus flavus* S and L morphotype isolates. International Journal of Food Microbiology, 108, 172–177.
- Cotty PJ (1997) Aflatoxin-producing potential of communities of *Aspergillus* section *Flavi* from cotton producing areas in the United States. Mycological Research, 101, 698–704.
- Cotty PJ (1989) Virulence and cultural characteristics of two *Aspergillus flavus* strains pathogenic on cotton. Phytopathology, 79, 808–814.
- Cotty PJ, Jaime-Garcia R (2007) Influence of climate on aflatoxin producing fungi and aflatoxin contamination. International Journal of Food Microbiology, 119, 109–115.
- Ehrlich KC, Chang P-K, Yu J, Cotty PJ (2004) Aflatoxin biosynthesis cluster gene *cypA* is required for G aflatoxin formation. Applied and Environmental Microbiology, 70, 6518–6524.
- Frisvad JC, Skouboe P, Samson RA (2005) Taxonomic comparison of three different groups of aflatoxin producers and a new efficient producer of aflatoxin B1, sterigmatocystin and 3-O-methylsterigmatocystin, *Aspergillus rambellii* sp. nov. Systematic and Applied Microbiology, 28, 442–453.
- Frisvad JC, Hubka V, Ezekiel CN, Hong SB, Novakova A, Chen AJ, Arzanlou M, Larsen TO, Sklenar F, Mahakarnchanakul W, Samson RA, Houbraken J (2019) Taxonomy of *Aspergillus* section *Flavi* and their production of aflatoxins, ochratoxins and other mycotoxins. Studies in Mycology, 93, 1–63.
- Gao XF, Yin SA, Ji R (2011) Contamination of aflatoxins in peanuts from some regions in China. Chinese Journal of Public Health, 27, 541–542. (in Chinese with English abstract) [高秀芬, 萌士安, 计融 (2011) 中国部分地区花生中4种黄曲霉毒素污染调查. 中国公共卫生, 27, 541–542.]
- Geiser DM, Dorner JW, Horn BW, Taylor JW (2000) The phylogenetics of mycotoxin and scleritum production in *Aspergillus flavus* and *Aspergillus oryzae*. Fungal Genetics and Biology, 31, 169–179.
- Glass NL, Donaldson GC (1995) Development of primer sets designed for use with the PCR to amplify conserved genes from filamentous ascomycetes. Applied and Environmental Microbiology, 61, 1323–1330.
- Hall TA (1999) BioEdit: A user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. Nucleic Acids Symposium Series, 41, 95–98.
- Hedayati MT, Pasqualotto AC, Warn PA, Bowyer P, Denning DW (2007) *Aspergillus flavus*: Human pathogen, allergen and mycotoxin producer. Microbiology, 153, 1677–1692.
- Horn BW, Greene RL, Dorner JW (1995) Effect of corn and peanut cultivation on soil populations of *Aspergillus flavus* and *A. parasiticus* in southwestern Georgia. Applied and Environmental Microbiology, 61, 2472–2475.
- Horn BW, Dorner JW (1999) Regional differences in production of aflatoxin B1 and cyclopiazonic acid by soil isolates of *Aspergillus flavus* along a transect within the United States. Applied and Environmental Microbiology, 65, 1444–1449.
- Horn BW (2003) Ecology and population biology of aflatoxinogenic fungi in soil. Journal of Toxicology-Toxin Reviews, 22, 351–379.
- Krishnan S, Manavathu EK, Chandrasekar PH, (2009) *Aspergillus flavus*: An emerging non-fumigatus *Aspergillus* species of significance. Mycoses, 52, 206–222.
- Kurtzman CP, Smiley MJ, Robnett CJ, Wicklow DT (1986) DNA relatedness among wild and domesticated species in the *Aspergillus flavus* Group. Mycologia, 78, 955–959.
- Malloch D (1981) Moulds Their Isolation, Cultivation and Identification. University of Toronto Press, Toronto.
- Medina A, Gilbert MK, Mack BM, Brian GR, Rodríguez A, Bhatnagar D, Payne G, Magan N (2017) Interactions between water activity and temperature on the *Aspergillus flavus* transcriptome and aflatoxin B1 production. International

- Journal of Food Microbiology, 256, 36–44.
- Orum TV, Bigelow DM, Nelson MR, Howell DR, Cotty PJ (1997) Spatial and temporal patterns of *Aspergillus flavus* strain composition and propagule density in Yuma County, Arizona, soils. Plant Diseases, 81, 911–916.
- Paterson RRM, Lima N (2010) How will climate change affect mycotoxins in food? Food Research International, 43, 1902–1914.
- Pildain MB, Frisvad JC, Vaamonde G, Cabral D, Varga J, Samson RA (2008) Two novel aflatoxin-producing *Aspergillus* species from Argentinean peanuts. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 58, 725–735.
- Pitt JI, Hocking AD (2009) Fungi and Food spoilage, 3rd edn. Springer-Science Media, London.
- Qi ZT, Kong HZ, Sun ZM (1997) Flora Fungorum Sinicorum Vol. 5. *Aspergillus et teleomorphi cognate*. Science Press, Beijing. (In Chinese) [齐祖同, 孔华忠, 孙曾美 (1997) 中国真菌志第五卷: 曲霉属及其相关有性型. 科学出版社, 北京.]
- Raper KB, Fennell DI (1965) The Genus *Aspergillus*. Williams & Wilkins, Baltimore.
- Saito M, Tsuruta O (1993) A new variety of *Aspergillus flavus* from tropical soil in Thailand and its aflatoxin productivity. Proceedings of the Japanese Association of Mycotoxicology, 37, 31–36.
- Sepahvand A, Shams-Ghahfarokhi M, Allameh A, Jahanshiri Z, Jamali M, Razzaghi-Abyaneh M (2011) A survey on distribution and toxigenicity of *Aspergillus flavus* from indoor and outdoor hospital environments. Folia Microbiologica, 56, 527–534.
- Tamura K, Peterson D, Peterson N, Stecher G, Nei M, Kumar S (2011) MEGA5: Molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. Molecular Biology and Evolution, 28, 2731–2739.
- Varga J, Frisvad JC, Samson RA (2011) Two new aflatoxin producing species, and an overview of *Aspergillus* section *Flavi*. Studies in Mycology, 69, 57–80.
- Wang L, Zhuang WY (2004) Designing primer sets for amplification of partial calmodulin genes from penicillia. Mycosystema, 23, 466–473.
- Wang L (2012) Four new records of *Aspergillus* section *Usti* from Shandong Province, China. Mycotaxon, 120, 373–384.
- Wang ZG, Zhe T, Cheng SY, Cong LM (1993) Study of pectinase and sclerotium producing abilities of two kinds of *Aspergillus flavus* isolated from Zhejiang. Mycopathologia, 121, 163–168.
- Wang HC, Huang YC, Wang J, Wang MS, Shang SH, Ye DY, Long MJ (2014) Fungi isolation and identification of tobacco seeds. Chinese Tobacco Science, 35(5), 8488. (in Chinese with English abstract) [汪汉成, 黄艳飞, 王进, 王茂胜, 商胜华, 叶定勇, 龙明锦 (2014) 烟草种子携带病原真菌的分离与鉴定. 中国烟草科学, 35(5), 84–88.]

(责任编辑: 郭良栋 责任编辑: 时意专)



•研究报告•

大小兴安岭地区红菇属物种多样性 及其地理成分

曹 槆 李国杰 赵瑞琳*

(中国科学院微生物研究所真菌学国家重点实验室, 北京 100101)

摘要: 红菇属(*Russula*)真菌广泛分布于世界各地并与多种植物根系共生形成外生菌根, 对于森林生态系统的多样性维持与群落构建具有重要的作用。我国东北大小兴安岭地区是欧亚和美洲北温带地区生物群落交流的关键地区之一, 但该地区有关外生菌根真菌的区系研究较少。本研究对采自大小兴安岭的96份红菇标本进行了形态学鉴定和ITS序列分析, 通过结合世界范围内红菇属代表性物种(146个种)的ITS序列构建了红菇属系统发育图谱。结果表明, 大小兴安岭地区红菇属有46个分类单元, 其中包括37个种和9个未定种。对大小兴安岭地区37种红菇的地理成分分析表明, 北温带分布成分有13种、温带-热带共有成分8种、欧亚成分9种、世界广布成分7种。本研究表明大小兴安岭地区的红菇具有丰富的物种多样性, 而且具有明显的北温带区系特征, 同时也具有一定的区域特殊性。

关键词: 大型真菌; 多样性; 系统发育; 地理成分

Species diversity and geographic components of *Russula* from the Greater and Lesser Khinggan Mountains

Bin Cao, Guojie Li, Ruilin Zhao*

State Key Laboratory of Mycology, Institute of Microbiology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101

Abstract: *Russula* fungi are widely distributed in the world, form ectomycorrhizae with plants, and play an important role in biodiversity maintenance and community assembly in forest ecosystems. The Greater and Lesser Khinggan Mountains of China are one of main areas in organism spreading from tropic to temperate areas in the biogeographical studies, but there are few studies on ectomycorrhizal fungi from this area. In this study, 96 specimens of *Russula* collected from the Greater and Lesser Khinggan Mountains were identified by the analysis of ITS sequences and morphological characters. The phylogenetic tree was reconstructed based on ITS sequences of 146 representative *Russula* species from China and other countries. The results showed that there were 46 taxa of *Russula* in the Greater and Lesser Khinggan Mountains, including 37 species and nine unidentified taxa. The analysis of geographical components of the 37 *Russula* species from the Greater and Lesser Khinggan Mountains showed that 13 species were north temperate, eight were temperate-tropical, nine were Eurasian, and seven were cosmopolitan. This study suggests that there are high species diversity of *Russula*, and their dominant components are clearly north temperate but also with some unique elements.

Key words: macrofungi; diversity; phylogeny; geographic components

红菇属(*Russula*)隶属于担子菌门伞菌亚门伞菌纲红菇目红菇科(Kirk et al, 2008; Zhao et al, 2017)。该属物种广泛分布于世界各地, 通常与松属(*Pinus*)、

冷杉属(*Abies*)、云杉属(*Picea*)等裸子植物以及山毛榉目、金虎尾目、桃金娘科、豆科等被子植物根系共生形成外生菌根, 可以促进植物根系的生长和营

养吸收, 提高植物的抗逆性, 并产生可供动物食用的子实体, 是生态系统的重要组成部分, 往往成为温带生态系统中菌根真菌的优势属, 对于森林生态系统的维持、保护和恢复具有重要的作用(应建浙和臧穆, 1994; Avis et al, 2003; 谢雪丹等, 2010)。而且该属物种具有较高的经济价值, 如美味红菇(*R. delica*)、灰肉红菇(*R. griseocarnosa*)等, 味道鲜美, 营养丰富, 是著名的野生食用菌种类, 有很高的食用价值; 亦有许多种类具有较高的药用价值, 如革红菇(*R. alutacea*)、密褶红菇(*R. densifolia*)等。我国目前已报道红菇属82种可食用, 22种可药用, 许多种类可药食兼用(戴玉成和杨祝良, 2008; 戴玉成等, 2010)。但也有一些红菇种类有毒, 如毒红菇(*R. emetica*)、臭红菇(*R. foetens*)等, 中毒类型多为肠胃中毒。该属唯一的剧毒种为亚黑红菇(*R. subnigricans*)。我国目前已报道13种有毒红菇(图力吉尔等, 2014; 陈作红等, 2016)。

红菇属真菌广泛分布于世界各地, 北起格陵兰岛的冻原带和阿拉斯加的针叶林, 南到非洲、南美洲和大洋洲的新西兰的阔叶林(Buyck et al, 1996)。世界范围内已记载的红菇有780余种, 是红菇目中最大的一个属, 同时也是伞菌类物种数第二多的属(Hibbett et al, 2007; Kirk et al, 2008; 李国杰等, 2015)。随着分子生物学数据的应用, 近年来报道新分类群的数目急剧增加(杨祝良, 2013), 可以预见, 实际存在的红菇属种类更多。

根据红菇科的系统学研究, 红菇属已被证实为单系类群(Buyck et al, 2008, 2010)。Buyck等(2018)利用核糖体大亚基(LSU)、核糖体小亚基(SSU)、RNA聚合酶第一亚基(RPB1)、RNA聚合酶第二亚基(RPB2)和翻译延长因子(TEF1)等5个基因片段, 结合构建系统发育树的方法重建了红菇属的分类系统, 并将红菇属分为*Archaea* Buyck & V. Hofst.、*Brevipes* Buyck & V. Hofst.、*Compactae* (Fr.) Bon emend. Buyck & V. Hofst.、*Crassotunicata* Buyck & V. Hofst.、*Heterophyllidia* Romagnesi emend. Buyck & V. Hofst.、*Malodora* Buyck & V. Hofst.和*Russula* emend. Buyck & V. Hofst. 7个亚属。

我国红菇属种类分布十分广泛, 除上海和澳门外, 其余32个省级行政区均有报道(卯晓岚, 2000; 宋斌等, 2007; 李国杰, 2014)。李国杰(2014)整理了我国已报道的红菇属的193个分类单元名录, 可通

过标本确认存在的共计158个种, 其中包括152种1亚种5变种。

在关于外生菌根真菌的研究中, 鹅膏菌类和牛肝菌类的生物地理学研究报道已有很多, 但关于红菇属的生物地理学研究还很匮乏。在这些外生菌根真菌的生物地理学研究中, 白令海峡被广泛认为是欧亚大陆与北美大陆外生菌根真菌生物群落交流的走廊(Feng et al, 2012; Cai et al, 2014; Sánchez-Ramírez et al, 2015; Han et al, 2018)。根据这些研究推测, 我国东北大小兴安岭地区是这条路径中的必经之路。近些年来, 国内一些针对红菇属的研究论文和真菌资源调查著作中涉及到了很多红菇属种类(卯晓岚, 2000; 宋斌等, 2007; 李国杰, 2014), 但关于大小兴安岭的红菇研究还相对较少(刘晓亮等, 2017), 目前尚缺乏关于红菇属物种地理成分组成的报道。

本研究是在近5年来对我国大小兴安岭及其他地区红菇属物种资源调查的基础上, 以欧美等地区大量有代表性的红菇属物种作为参考序列进行的红菇属系统学研究, 以期阐明我国大小兴安岭红菇属的物种多样性及区系地理组成, 为我国红菇属的分类及生物地理学研究积累资料。

1 材料与方法

从大小兴安岭地区共采集红菇标本96份, 目前都保存于中国科学院微生物研究所菌物标本馆(HMAS)。

1.1 标本的形态鉴定

宏观形态主要观察新鲜标本子实体菌盖大小、颜色、菌盖表面附属物有无及其特征、菌盖粘或不粘, 菌褶着生方式、高度、颜色、疏密、小菌褶有无, 菌柄长短、粗细、颜色, 菌肉颜色、气味, 受伤后是否变色, 孢子印颜色等信息。微观形态主要观察担子、担孢子、褶缘囊状体、侧生囊状体、菌盖表皮菌丝的形态以及盖生囊状体的有无、形态等特征, 利用国内外相关文献进行标本鉴定。

1.2 标本的分子鉴定

1.2.1 DNA提取、序列扩增及测序

从干标本中取5~20 mg组织(黄豆大小的菌盖、菌髓或菌柄, 以菌盖为最佳), 加入适量石英砂和液氮, 研磨后用CTAB法提取DNA, 提取出的DNA用100 μL ddH₂O溶解。PCR扩增采用25 μL反应体系,

包括: $2 \times EsTaq$ MasterMix 12.5 μL 、ddH₂O 9.5 μL 、10 μM 引物(ITS1和ITS4)各1 μL , DNA模板1 μL 。反应条件: 94℃预变性5 min; 94℃变性30 s, 55℃退火30 s, 72℃延伸50 s, 重复进行35个循环; 72℃延伸10 min, 4℃保存。PCR产物用1%琼脂糖凝胶电泳检测, 具有阳性条带的PCR产物送博迈德生物有限公司纯化后双向测序。

1.2.2 序列处理和分析

采自大小兴安岭地区的96份红菇标本ITS序列均测序成功。获得的单方向序列运用SeqMan v.7.1.0软件进行测序峰图检测和双向拼接。同时从GenBank中下载我国大小兴安岭地区红菇属参考序列21条(21个种), 我国其他地区红菇属参考序列93条(93个种)以及欧美等其他国家代表性红菇物种参考序列146条(146个种), 并下载2条(2个种)乳菇属(*Lactarius*)序列作为外群。运用MEGA v.6将本研究所获序列与GenBank中下载的序列进行比对。之后运用raxmlGUI 1.5b1和MrBayes v3.1.2分别以最大似然法和贝叶斯分析法构建系统发育树。raxmlGUI选用GTRGAMMA模型, 运算1,000次, 输出最大似然树; MrBayes中替换类型(Nst)设置为6, 速率模型(rates)设为invgamma, 以4条马尔科夫链随机树开始, 使用蒙特卡洛算法运算10,000,000代, 每100代取样1次, 当分裂频率标准差(average standard deviation of split frequencies)降低至0.01以下时确认运算达到稳态而结束运算, 输出贝叶斯系统发育树。

1.3 地理成分分析

区系地理成分参照袁坤和曹支敏(2008)以及崔宝凯和余长军(2011)的方法进行划分, 并根据系统学结果以及文献资料(Singer, 1986; Buyck, 1989; Sarnari, 2005; 宋斌等, 2007; 李国杰, 2014), 确定红菇属物种的地理组成。

2 结果

2.1 物种多样性

本研究共提取了96份采自我国大小兴安岭的红菇标本DNA, 并已全部获得其ITS序列, 加上GenBank中下载的序列, 共358条ITS序列用于最终的系统发育研究, 每条序列包含501个碱基位点。本研究所得到的最大似然树与贝叶斯系统发育树拓扑结构一致(图1), 其中5个分支与*Archaea*、*Brevipes*、*Compactae*、*Crassotunicata*、*Malodora*这5个亚属相匹配, 而亚属*Heterophyllidia*并未获得支持, 分为了两个支序*Heterophyllidia* 1和*Heterophyllidia* 2, 亚属*Russula*仅获得了贝叶斯后验概率为0.93的支持, 也分为了两个支序*Russula* 1和*Russula* 2。系统发育分析结果表明我国大小兴安岭地区红菇属物种十分丰富, *Brevipes*、*Compactae*、*Heterophyllidia*、*Russula*这4个亚属均有代表。通过形态学与系统学相结合的方法, 96份标本共鉴定出红菇物种21个(图2, 图3), 还有一些未定种名的标本有待进一步研究。根据本研究标本鉴定结果及文献资料整理(刘晓亮等, 2017), 我国大小兴安岭地区红菇属的物种多样性非常丰富, 估计有46种, 目前给出具体种名的有37种(表1)。

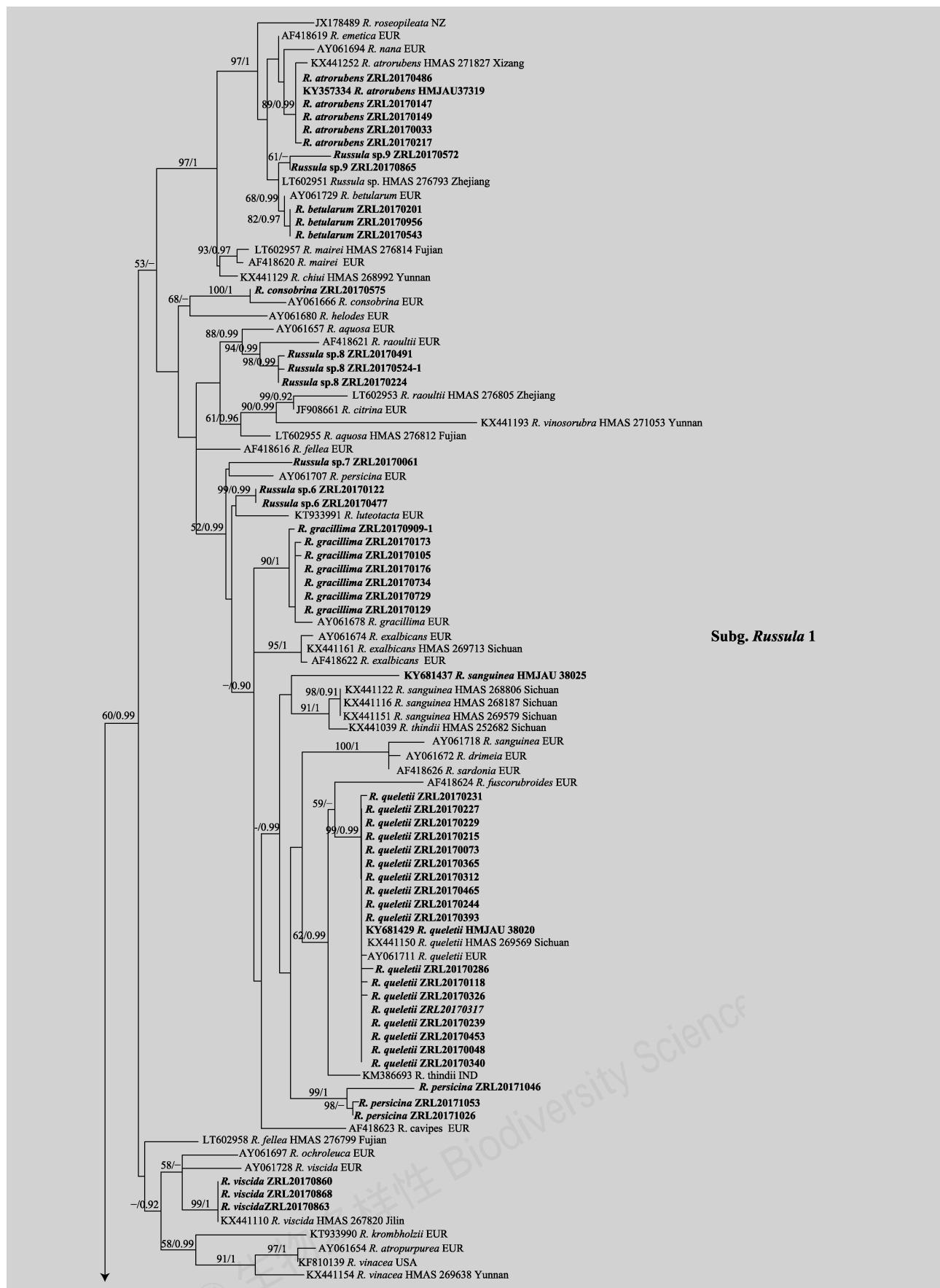
2.2 地理成分组成

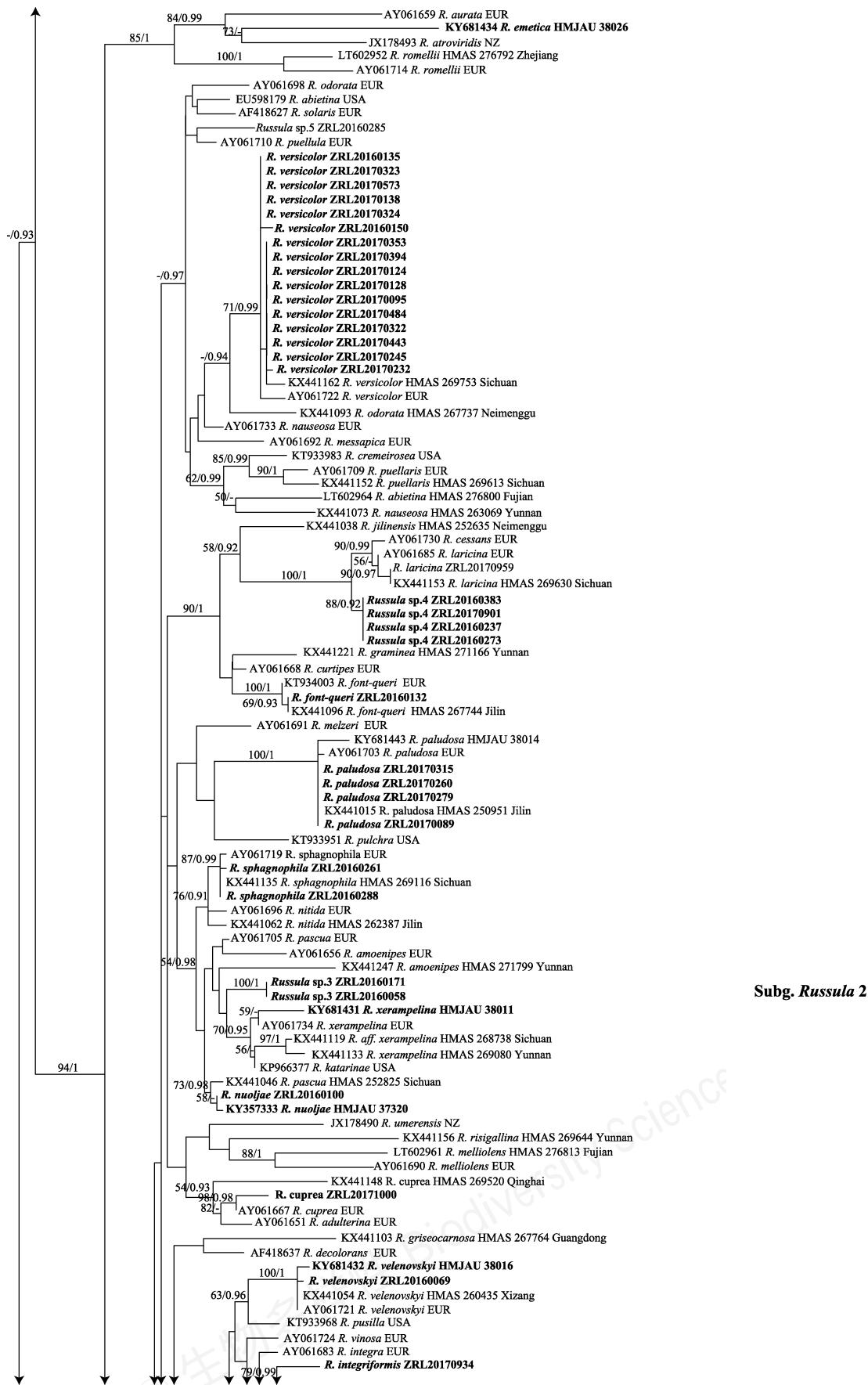
通过系统学研究与文献资料分析, 我国大小兴安岭地区红菇属物种的区系地理成分如表1所示。统计表明, 大小兴安岭地区红菇属物种区系地理成分分为以下几类。

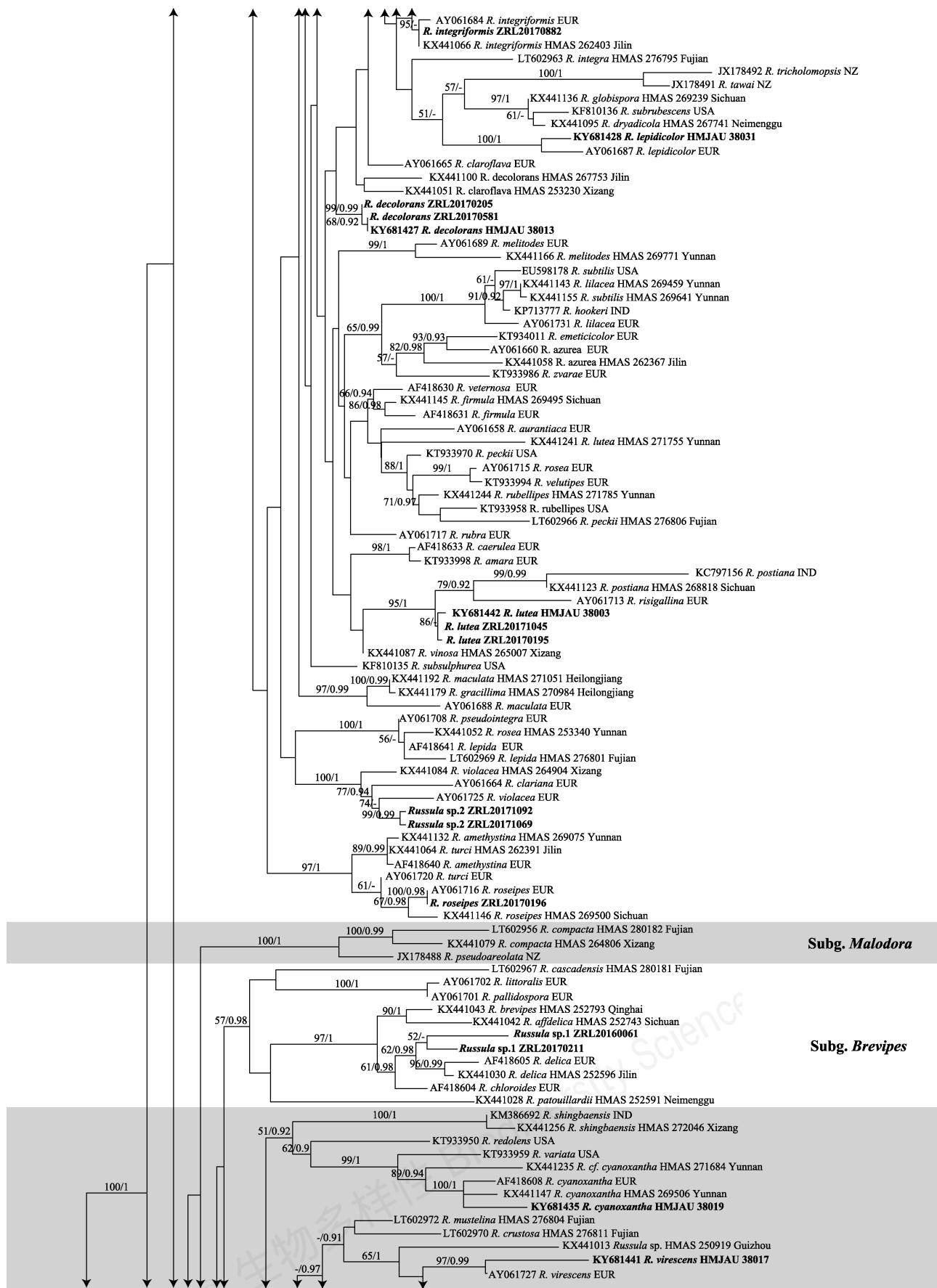
(1)北温带分布成分, 是指广泛分布于北半球温带地区的种, 但是由于历史及地理的原因, 有的种可能分布到热带、亚热带高山。大小兴安岭地区红菇属具北温带分布成分的有: 怡人红菇(*R. amoena*)、褪色红菇(*R. decolorans*)、冯特奎尔氏红菇(*R. font-queri*)、灰褐红菇(*R. gracillima*)、髓质红菇(*R. medullata*)、桃红菇(*R. persicina*)、凯莱红菇(*R. queletii*)、玫瑰柄红菇(*R. roseipes*)、血红菇(*R. sanguinea*)、泥炭藓红菇(*R. sphagnophila*)、亚臭红菇(*R. subfoetens*)、粘质红菇(*R. viscida*)、黄孢红菇(*R. xerampelina*), 共13种, 占所有种数的35.14%。

(2)欧亚共有成分, 是指广泛分布于欧亚大陆中高纬度温带和寒温带的物种, 个别种类可能延伸到亚洲及北非热带高山。大小兴安岭地区红菇属具欧亚共有成分的有: 尖褶红菇(*R. acrifolia*)、暗红红菇(*R. atrorubens*)、解毒红菇(*R. consobrina*)、铜色红菇(*R. cuprea*)、全缘形红菇(*R. integriformis*)、落叶松红菇(*R. laricina*)、怡人色红菇(*R. lepidicolor*)、诺尔亚红菇(*R. nuoljae*)、多色红菇(*R. versicolor*), 共9种, 占全部种类的24.32%。

(3)温带-热带共有成分, 是指广泛分布于北半球温带、亚热带和热带地区的种。大小兴安岭地区红菇属具温带-热带共有成分的有: 铜绿红菇(*R.*







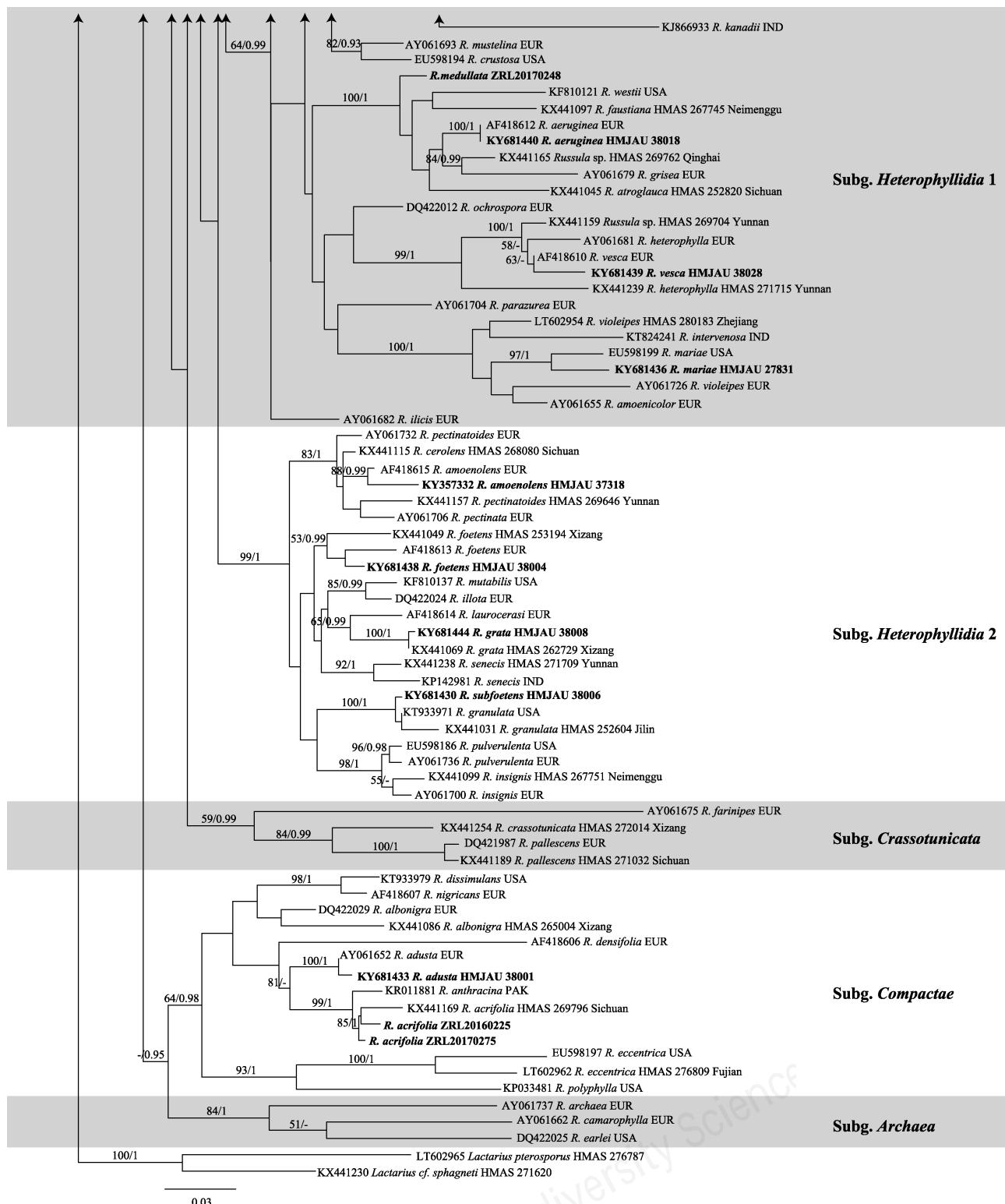


图1 基于ITS序列构建的最大似然树。系统树分支上的数字分别为最大似然法自检值(仅展示 ≥ 50)和贝叶斯后验概率值(仅展示 ≥ 0.90); 系统树中加粗字体代表大小兴安岭地区标本; 字母缩写EUR代表欧洲, IND代表印度, NZ代表新西兰, PAK代表巴基斯坦, USA代表美国。

Fig. 1 ITS phylogenetic tree of *Russula*, generated by maximum likelihood and Bayesian methods. Numbers above the branches are presented as: bootstrap values (BS) ≥ 50 and posterior probabilities (PP) ≥ 0.90 . The bold fonts represent the specimen in the Greater and Lesser Khinggan Mountains. Abbreviations correspond to the geographic origins of the collections: Europe (EUR), India (IND), New Zealand (NZ), Pakistan (PAK), the United States (USA).



图2 大小兴安岭地区红菇属物种。A: 褶色红菇(ZRL20170581); B: 冯特奎尔氏红菇(ZRL20160132); C: 灰褐红菇(ZRL20170734); D: 黄红菇(ZRL20170195); E: 髓质红菇(ZRL20170248); F: 沼泽红菇(ZRL20170315); G: 桃红菇(ZRL20171046); H: 凯莱红菇(ZRL20170215); I: 玫瑰柄红菇(ZRL20170196); J: 细皮囊体红菇(ZRL20160069); K: 粘质红菇(ZRL20170860); L: 泥炭藓红菇(ZRL20160288)。

Fig. 2 The species of *Russula* in the Greater and Lesser Khingan Mountains. (A) *R. decolorans* (ZRL20170581); (B) *R. font-queri* (ZRL20160132); (C) *R. gracillim* (ZRL20170734); (D) *R. lutea* (ZRL20170195); (E) *R. medullata* (ZRL20170248); (F) *R. paludosa* (ZRL20170315); (G) *R. persicina* (ZRL20171046); (H) *R. queletii* (ZRL20170215); (I) *R. roseipes* (ZRL20170196); (J) *R. velenovskyi* (ZRL20160069); (K) *R. viscosa* (ZRL20170860); (L) *R. sphagnophila* (ZRL20160288).

aeruginea)、臭红菇、可爱红菇(*R. grata*)、黄红菇(*R. lutea*)、沼泽红菇(*R. paludosa*)、细皮囊体红菇(*R. velenovskyi*)、菱红菇(*R. vesca*)、变绿红菇(*R. virescens*)，共8种，占全部种类的21.62%。

(4)世界广布成分，一般是指广泛分布于世界各大洲而没有特殊分布中心的种。大小兴安岭地区红菇属具世界广布成分的有：烟色红菇(*R. adusta*)、黑紫红菇(*R. atropurpurea*)、桦红菇(*R. betularum*)、蓝黄红菇(*R. cyanoxantha*)、美味红菇、毒红菇、绒

紫红菇(*R. mariae*)，共7种，占全部种类的18.92%。

(5)潜在的特有成分：在本研究中还有一些未定种名标本有待进一步的研究(图1)，这些物种可能属于大小兴安岭地区或我国特有物种，有待通过进一步的多基因及形态学研究确定。

3 讨论

世界范围内关于红菇属的系统学研究已有很多报道，主要以欧美为主，亚洲以及南半球地区涉



图3 大小兴安岭地区红菇属物种。A: 桦红菇(ZRL20170201); B: 尖褶红菇(ZRL20160225); C: 暗红红菇(ZRL20170486); D: 解毒红菇(ZRL20170575); E: 铜色红菇(ZRL20171000); F: 全缘形红菇(ZRL20170934); G: 落叶松红菇(ZRL20170959); H: 诺尔亚红菇(ZRL20160100); I: 多色红菇(ZRL20170232)。

Fig. 3 The species of *Russula* in the Greater and Lesser Khinggan Mountains. (A) *R. betularum* (ZRL20170201); (B) *R. acrifolia* (ZRL20160225); (C) *R. atrorubens* (ZRL20170486); (D) *R. consobrina* (ZRL20170575); (E) *R. cuprea* (ZRL20171000); (F) *R. integriformis* (ZRL20170934); (G) *R. laricina* (ZRL20170959); (H) *R. nuoljae* (ZRL20160100); (I) *R. versicolor* (ZRL20170232).

表1 大小兴安岭地区红菇属的物种、生境与地理成分

Table 1 Species diversity, ecological habitats and geographical elements of *Russula* in the Greater and Lesser Khinggan Mountains (GLHM)

编号 Number	物种 Species	生境 Ecological habitat	本研究标本来源(图1) Specimen sources (Fig. 1)	其他分布地区 Other distribution areas	文献 References	地理成分 Geographical elements
1	尖褶红菇 <i>R. acrifolia</i>	阔叶林 Broadleaf forest	大小兴安岭、四川 GLHM, Sichuan	欧洲 Europe	Sarnari, 2005	欧亚 Eurasian
2	烟色红菇 <i>R. adusta</i>	针叶林 Coniferous forest	大小兴安岭、欧洲 GLHM, Europe	北美洲、大洋洲、非洲 North America, Oceania, Africa	Singer, 1986; Buyck, 1989	世界广布 Cosmopolitan
3	铜绿红菇 <i>R. aeruginea</i>	阔叶林/混交林 Broadleaf/ mixed forest	大小兴安岭、欧洲 GLHM, Europe	北美洲 North America	Singer, 1986; 李国杰, 2014	温带-热带 Temperate- Tropical
4	怡人红菇 <i>R. amoenolens</i>	针叶林 Coniferous forest	大小兴安岭、欧洲 GLHM, Europe	北美洲 North America	Singer, 1986; 刘晓亮等, 2017	北温带 North temperate
5	黑紫红菇 <i>R. atropurpurea</i>	阔叶林/针叶林 Broadleaf/ coniferous forest	大小兴安岭 GLHM	北美洲、大洋洲、非洲、欧洲 North America, Oceania, Africa, Europe	Buyck, 1989; 李国杰, 2014	世界广布 Cosmopolitan
6	暗红红菇 <i>R. atrorubens</i>	针叶林 Coniferous forest	大小兴安岭、西藏 GLHM, Xizang	欧洲 Europe	Sarnari, 2005; 刘晓亮等, 2017	欧亚 Eurasian
7	桦红菇 <i>R. betularum</i>	阔叶林/混交林 Broadleaf/ mixed forest	大小兴安岭、欧洲 GLHM, Europe	北美洲、非洲 North America, Africa	Buyck, 1989; 李国杰, 2014	世界广布 Cosmopolitan

表1(续) Table 1 (continued)

编号 Number	物种 Species	生境 Ecological habitat	本研究标本来源(图1) Specimen sources (Fig. 1)	其他分布地区 Other distribution areas	文献 References	地理成分 Geographical elements
8	解毒红菇 <i>R. consobrina</i>	针叶林 Coniferous forest	大小兴安岭、欧洲 GLHM, Europe	-	-	欧亚 Eurasian
9	铜色红菇 <i>R. cuprea</i>	阔叶林/混交林 Broadleaf/mixed forest	大小兴安岭、欧洲 GLHM, Europe	-	-	欧亚 Eurasian
10	蓝黄红菇 <i>R. cyanoxantha</i>	阔叶林/混交林 Broadleaf/mixed forest	大小兴安岭、云南、欧洲 GLHM, Yunnan, Europe	北美洲、大洋洲 North America, Oceania	Singer, 1986; 李国杰, 2014	世界广布 Cosmopolitan
11	褪色红菇 <i>R. decolorans</i>	针叶林/混交林 Coniferous/mixed forest	大小兴安岭 GLHM	北美洲、欧洲 North America, Europe	Sarnari, 2005; 李国杰, 2014	北温带 North temperate
12	美味红菇 <i>R. delica</i>	针叶林/阔叶林 Broadleaf/coniferous forest	大小兴安岭 GLHM	北美洲、大洋洲、欧洲 North America, Oceania, Europe	Singer, 1986; 李国杰, 2014	世界广布 Cosmopolitan
13	毒红菇 <i>R. emetica</i>	阔叶林/针叶林 Broadleaf/coniferous forest	大小兴安岭 GLHM	北美洲、大洋洲、欧洲 North America, Oceania, Europe	Singer, 1986; 李国杰, 2014	世界广布 Cosmopolitan
14	臭红菇 <i>R. foetens</i>	针叶林/混交林 Coniferous/mixed forest	大小兴安岭、西藏、欧洲 GLHM, Xizang, Europe	北美洲 North America	Singer, 1986; 李国杰, 2014	温带-热带 Temperate-Tropical
15	冯特奎尔氏红菇 <i>R. font-queri</i>	混交林 Mixed forest	大小兴安岭、吉林、欧洲 GLHM, Jilin, Europe	北美洲 North America	Singer, 1986; 李国杰, 2014	北温带 North temperate
16	灰褐红菇 <i>R. gracillima</i>	针叶林/混交林 Coniferous/mixed forest	大小兴安岭、欧洲 GLHM, Europe	北美洲 North America	Singer, 1986; 李国杰, 2014	北温带 North temperate
17	可爱红菇 <i>R. grata</i>	阔叶林/混交林 Broadleaf/mixed forest	大小兴安岭、西藏 GLHM, Xizang	北美洲、欧洲 North America, Europe	Sarnari, 2005; 李国杰, 2014	温带-热带 Temperate-Tropical
18	全缘形红菇 <i>R. integriformis</i>	针叶林/混交林 Coniferous/mixed forest	大小兴安岭、吉林、欧洲 GLHM, Jilin, Europe	-	-	欧亚 Eurasian
19	落叶松红菇 <i>R. laricina</i>	针叶林/混交林 Coniferous/mixed forest	大小兴安岭、四川 GLHM, Sichuan	欧洲 Europe	Sarnari, 2005	欧亚 Eurasian
20	怡人色红菇 <i>R. lepidicolor</i>	混交林 Mixed forest	大小兴安岭、欧洲 GLHM, Europe	-	-	欧亚 Eurasian
21	黄红菇 <i>R. lutea</i>	阔叶林/针叶林 Broadleaf/coniferous forest	大小兴安岭 GLHM	北美洲、欧洲 North America, Europe	Singer, 1986; Sarnari, 2005	温带-热带 Temperate-Tropical
22	绒紫红菇 <i>R. mariae</i>	阔叶林 Broadleaf forest	大小兴安岭、北美洲 GLHM, North America	大洋洲 Oceania	Singer, 1986	世界广布 Cosmopolitan
23	髓质红菇 <i>R. medullata</i>	混交林 Mixed forest	大小兴安岭 GLHM	北美洲、欧洲 North America, Europe	Singer, 1986; Sarnari, 2005	北温带 North temperate
24	诺尔亚红菇 <i>R. nuoljae</i>	针叶林 Coniferous forest	大小兴安岭 GLHM	欧洲 Europe	Sarnari, 2005; 刘晓亮等, 2017	欧亚 Eurasian
25	沼泽红菇 <i>R. paludosa</i>	针叶林 Coniferous forest	大小兴安岭、吉林、欧洲 GLHM, Jilin, Europe	北美洲 North America	Singer, 1986; 李国杰, 2014	温带-热带 Temperate-Tropical
26	桃红菇 <i>R. persicina</i>	针叶林 Coniferous forest	大小兴安岭 GLHM	北美洲、欧洲 North America, Europe	Singer, 1986; Sarnari, 2005	北温带 North temperate
27	凯莱红菇 <i>R. queletii</i>	混交林 Mixed forest	大小兴安岭、四川、欧洲 GLHM, Sichuan, Europe	北美洲 North America	李国杰, 2014	北温带 North temperate
28	玫瑰柄红菇 <i>R. roseipes</i>	针叶林 Coniferous forest	大小兴安岭、欧洲 GLHM, Europe	北美洲 North America	Singer, 1986; 李国杰, 2014	北温带 North temperate

表1(续) Table 1 (continued)

编号 Number	物种 Species	生境 Ecological habitat	本研究标本来源(图1) Specimen sources (Fig. 1)	其他分布地区 Other distribution areas	文献 References	地理成分 Geographical elements
29	血红菇 <i>R. sanguinea</i>	针叶林/混交林 Coniferous/mixed forest	大小兴安岭 GLHM	北美洲、欧洲 North America, Europe	Sarnari, 2005; 李国杰, 2014	北温带 North temperate
30	泥炭藓红菇 <i>R. sphagnophila</i>	混交林 Mixed forest	大小兴安岭、四川、欧洲 GLHM, Sichuan, Europe	北美洲 North America	Singer, 1986;	北温带 North temperate
31	亚臭红菇 <i>R. subfoetens</i>	阔叶林 Broadleaf forest	大小兴安岭 GLHM	北美洲、欧洲 North America, Europe	Singer, 1986; Sarnari, 2005	北温带 North temperate
32	细皮囊体红菇 <i>R. velenovskyi</i>	阔叶林 Broadleaf forest	大小兴安岭、西藏、欧洲 GLHM, Xizang, Europe	北美洲 North America	Singer, 1986; 李国杰, 2014	温带-热带 Temperate-Tropical
33	多色红菇 <i>R. versicolor</i>	混交林 Mixed forest	大小兴安岭、四川、欧洲 GLHM, Sichuan, Europe	-	-	欧亚 Eurasian
34	菱红菇 <i>R. vesca</i>	阔叶林/混交林 Broadleaf/mixed forest	大小兴安岭、欧洲 GLHM, Europe	北美洲 North America	Singer, 1986; 李国杰, 2014	温带-热带 Temperate-Tropical
35	变绿红菇 <i>R. virescens</i>	阔叶林/混交林 Broadleaf/mixed forest	大小兴安岭、欧洲 GLHM, Europe	北美洲 North America	Singer, 1986; 李国杰, 2014	温带-热带 Temperate-Tropical
36	粘质红菇 <i>R. viscosa</i>	针叶林 Coniferous forest	大小兴安岭、吉林 GLHM, Jilin	北美洲、欧洲 North America, Europe	Singer, 1986; 李国杰, 2014	北温带 North temperate
37	黄孢红菇 <i>R. xerampelina</i>	针叶林 Coniferous forest	大小兴安岭、欧洲 GLHM, Europe	北美洲 North America	Singer, 1986; 李国杰, 2014	北温带 North temperate

及的标本十分有限(Eberhardt, 2002; Miller & Buyck, 2002; Looney et al, 2016; Bazzicalupo et al, 2017; Buyck et al, 2018)。本研究虽仅仅做了一个基因片段的系统学研究,但涉及到了我国大量的红菇标本,尤其是大小兴安岭地区的标本,并尝试通过系统学的方法分析我国大小兴安岭地区红菇物种与世界其他地区(主要欧美国家)物种的亲缘关系及区系地理特点。本研究获得的单基因系统发育树中亚属 *Heterophyllidia* 和 *Russula* 并未获得支持,推测原因可能是单基因ITS序列信息还不足以对这些亚属的系统发育节点提供支持。但ITS序列仍然可以用于红菇种类的鉴定。

近年来随着物种多样性的研究越来越受到人们关注,中国大型真菌的区系和地理成分分析也越来越多(袁坤和曹支敏, 2008; 崔宝凯和余长军, 2011; 边禄森和戴玉成, 2015; 张进武等, 2017),研究内容涵盖区系组成、生态习性、地理成分、种群结构、相似性分析等,并且逐渐向着更深入、更具体、更精确的方向发展,对大型真菌的发现、研究、利用、保护有着重要的指导和借鉴意义。

大小兴安岭地处我国东北部,森林类型有寒温带针叶林、温带针阔叶混交林和温带落叶阔叶林等,

气候条件属寒温带大陆季风气候区(徐化成, 1998)。本研究表明大小兴安岭地区红菇属物种十分丰富,区系地理成分以北温带成分为主,表现出明显的北温带性质,这说明大小兴安岭地区红菇属物种的区系地理成分与其所处的地理位置、植物区系和气候特点的组成密切相关。大小兴安岭地区红菇属明显的北温带区系特征也说明了欧亚大陆与北美地区红菇属物种发生了频繁的交流,这也验证了我国东北大小兴安岭地区在外生菌根真菌生物群落交流路径中的重要作用(Feng et al, 2012; Cai et al, 2014; Sánchez-Ramírez et al, 2015; Han et al, 2018)。目前有关真菌区系的研究开展较少,积累的基础资料不多,有关真菌区系地理学的专著更是极为匮乏,在这样的研究背景下,本研究初步探讨了我国大小兴安岭地区红菇属的物种多样性及区系地理组成特点。有关红菇属物种的起源、进化和生物地理学问题,可以在一定程度上借鉴本次区系地理成分研究结果,但要解决这一科学问题还有待开展更为深入系统的研究。

参考文献

Avis PG, McLaughlin DJ, Dentinger BC, Reich PB (2003)

- 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*, 160, 239–253.
- Ba T, Oyongowa, Bau T (2005) Statistics of mycobiota of macrofungi in Gogostai Haan Nature Reserve of Inner Mongolia. *Journal of Jilin Agricultural University*, 29, 34–42. (in Chinese with English abstract) [巴图, 乌云高娃, 图力古尔(2005) 内蒙古高格斯台罕乌拉自然保护区大型真菌区系调查. 吉林农业大学学报, 29, 34–42.]
- Bau T, Bao HY, Li Y (2014) A revised checklist of poisonous mushrooms in China. *Mycosistema*, 33, 517–548. (in Chinese with English abstract) [图力古尔, 包海鹰, 李玉(2014) 中国毒蘑菇名录. 菌物学报, 33, 517–548.]
- Bazzicalupo AL, Buyck B, Saar I, Vauras J, Carmean D, Berbee ML (2017) Troubles with mycorrhizal mushroom identification where morphological identification lags behind barcode sequence divergence. *Taxon*, 66, 791–810.
- Bian LS, Dai YC (2015) Mycota and ecology of polypores in eastern Himalayas. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 1554–1563. (in Chinese with English abstract) [边禄森, 戴玉成(2015) 东喜马拉雅地区多孔菌区系和生态习性. 生态学报, 35, 1554–1563.]
- Buyck B (1989) Révision du Genre *Russula* Persoon en Afrique Centrale. PhD dissertation, Ghent University, Ghent.
- Buyck B, Thoen D, Watling R (1996) Ectomycorrhizal Fungi of the Guinea-Congo Region. The Royal Society of Edinburgh, Edinburgh.
- Buyck B, Hofstetter V, Eberhardt U, Verbeken A, Kauff F (2008) Walking the thin line between *Russula* and *Lactarius*: The dilemma of *Russula* subsect *Ochricompactae*. *Fungal Diversity*, 28, 15–40.
- Buyck B, Hofstetter V, Verbeken A, Walleyn R (2010) Proposal to conserve *Lactarius* nom. cons. (Basidiomycota) with a conserved type. *Taxon*, 59, 295–296.
- Buyck B, Zoller S, Hofstetter V (2018) Walking the thin line... ten years later: The dilemma of above- versus below-ground features to support phylogenies in the Russulaceae (Basidiomycota). *Fungal Diversity*, 89, 267–292.
- Cai Q, Tulloss RE, Tang LP, Bau T, Zhang P, Chen ZH, Yang ZL (2014) Multi-locus phylogeny of lethal amanitas: Implications for species diversity and historical biogeography. *BMC Evolutionary Biology*, 14, 1–16.
- Chen ZH, Yang ZL, Bau T, Li TH (2016) Poisonous Mushrooms: Recognition and Poisoning Treatment. Science Press, Beijing. (in Chinese) [陈作红, 杨祝良, 图力古尔, 李泰辉(2016) 毒蘑菇识别与中毒预防. 科学出版社, 北京.]
- Cui BK, Yu CJ (2011) Fungal flora and population structure of polypores in the Greater Hinggan Mountains. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 3700–3709. (in Chinese with English abstract) [崔宝凯, 余长军(2011) 大兴安岭林区多孔菌的区系组成与种群结构. 生态学报, 31, 3700–3709.]
- Dai YC, Yang ZL (2008) A revised checklist of medicinal fungi in China. *Mycosistema*, 27, 801–824. (in Chinese with English abstract) [戴玉成, 杨祝良(2008) 中国药用真菌名录及部分名称的修订. 菌物学报, 27, 801–824.]
- Dai YC, Zhou LW, Yang ZL, Wen HA, Bau T, Li TH (2010) A revised checklist of edible fungi in China. *Mycosistema*, 29, 1–21. (in Chinese with English abstract) [戴玉成, 周丽伟, 杨祝良, 文华安, 图力古尔, 李泰辉(2010) 中国食用菌名录. 菌物学报, 29, 1–21.]
- Eberhardt U (2002) Molecular kinship analyses of the agaricoid Russulaceae: Correspondence with mycorrhizal anatomy and sporocarp features in the genus *Russula*. *Mycological Progress*, 1, 201–223.
- Feng B, Xu J, Wu G, Hosen MI, Zeng NK, Li YC, Bau T, Kost GW, Yang ZL (2012) DNA sequence analyses reveal abundant diversity, endemism and evidence for Asian origin of the porcini mushrooms. *PLoS ONE*, 7, e37567.
- Han LH, Feng B, Wu G, Halling RE, Buyck B, Yorou NS, Ebika STN, Yang ZL (2018) African origin and global distribution patterns: Evidence inferred from phylogenetic and biogeographical analyses of ectomycorrhizal fungal genus *Strobilomyces*. *Journal of Biogeography*, 45, 201–212.
- Hibbett DS, Binder M, Bischoff JF (2007) A higher-level phylogenetic classification of the Fungi. *Mycological Research*, 111, 509–547.
- Kirk PM, Cannon PF, Minter DW, Stalpers JA (2008) Dictionary of the Fungi, 10th edn. Cromwell Press, Trowbridge.
- Li GJ (2014) The Taxonomy of *Russula* in China. PhD dissertation, Institute of Microbiology, Chinese Academy of Sciences, Beijing. (in Chinese with English abstract) [李国杰(2014) 中国红菇属的分类研究. 博士学位论文, 中国科学院微生物研究所, 北京.]
- Li GJ, Li SF, Zhao D, Wen HA (2015) Recent research progress of *Russula* (Russulales, Agaricomycetes): A review. *Mycosistema*, 34, 821–848. (in Chinese with English abstract) [李国杰, 李赛飞, 赵东, 文华安(2015) 红菇属研究进展. 菌物学报, 34, 821–848.]
- Liu XL, Bau T, Wang XH (2017) Species diversity of *Russula* from the Greater and Lesser Hinggan Mountains in Northeast China. *Mycosistema*, 36, 1355–1368. (in Chinese with English abstract) [刘晓亮, 图力古尔, 王向华(2017) 东北大小兴安岭地区的红菇属物种多样性. 菌物学报, 36, 1355–1368.]
- Looney BP, Ryberg M, Hampe F, Sánchez-García M, Matheny PB (2016) Into and out of the tropics: Global diversification patterns in a hyperdiverse clade of ectomycorrhizal fungi. *Molecular Ecology*, 25, 630–647.
- Mao XL (2000) The Macrofungi in China. Henan Science and Technology Press, Zhengzhou. (in Chinese) [卯晓岚(2000) 中国大型真菌. 河南科学技术出版社, 郑州.]
- Miller SL, Buyck B (2002) Molecular phylogeny of the genus *Russula* in Europe with a comparison of modern infrageneric classifications. *Mycological Research*, 106, 259–276.
- Sánchez-Ramírez S, Tulloss RE, Amalfi M, Moncalvo J (2015)

- Palaeotropical origins, boreotropical distribution and increased rates of diversification in a clade of edible ectomycorrhizal mushrooms (*Amanita* section *Caesareae*). *Journal of Biogeography*, 42, 351–363.
- Sarnari M (2005) Monografia illustrate de genere *Russula* in Europa. Tomo Secondo, AMB, Centro Studi Micologici, Trento.
- Singer R (1986) The Agaricales in Modern Taxonomy, 4th edn. Koeltz Scientific Books, Koenigstein.
- Song B, Li TH, Wu XL, Li JJ, Shen YH, Lin QY (2007) Known species of *Russula* from China and their distribution. *Journal of Fungal Research*, 5, 20–42. (in Chinese with English abstract) [宋斌, 李泰辉, 吴兴亮, 黎静静, 沈亚恒, 林群英 (2007) 中国红菇属种类及其分布. 菌物研究, 5, 20–42.]
- Xie XD, Liu PG, Yu FQ (2010) Species diversity of russuloid mycorrhizae-forming fungi on *Pinus yunnanensis* seedlings and the mycorrhizal morphology. *Acta Botanica Yunnanica*, 32, 211–220. (in Chinese with English abstract) [谢雪丹, 刘培贵, 于富强 (2010) 云南松幼苗上红菇类菌根真菌的物种多样性及其菌根形态. 云南植物研究, 32, 211–220.]
- Xu HC (1998) Greater Hinggan Mountains Forests in China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [徐化成 (1998) 中国大兴安岭森林. 科学出版社, 北京.]
- Yang ZL (2013) Fungal taxonomy in the genomics era: Opportunities and challenges. *Mycosistema*, 32, 931–946. (in Chinese with English abstract) [杨祝良 (2013) 基因组学时代的真菌分类学: 机遇与挑战. 菌物学报, 32, 931–946.]
- Ying JZ, Zang M (1994) Economic Macrofungi from Southwestern China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [应建浙, 臧穆 (1994) 西南地区大型经济真菌. 科学出版社, 北京.]
- Yuan K, Cao ZM (2008) Primary analysis on polypores flora in Huoditang Forest Farm in Qinling Mountains. *Journal of Northwest Forestry University*, 23, 117–121. (in Chinese with English abstract) [袁坤, 曹支敏 (2008) 秦岭火地塘林区多孔菌区系地理成分初步分析. 西北林学院学报, 23, 117–121.]
- Zhang JW, Ma SY, Qi LL, Li Y (2017) Macrofungal flora diversity in Liangshui Nature Reserve, Heilongjiang Province. *Journal of Fungal Research*, 15, 170–176. (in Chinese with English abstract) [张进武, 马世玉, 邵亮亮, 李玉 (2017) 黑龙江凉水自然保护区大型真菌的区系多样性. 菌物研究, 15, 170–176.]
- Zhao RL, Li GJ, Sánchez-Ramírez S, Stata M, Yang ZL, Wu G, Dai YC, He SH, Cui BK, Zhou JL, Wu F, He MQ, Moncalvo J, Hyde KD (2017) A six-gene phylogenetic overview of Basidiomycota, and allied phyla with estimated divergence times of higher taxa and a phyloproteomics perspective. *Fungal Diversity*, 84, 1–32.

(责任编辑: 杨祝良 责任编辑: 时意专)



•生物编目•

大小兴安岭地区伞菌和牛肝菌类区系

图力古尔^{*} 王雪珊 张 鹏

(吉林农业大学食用菌教育部工程研究中心, 长春 130118)

摘要: 2014–2016年间, 对大小兴安岭地区伞菌和牛肝菌类的物种多样性和区系组成等进行了研究。对野外采集的3,363份标本整理鉴定, 共鉴定出661种(包括变种), 隶属于1门4纲18目61科180属。其中食用菌185种, 药用菌92种, 有毒菌110种。区系组成上, 含有10种及以上的优势科有16科, 共计519种, 占大小兴安岭地区伞菌和牛肝菌类总科数的27.87%, 总种数的78.51%。含有10种以下的共有45科, 而种数仅为142种, 占总种数的21.48%, 在本区系中为从属地位。含有5种及以上的优势属有29个, 占总属数的16.11%, 共计412种, 占总种数的62.33%。物种的地理区系组成上主要以北温带分布种、世界广布种和欧亚大陆分布种为主, 其中北温带分布种216种, 占大小兴安岭地区大型真菌总种数的32.68%; 世界广布种167种, 所占比例为25.26%; 欧亚大陆分布种161种, 所占比例为24.36%。

关键词: 伞菌和牛肝菌类; 物种多样性; 区系组成; 优势科; 分布型

Floristic of agarics and boletus in the Greater and Lesser Khinggan Mountains

Tolgor Bau^{*}, Xueshan Wang, Peng Zhang

Engineering Research Center of Chinese Ministry of Education for Edible and Medicinal Fungi, Jilin Agricultural University, Changchun 130118

Abstract: The species diversity and geographical component of Agarics and Boletus in the Greater and Lesser Khinggan Mountains were studied from 2014 to 2016. A total of 3,363 fungal specimens were collected and identified into 661 species belonging to 1 phylum, 4 classes, 18 orders, 61 families and 180 genera. Among them, 185 species were edible, 92 species were medicinal, and 110 species were poisonous. There were 16 dominant families (containing equal and more than 10 species), accounting for 27.87% of the total number of families, and 519 species accounting for 78.51% of the total number of all Agarics and Boletus species. There were 45 families(containing less than 10 species), with 142 species accounting for 21.48% of the total number of species. There were 29 dominant genera which contain equal and more than 5 species, accounting for 16.11% of the total number of genera, and 412 species accounting for 62.33% of the total number of species. In the respect of the floristic composition, this region was mainly composed of the species belonging to north temperate zone distribution, world-wide distribution and Eurasia continent distribution. Among them, 216 species were only distributed in the north temperate zone occupying 32.68% of all species, 167 species were world-wide distribution occupying 25.26% of all species, and 161 species were only distributed in the Eurasia continent occupying 24.36% of all species in the Greater and Lesser Khinggan mountains.

Key words: Agarics and Boletus species; species diversity; floristic; dominant family; distribution type

大兴安岭是兴安岭的西部组成部分, 位于黑龙江省、内蒙古自治区东北部, 是内蒙古高原与松辽平原的分水岭。北起黑龙江畔, 南至西拉木伦河上

游谷地, 东北–西南走向, 全长约1,200 km, 宽约200–300 km。小兴安岭位于中国黑龙江省中北部。西与大兴安岭对峙, 又称“东兴安岭”。山脉西北接

大兴安岭支脉伊勒呼里山，东南到松花江畔张广才岭北端，黑龙江与松花江的分水岭。南北长约450 km，东西宽约210 km。

广袤无垠的大小兴安岭地区分布着集中成片的原始森林、次生阔叶林、森林草原过渡地带，森林植被种类丰富，蕴藏着极其丰富的大型经济真菌资源。关于该地区大型真菌资源研究已有一些报道。其中，潘学仁(1993)报道了大小兴安岭林区药用真菌148种；连俊文(1994)报道了大兴安岭野生食用真菌63种；王纯华和夏成才(1998)报道大兴安岭地区食药用真菌72种；孟繁荣和邵景文(2001)报道该地区外生菌根菌163种；郭子厚和李玉(2011)报道了丰林国家级自然保护区大型真菌108种。此外，万宇等(2009)报道采内蒙古阿尔山地区大型真菌标本205种；图力古尔(2012, 2016)对内蒙古东部大兴安岭地区的赛罕乌拉自然保护区、罕山自然保护等地区的大型真菌进行了研究，先后报道了伞菌和牛肝菌300余种；刘航宏^①报道南瓮河国家级自然保护区大型真菌201种；木兰^②整理报道了采自白音敖包自然保护区的大型真菌184种；李彦军^③对大兴安岭地区丝膜菌属(*Cortinarius*)真菌资源进行了研究，共报道丝膜菌35种；娜琴^④对大兴安岭地区牛肝菌类资源进行了调查，报道了牛肝菌物种21种；木兰和图力古尔(2016)报道了内蒙古大兴安岭地区蜡蘑属(*Laccaria*) 3个新记录种；刘晓亮^⑤对大小兴安岭地区红菇属(*Russula*)物种多样性进行了研究，共报道红菇属物种23种；盖宇鹏(2017)报道了该地区靴耳科新种1种。但早期研究所涉及的区域有限，并缺乏对整个地区的伞菌和牛肝菌类的区系分析。

本文以课题组2014–2016年间在大小兴安岭地区调查和采集的标本为基础，对伞菌和牛肝菌类的多样性进行了分析，旨在明确大小兴安岭地区林下伞菌和牛肝菌类的物种多样性、区系组成特征，以期对森林生态系统有更加深入的了解。

^① 刘航宏 (2013) 黑龙江南瓮河国家级自然保护区大型真菌多样性研究. 硕士学位论文, 吉林农业大学, 长春.

^② 木兰 (2015) 白音敖包国家级自然保护区大型真菌资源调查兼中国蜡蘑属的分类学研究. 硕士学位论文, 吉林农业大学, 长春.

^③ 李彦军 (2015) 大兴安岭地区丝膜菌属食药用资源研究. 硕士学位论文, 吉林农业大学, 长春.

^④ 娜琴 (2015) 内蒙古大兴安岭地区牛肝菌类资源评价. 硕士学位论文, 吉林农业大学, 长春.

^⑤ 刘晓亮 (2017) 东北大小兴安岭地区红菇属物种多样性的研究. 硕士学位论文, 吉林农业大学, 长春.

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

大兴安岭昼夜温差较大，年平均气温在-1.2℃到5.6℃，7月气温在15–20℃之间，偶有35–39℃，年降水量360–500 mm, 80%集中在7–8月。属寒温带大陆性季风气候，植被多为寒温带针叶林。

小兴安岭年平均气温仅在-1℃到 1℃之间，最热月(7 月)平均气温 20–22℃，极端最高气温可达38℃，最冷月气温为-23℃到 28℃，极端最低气温达-45℃。无霜期 100–120 天。年平均降水量为550–700 mm，植被多为温带针阔叶混交林。

1.2 标本材料及数据来源

2013年7月至2016年9月间对大兴安岭地区十几处自然保护区多次进行标本采集，包括：内蒙古额尔古纳国家级自然保护区、汗马国家级自然保护区、辉河国家级自然保护区、伊克萨玛国家森林公园、黄岗梁自然保护区；黑龙江省的双河国家级自然保护区、呼中国家级自然保护区、五大连池国家级自然保护区、南瓮河国家级自然保护区。小兴安岭地区包括：黑龙江省的大亮子河国家森林公园、丰林国家级自然保护区、凉水国家级自然保护区、乌伊岭国家级自然保护区、胜山国家级自然保护区、逊别拉河国家级自然保护区。共计采集标本3,363份，均保存于吉林农业大学菌物标本馆(HMJAU)。

1.3 标本形态观察与鉴定

采集过程中详细记录生境及新鲜标本的宏观特征。采用传统形态学观察方法对标本进行鉴定，干标本以5%的KOH溶液为浮载剂，必要时用1%的刚果红试剂染色，在显微镜下600–1,500倍放大观察，记录显微结构特征，随机选取20个成熟孢子进行测量(张鹏, 2017)。

1.4 标本信息分析

根据国际真菌名录(Index Fungorum)对已鉴定标本进行分类系统归类，并按照科、属中物种数目多少排序。食用菌、药用菌、毒菌的划分参考戴玉成和杨祝良(2008)、戴玉成等(2010)及图力古尔等(2014)。真菌区系分布主要参考Singer (1986)和Kirk等(2008)提供的各属信息进行划分。

2 结果

野外调查共采集标本3,363份，共鉴定出661种

(包括变种), 隶属于1门4纲18目61科180属, 其中食用菌185种, 药用菌92种, 有毒菌110种。

2.1 优势科组成成分

大小兴安岭地区伞菌和牛肝菌类优势科(种数 ≥ 10 种)有16个, 种类最多的科是口蘑科(68种, 占总数的10.29%), 第二大科是丝膜菌科(65种, 占9.83%), 第三大科是蘑菇科(63种, 占9.53%), 其后依次是球盖菇科(58种, 占8.77%), 红菇科(56种, 占8.47%), 丝盖伞科(35种, 占6.35%), 小菇科(27种, 占4.08%), 粉褶菌科(25种, 占3.78%)等(表1)。这些科大部分都是世界广布科或北温带分布科, 16科共计519种, 占大小兴安岭地区伞菌和牛肝菌类真菌种类总数的78.51%, 但这16科只占总科数的26.23%。

另外, 鹅膏菌科、轴腹菌科、侧耳科、耳匙菌科、钉菇科也在本地区占有重要地位。含有10种以下的共有45科, 而种数仅为142种, 占总种数的21.48%, 在本区系中为从属地位。

2.2 优势属组成成分

大小兴安岭地区伞菌和牛肝菌类真菌共有180属, 优势属(种数 ≥ 5 种)有29个(表2), 共计412种, 占总种数的62.33%, 而属的数目仅占总属数的

表1 大小兴安岭地区伞菌和牛肝菌类优势科(≥ 10 种)

Table 1 List of dominant families (≥ 10 species) of Agarics and Boletus in the Greater and Lesser Khingan Mountains

科 Family	属数 Genus	种数 Species	百分比 %
口蘑科 Tricholomataceae	17	68	10.29
丝膜菌科 Cortinariaceae	1	65	9.83
蘑菇科 Agaricaceae	16	63	9.53
球盖菇科 Strophariaceae	12	58	8.77
红菇科 Russulaceae	2	56	8.47
丝盖伞科 Inocybaceae	4	42	6.35
小菇科 Mycenaceae	5	27	4.08
粉褶菌科 Entolomataceae	4	25	3.78
类脐菇科 Omphalotaceae	5	18	2.72
蜡伞科 Hygrophoraceae	6	17	2.57
小皮伞科 Marasmiaceae	6	17	2.57
小脆柄菇 Psathyrellaceae	5	15	2.27
牛肝菌科 Boletaceae	6	13	1.97
乳牛肝菌科 Suillaceae	2	13	1.97
离褶伞科 Lyophyllaceae	5	11	1.66
光柄菇科 Plutaceae	1	11	1.66
总计 Total	97	519	78.51

16.11%。含2—4种的属有50个, 占总属数的27.78%, 占总种数的22.39%; 仅含1种的属有101个, 占总属数的56.11%, 占总种数的15.28%, 其中裂褶菌属(*Schizophyllum*)、耳匙菌属(*Auriscalpium*)、冬菇属(*Flammulina*)、小奥德蘑属(*Oudemansiella*)、原球盖菇属(*Protostropharia*)、祝良伞属(*Zhuliangomyces*)为单种属。

2.3 区系地理成分分析

本文将大小兴安岭地区伞菌和牛肝菌类物种地理分布型划分为以下8种类型(附录1):

表2 大小兴安岭地区伞菌和牛肝菌类优势属(≥ 5 种)

Table 2 List of dominant genera (≥ 5 species) of Agarics and Boletus in Greater and Lesser Khingan Mountains

属名 Genus	种数 Species	占比 %	习性 Habit
丝膜菌属 <i>Cortinarius</i>	65	9.83	地生 Earth
丝盖伞属 <i>Inocybe</i>	35	5.30	地生 Earth
红菇属 <i>Russula</i>	34	5.14	共生 Symbiosis
乳菇属 <i>Lactarius</i>	22	3.33	共生 Symbiosis
粉褶菌属 <i>Entoloma</i>	21	3.18	共生 Symbiosis
小菇属 <i>Mycena</i>	21	3.18	地生 Earth
杯伞属 <i>Clitocybe</i>	21	3.18	地生 Earth
蘑菇属 <i>Agaricus</i>	14	2.11	地生 Earth
盔孢菌属 <i>Galerina</i>	13	1.97	木生 Wood
乳牛肝菌属 <i>Suillus</i>	12	1.82	共生 Symbiosis
环柄菇属 <i>Lepiota</i>	11	1.66	地生 Earth
裸脚菇属 <i>Gymnopus</i>	11	1.66	木生 Wood
光柄菇属 <i>Pluteus</i>	11	1.66	木生 Wood
口蘑属 <i>Tricholoma</i>	11	1.66	地生 Earth
小皮伞属 <i>Marasmius</i>	10	1.51	木生 Wood
滑锈伞属 <i>Hebeloma</i>	10	1.51	地生 Earth
鳞伞属 <i>Pholiota</i>	10	1.51	木生 Wood
蜡蘑属 <i>Laccaria</i>	9	1.36	共生 Symbiosis
蜡伞属 <i>Hygroporus</i>	8	1.21	地生 Earth
裸伞属 <i>Gymnopilus</i>	8	1.21	木生 Wood
链囊蘑属 <i>Melanoleuca</i>	8	1.21	共生 Symbiosis
香蘑属 <i>Lepista</i>	7	1.06	地生 Earth
鹅膏属 <i>Amanita</i>	6	0.91	共生 Symbiosis
离褶伞属 <i>Lyophyllum</i>	6	0.91	地生 Earth
小脆柄菇属 <i>Psathyrella</i>	6	0.91	木生 Wood
疣柄牛肝菌属 <i>Leccinum</i>	6	0.91	共生 Symbiosis
枝瑚菌属 <i>Ramaria</i>	6	0.91	地生 Earth
靴耳属 <i>Crepidotus</i>	5	0.76	共生 Symbiosis
斑褶菇属 <i>Panaeolus</i>	5	0.76	共生 Symbiosis
总计 Total	412	62.33	

(1)世界广布种，是指广泛分布于全世界各大洲，没有特定的分布区域中心的种。大小兴安岭地区属于世界广布的种有167种，占该地区大型真菌总数的25.26%。如林地蘑菇(*Agaricus silvaticus*)、毛头鬼伞(*Coprinus comatus*)、冠状环柄菇(*Lepiota cristata*)、美味蜡伞(*Hygrophorus agathosmus*)、星孢丝盖伞(*Inocybe asterospora*)、荷叶离褶伞(*Lyophyllum decastes*)、干小皮伞(*Marasmius siccus*)、洁小菇(*Mycena pura*)、鳞皮扇菇(*Panellus stipticus*)、乳酪粉金钱菌(*Rhodocollybia butyracea*)、蜜环菌(*Armillaria mellea*)、糙皮侧耳(*Pleurotus ostreatus*)、灰光柄菇(*Pluteus cervinus*)、墨汁拟鬼伞(*Coprinopsis atramentaria*)、黄盖小脆柄菇(*Psathyrella candolleana*)、裂褶菌(*Schizophyllum commune*)、厚环乳牛肝菌(*Suillus grevillea*)、美味红菇(*Russula delicas*)、洁丽新香菇(*Neolentinus lepideus*)等。

(2)北温带分布种，是指分布于北半球温带的种，也包括分布于欧洲、北美洲的种。大小兴安岭地区属于北温带分布的有216种，占该地区大型真菌总数的32.68%。如灰鳞蘑菇(*Agaicus moelleri*)、假根蘑菇(*A. radicatus*)、灰鹅膏(*Amanita vaginata*)、白球基牛丝膜菌(*Cortinarius bulbosus*)、荷叶丝膜菌(*C. salor*)、柠檬蜡伞(*Hygrophorus lucorum*)、普通靴耳(*Crepidotus vulgaris*)、暗毛丝盖伞(*Inocybe lacera*)、美味扇菇(*Pleurotus edulis*)、易逝无环蜜环菌(*Desarmillaria tabescens*)、丛生小脆柄菇(*Psathyrella multissima*)、多脂鳞伞(*Pholiota adipose*)、松口蘑(*Tricholoma matsutake*)等。

(3)欧亚大陆分布种，是指分布于中国、日本、欧洲、俄罗斯远东地区但不分布于北美洲的种。大小兴安岭地区有161种，占总数的24.36%，如大孢锥盖伞(*Conocybe macrospora*)、奥莱丝膜菌(*Cortinarius orellanus*)、白柄丝膜菌(*C. varius*)、苔藓粉褶菌(*Entoloma sphagnorum*)、乳白蜡伞(*Hygrophorus hedrychii*)、卷毛丝盖伞(*Inocybe flocculosa*)、黄侧火菇(*Pleuroflammula flammea*)、维尼小皮伞(*Marasmius wynneae*)、玫瑰红小菇(*Mycena rosea*)、庭院小鬼伞(*Coprinellus xanthothrix*)、钝盖小脆柄菇(*Psathyrella obtusata*)、苔藓盔孢菌(*Galerina sphagnorum*)、高山滑锈伞(*Hebeloma alpinum*)、白霜杯伞(*Clitocybe dealbata*)、灰褐香蘑(*Lepista panaeolus*)、钻囊蘑(*Melanoleuca cognata*)、

黑鳞口蘑(*Tricholoma atrosquamosum*)、苍白乳菇(*Lactarius pallidus*)、山毛榉红菇(*Russula faginea*)、黏新香菇(*Neolentinus adhaerens*)等。

(4)东亚-北美间断分布种，指分布于亚洲东部与北美洲，但不分布于欧洲的种。该地区有32种，占总种数的4.84%。如环状丝膜菌(*Cortinarius annulatus*)、蒿色丝膜菌(*C. olivaceostramineus*)、皮尔松丝膜菌(*C. pearsonii*)、条缘蜡蘑(*Laccaria striatula*)、洁白拱顶菇(*Cuphophyllus virgineus*)、佩尔松蜡伞(*Hygrophorus persoonii*)、板栗丝盖伞(*Inocybe castanea*)、辐射状丝盖伞(*I. radiata*)、茶褐丝盖伞(*I. umbrinella*)、淡紫小孢伞(*Baeospora myriadophylla*)、盾状小皮伞(*Marasmius personatus*)、浅白小菇(*Mycena subaquosa*)、堇紫裸脚伞(*Gymnoporus iocephalus*)、枝生微皮伞(*Marasmiellus ramealis*)、古巴裸盖菇(*Psilocybe cubensis*)、小牛肝菌(*Boletus paluster*)、绒紫红菇(*Russula mariae*)等。

(5)温带-亚热带、热带分布种，是指分布于温带-亚热带、热带及南美洲、非洲热带之间的种。该地区有31种，占总种数的4.69%。如热带斑褶菇(*Panaeolus tropicalis*)、小孢白枝瑚菌(*Phaeoclavulina flaccida*)、锈色丝膜菌(*Cortinarius subferrugineus*)、毛纹丝盖伞(*Inocybe hirtella*)、枞裸伞(*Gymnopilus sapineus*)、白黏伞(*Limacella illinita*)、散生假脐菇(*Tubaria conspersa*)、毛头乳菇(*Lactarius torminosus*)等。

(6)北温带-澳大利亚分布种，指分布于北温带、由于地理或人为因素被划归到澳大利亚的种类。该地区有11种，占总种数的1.67%。如亚野丝膜菌(*Cortinarius subtortus*)、皱锁瑚菌(*Clavulina rugosa*)、地花菌(*Albatrellus confluens*)、扇形小香菇(*Lentinellus flabelliformis*)、棕黄枝瑚菌(*Ramaria flavobrunnescens*)等。该分布型是北温带分布型的一种变型。

(7)东亚分布种，指仅分布于中国、朝鲜半岛、日本及俄罗斯远东地区的种类。本区有41种，占该地区大型真菌总数的6.20%。如拟荷叶丝膜菌(*Cortinarius pseudosalor*)、白褐离褶伞(*Lyophyllum leucophaeatum*)、黑染离褶伞(*L. semitale*)、布里蒂小皮伞(*Marasmius bulliardii*)、皱皮光柄菇(*Pluteus phlebophoroides*)、沼生田头菇(*Agrocybe paludosa*)、长沟盔孢菌(*Galerina sulciceps*)、耳状小塔氏菌

(*Tapinella panuoides*)、香褐褶菌 (*Gloeophyllum odoratum*) 等。

(8)特有种, 指仅分布于中国境内的种。本区特有种类共有2种, 占总种类的0.30%, 分别是榆生靴耳 (*Crepidotus ulmicola*) 和拟暗盖丝盖伞 (*Inocybe phaeodiscoides*)。

总之, 大小兴安岭地区的大型真菌物种的区系组成上以世界广布种、北温带分布种、欧亚大陆种为主, 其他区系成分如东亚-北美间断分布种、温带-亚热带、热带分布种、东亚分布种也是重要的组成部分。

3 讨论

大小兴安岭地区独特的自然环境和地理位置为大型真菌的生长发育提供了优越的条件。从本次调查的大型伞菌和牛肝菌类物种的结果发现, 优势科16科, 共519种, 占本区总科数的26.23%, 占总种类的近80%, 包含了本区的大部分种类, 其中口蘑科、丝膜菌科、蘑菇科、球盖菇科种类最多, 这与采集的时间、采集地所处的地理位置和林型及采集地的气候条件相关。优势属29个, 共412种, 分别占总属数和总种类的16.11%和62.33%, 其中乳菇属、红菇属、丝盖伞属、丝膜菌属、柄疣牛肝菌属 (*Leccinum*) 和乳牛肝菌属的大部分种类与北温至寒温带典型的壳斗科和松科等植物为共生关系, 这与大小兴安岭地区温带针阔混交林、温带阔叶林及寒温带针叶林为典型的蒙古栎 (*Quercus mongolica*)、红松 (*Pinus koraiensis*)、白桦 (*Betula platyphylla*)、兴安落叶松 (*Larix gmelinii*) 等植被分区对应。物种的区系地理组成主要以世界广布种、北温带分布种和欧亚大陆种成分为主, 但温带-亚热带、热带分布成分也是重要的组成部分, 说明本区大型真菌区系成分丰富, 与其他地区的大型真菌区系在生命起源上存在着密切联系。有关大小兴安岭地区大型真菌区系与其他地区区系的比较及生命起源关系, 有待进一步探究。

真菌区系地理学是生物区系的重要组成部分, 其研究目的是探究真菌生命的起源、演化、时空分布规律及其与地球历史变迁的关系(图力古尔, 2004)。目前有关真菌区系的研究开展相对较少, 积累的基础资料并不完善, 没有形成完整的体系标准(柴新义等, 2013)。在此背景下, 真菌区系地理学的

研究多以并不完善的初步分析为主, 本文也不例外, 在有限的资料背景下和掌握的科学数据开展对大小兴安岭地区大型伞菌和牛肝菌类地理区系成分的初步分析工作, 不可避免地带有一定的局限性。但随着众多研究者和科研团队对真菌区系多样性研究的不断展开与分析的逐渐加深, 探讨大型真菌的起源和进化等方面将有着越来越重要的意义。

参考文献

- Bau T (2004) Study on Fungal Diversity in Daqinggou Nature Reserve. Inner Mongolian Education Press, Hohhot. (in Chinese) [图力古尔 (2004) 大青沟自然保护区菌物多样性. 内蒙古教育出版社, 呼和浩特.]
- Bau T (2012) List of agarics and boletoid fungi from eastern Inner Mongolia. Journal of Fungal Research, 10, 20–30. (in Chinese with English abstract) [图力古尔 (2012) 内蒙古东部伞菌和牛肝菌名录. 菌物研究, 10, 20–30.]
- Bau T (2016) List of agarics and boletoid fungi from eastern Inner Mongolia. II. Journal of Fungal Research, 14, 8–21. (in Chinese with English abstract) [图力古尔 (2016) 内蒙古东部伞菌和牛肝菌名录(续). 菌物研究, 14, 8–21.]
- Bau T, Bao HY, Li Y (2014) A revised checklist of poisonous mushrooms in China. Mycosistema, 33, 517–548. (in Chinese with English abstract) [图力古尔, 包海鹰, 李玉 (2014) 中国毒蘑菇名录. 菌物学报, 33, 517–548.]
- Chai XY, Xu XF, Wang MY, Xiang YY, Yin PF, Zhu SJ (2013) An analysis of macrofungal flora diversity in Langashan Nature Reserve, Anhui Province, China. Acta Ecologica Sinica, 33, 2314–2319. (in Chinese with English abstract) [柴新义, 许雪峰, 汪美英, 向玉勇, 殷培峰, 朱双杰 (2013) 安徽琅琊山大型真菌区系多样性. 生态学报, 33, 2314–2319.]
- Dai YC, Yang ZL (2008) A revised checklist of medicinal fungi in China. Mycosistema, 27, 801–824. (in Chinese with English abstract) [戴玉成, 杨祝良 (2008) 中国药用真菌名录及部分名称的修订. 菌物学报, 27, 801–824.]
- Dai YC, Zhou LW, Yang ZL, Wen HA, Bau T, Li TH (2010) A revised checklist of edible fungi in China. Mycosistema, 29, 1–21. (in Chinese with English abstract) [戴玉成, 周丽伟, 杨祝良, 文华安, 图力古尔, 李泰辉 (2010) 中国食用菌名录. 菌物学报, 29, 1–21.]
- Gai YP (2017) Taxonomy and Molecular Phylogeny of Crepidotaceae in China. PhD dissertation, Jilin Agricultural University, Changchun. (in Chinese with English abstract) [盖宇鹏 (2017) 中国靴耳科分类及分子系统学研究. 博士学位论文, 吉林农业大学, 长春.]
- Guo ZH, Li Y (2011) Investigation on wild macrofungi in Fenglin Nature Reserve. Journal of Northeast Forestry University, 39, 130–133. (in Chinese with English abstract) [郭子厚, 李玉 (2011) 丰林自然保护区野生大型真菌资源调查. 东北林业大学学报, 39, 130–133.]

- Kirk PM, Cannon PF, Minter DW, Stalpers JA (2008) Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi, 10th edn. CAB International, Wallingford, Oxon.
- Lian JW (1994) Resources of edible fungi from Great Khinggan Mountains in Inner Mongolia. *Edible Fungi of China*, 13(5), 19–20. (in Chinese) [连俊文 (1994) 内蒙古大兴安岭食用菌资源. 中国食用菌, 13(5), 19–20.]
- Meng FR, Shao JW (2001) The ecological distribution of ectomycorrhizal fungi in main coniferous forests in Northeast China. *Mycosistema*, 20, 413–419. (in Chinese with English abstract) [孟繁荣, 邵景文 (2001) 东北主要林区针叶林下外生菌根真菌及生态分布. 菌物学报, 20, 413–419.]
- Mu L, Bau T (2016) Three new records of *Laccaria* from Greater Khingan Mountains of Inner Mongolia in China. *Mycosistema*, 35, 355–359. (in Chinese with English abstract) [木兰, 图力古尔 (2016) 采自内蒙古大兴安岭的蜡蘑属3个新记录种. 菌物学报, 35, 355–359.]
- Pan XR (1993) Resources of medicinal fungi in Heilongjiang Province. *Edible Fungi of China*, 12(3), 38–39. (in Chinese) [潘学仁 (1993) 黑龙江林区药用真菌资源. 中国食用菌, 12(3), 38–39.]
- 12(3), 38–39.]
- Singer R (1986) The Agaricales in Modern Taxonomy, 4th edn. Koeltz Scientific Books, Koenigstein.
- Wan Y, Bau T, Li Y (2009) Species diversity of macrofungi in Aershan Region of Inner Mongolia. *Journal of Fungal Research*, 7, 76–85. (in Chinese with English abstract). [万宇, 图力古尔, 李玉 (2009) 内蒙古阿尔山地区大型真菌物种多样性研究. 菌物研究, 7, 76–85.]
- Wang CH, Xia CC (1998) Preliminary investigation on wild edible and medicinal fungi in Great Khinggan Mountains. *Edible Fungi*, 20(3), 2–3. (in Chinese) [王纯华, 夏成才 (1998) 大兴安岭野生食药用菌初步调查. 食用菌, 20(3), 2–3.]
- Zhang P (2017) Diversity of Macrofungi in the Greater and Lesser Khinggan Mountains. PhD dissertation, Jilin Agricultural University, Changchun. (in Chinese with English abstract) [张鹏 (2017) 大小兴安岭地区大型真菌多样性研究. 博士学位论文, 吉林农业大学, 长春.]

(责任编辑: 郭良栋 责任编辑: 时意专)

附录 Supplementary Material

附录1 大小兴安岭地区伞菌和牛肝菌类物种名录

Appendix 1 List of species of Agarics and Boletus in the Greater and Lesser Khinggan Mountains

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019048-1.pdf>

附录1 大小兴安岭地区伞菌和牛肝菌类物种名录

Appendix 1 List of species of Agarics and Boletus in the Greater and Lesser Khinggan Mountains

球基蘑菇 *Agaricus abruptibulbus* Peck

生境: 夏秋季群生或散生于针阔混交林地或林缘草地。采集地: 逊别拉河保护区 2015-361; 胜山保护区 2015-501, 2015-610; 乌伊岭保护区 2015-741; 南瓮河保护区 2016-328, 2016-330; 丰林保护区 2016-342。 分布: 日本、北美洲。经济价值: 食用。

田野蘑菇 *Agaricus arvensis* Schaeff.

生境: 夏秋季单生于林缘草地。采集地: 黄岗梁保护区 HMJAU 34573; 莫尔道嘎 HMJAU 27626, 27716; 满归(南山) HMJAU 27471; 陈巴尔虎旗草原 HMJAU 28022, 28427, 28429; 大亮子河森林公园 HMJAU 34501; 伊敏苏木保护区 HMJAU 34520; 阿木古朗草原 HMJAU 27555; 胜保护区 2015-376, 2015-802, 2015-807, 2015-814, 2015-364。分布: 世界广布种。经济价值: 食药用。

白鳞蘑菇 *Agaricus bernardii* Quel.

生境: 夏秋季生于林缘草地上。采集地: 白音敖包自然保护区 HMJAU 28145, 28214。分布: 世界广布种。经济价值: 食用。

蘑菇 *Agaricus campestris* L.

生境: 春至秋季单生或群生于庭院、路旁, 草地或林间空地。采集地: 满归(伊克萨玛) HMJAU 27682; 白音敖包自然保护区 HMJAU 28135, 28118; 海拉尔森林公园 HMJAU 27547。分布: 世界广布种。经济价值: 食药用。

小白蘑菇 *Agaricus comtulus* Fr.

生境: 夏秋季单生于稀疏的林中草地上。采集地: 凉水自然保护区 2015-56, 2015-71。分布: 非洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

灰褐蘑菇 *Agaricus halophilus* Peck

生境: 秋季单生于针叶林中地上。采集地: 白音敖包自然保护区 HMJAU 27596, 27612。分布: 亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

假环柄蘑菇 *Agaricus lepiotiformis* Cooke & Massee

生境: 秋季单生于林中地上。采集地: 白音敖包自然保护区 HMJAU 25687。分布: 欧洲分布种。经济价值: 食用。

灰鳞蘑菇 *Agaricus moelleri* Wasser

生境: 夏秋季生于阔叶林中地上。采集地: 胜山保护区 2015-798; 乌伊岭保护区 2016-12; 丰林保护区 2016-345。分布: 北温带分布种。经济价值: 有毒。

双环林地蘑菇 *Agaricus placomyces* Peck

生境: 秋季单生群生及丛生于阔叶林地中树木根部或地上。采集地: 凉水自然保护区

2015-745, 2015-747, 2015-793。分布: 日本及北美洲分布种。经济价值: 食药用, 有记载有毒。

假根蘑菇 *Agaricus radicatus* Schumach.

生境: 秋季单生或散生于阔叶林中地上。采集地: 罕山林场 HMJAU 34418; 伊敏苏木保护区 HMJAU 28398。分布: 北温带分布种。经济价值: 食用。

林地蘑菇 *Agaricus silvaticus* Schaeff.

生境: 夏秋季单生至群生于针阔混交林中地上。采集地: 得耳布尔(微波站高山)HMJAU 27448; 满归(伊克萨玛)HMJAU 27454, 27864, 28006; 黄岗梁保护区 HMJAU 34547; 逊别拉河保护区 2015-691; 凉水保护区 2015-753。分布: 世界广布种。经济价值: 食用。

Agaricus silvaticus Schaeff.

生境: 秋季生于林中地上。采集地: 乌伊岭自然保护区 2015-743。分布: 世界广布种。经济价值: 不明确。

淡茶色蘑菇 *Agaricus urinascens* (Jul. Schaff. & F.H Moller) Singer.

生境: 春至秋季单生或群生于林缘草地上。采集地: 白音敖包自然保护区 HMJAU 28220。分布: 世界广布种。经济价值: 食用。

黄斑磨菇 *Agaricus xanthodermus* Genev,

生境: 夏秋季单生于针阔混交林中地上。采集地: 南瓮河自然保护区 2015-720; 凉水自然保护区 2015-750; 胜山自然保护区 2015-805。分布: 世界广布种。经济价值: 有毒。

螺青褶伞 *Chloroplyllum agaricoides* (Czern.) Vellinga

生境: 秋季单生或群生于草地上。采集地: 陈巴尔虎旗草原 HMJAU 27550, 27552。分布: 世界分布种。经济价值: 药用。

毛头鬼伞 *Coprinus comatus* (O.F. Mill) Pers.

生境: 夏秋季单生或群生于草地上, 林中空地上。采集地: 凉水自然保护区 2015-751。分布: 世界广布种。经济价值: 食药用。

皱盖囊皮伞 *Cystoderma amianthinum* (Scop.) Fayod

生境: 夏秋季生于针阔混交林中地上。采集地: 满归(伊克萨玛) HMJAU 27452; 汤原 HMJAU 34380; 胜山自然保护区 2015-532, 2015-611。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

朱红小囊皮伞 *Cystodermella cinnabrina* (Alb. & Schwein) Harmaja

生境: 夏秋季散生于针阔混交林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 25702, 28119, 28157, 26227; 内蒙古呼伦贝尔(平顶山) HMJAU 27075, 27026, 26960; 莫尔道嘎 HMJAU 27036, 27029, 27620; 满归(南山)HMJAU 27731; 满归(伊克萨玛)HMJAU 27691, 27802, 28412; 满归(孟贵县)HMJAU 28296, 28449, 2016-317, 2016-331; 丰林保护区 2016-337; 额尔古纳保护区 2016-363; 汗马保护区 2016-491。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

疣盖小囊皮伞 *Cystodermella granulosa* (Batsch) Harmaja

生境: 夏秋季单生或群生于针阔混交林中地上采集地: 乌伊岭 2015-155; 漠河 2015-890。分布: 欧洲和北美洲分布种。经济价值: 食用。

**Cystodermella terryi* (Berk. & Broome) Belliu

生境: 夏秋季生于针阔混交林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 25674; 得耳布尔上游岭 2015-108; 凉水保护区 2015-3; 丰林保护区 2015-149; 胜山保护区 2015-355, 2015-490, 2015-533, 2015-534, 2015-840, 2015-846; 南瓮河保护区 2015-431; 呼中保护区 2015-843, 2015-847, 2015-854, 2015-857, 2015-860, 2015-861, 2015-888; 乌伊岭保护区 2015-887, 2015-889; 双河保护区 2016-18, 2016-305; 汗马保护区 2016-25; 额尔古纳保护区 2016-295。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

纤巧囊小伞 *Cystolepiota seminuda* (Lasch) Bon

生境: 夏季生于针叶林或阔叶林地腐殖质上。采集地: 满归伊克萨玛森林公园 HMJAU 28405。分布: 欧洲和北美洲分布种。经济价值: 不明确。

素纹棘皮菌 *Echinoderma echinaceum* (JE. Lange) Bon

生境: 夏季生于针阔混交林中地上。采集地: 凉水自然保护区 2015-200。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

无序棘皮菌 *Echinoderma perplexum* (Knudsen) Bon

生境: 夏季生于针阔混交林中腐殖质上。采集地: 凉水自然保护区 2015-222。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

暗鳞环柄菇 *Lepiota atrosquamulosa* Hongo

生境: 夏秋季单生或散生于林中地上。采集地: 乌伊岭自然保护区 2015-674。分布: 亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

栗色环柄菇 *Lepiota castanea* Quel.

生境: 夏季群生或散生于针叶林中地上或林缘草地上。采集地: 黄岗梁林场 HMJAU 34558, 34556; 得耳布尔上游岭 HMJAU 28968; 凉水自然保护区 2015-166, 2015-167, 2015-218, 2015-301。世界广布种。经济价值: 有毒。

细环柄菇 *Lepiota clypeolaria* (Bull) P. Kumm.

生境: 夏秋季生于阔叶林中地上。采集地: 得耳布尔平顶山 HMJAU 26998, 28339; 莫尔道嘎白鹿岛 HMJAU 27616, 27794; 满归孟贵 HMJAU 27833; 满归伊克萨玛森林公园 HMJAU 28406; 胜山保护区 2015-136, 2015-813; 凉水保护区 2015-192, 2015-749; 逊别拉河保护区 2015-644, 2015-774。世界广布种。经济价值: 有毒。

冠状环柄菇 *Lepiota cristata* (Bolton) P. Kumm.

生境: 夏秋季单生或群生于针阔混交林中地上。采集地: 得耳布尔平顶山 HMJAU 27004, 27062; 满归(伊克萨玛) HMJAU 27636; 凉水保护区 2015-180, 2015-238, 2015-157; 乌伊岭保护区 2016-85。世界广布种。经济价值: 有毒。

白环柄菇 *Lepiota erminea* (Fr) P.Kumm.

生境: 夏秋季生于林缘草地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 26913, 28238; 阿木古朗草原 HMJAU 28380。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

灰褐鳞环柄菇 *Lepiota fusciceps* Hongo

生境: 夏秋季单生于针叶林中地上。采集地: 南瓮河保护区 2016-387。分布: 亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

褐鳞环柄菇 *Lepiota helveola* Bres.

生境: 春至秋单生或群生于林中, 林缘草地上。采集地: 莫尔道嘎森林公园 HMJAU 27032。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 有毒。

梭孢环柄菇 *Lepiota magnispora* Murill

生境: 春至秋单生或群生于林中、林缘草地上。采集地: 双河自然保护区 2016-316。分布: 欧洲、北美洲、印度、土耳其。经济价值: 食用。

粒鳞环柄菇 *Lepiota pseudogranulosa* Velen.

生境: 夏秋季散生或单生于林中地上。采集地: 丰林自然保护区 2016-29。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

亚白环柄菇 *Lepiota subalba* Kihner ex P.D. Orton

生境: 夏秋季生于林缘草地上。采集地: 凉水自然保护区 2015-266。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

叶黄色环柄菇 *Lepiota xanthophylla* P.D. Orton

生境: 秋季生于林中地上。采集地: 凉水保护区 2015-177; 胜山保护区 2015-705。分布: 欧洲、北美洲、印度、中国(台湾)分布种。经济价值: 不明确。

肉色褶白环蘑 *Leucoagaricus carneifolius* (Gillet) Wasser

生境: 夏秋季单生或群生于林中地上。采集地: 凉水保护区 2015-220。分布: 欧洲、亚洲。经济价值: 药用。

灰白环蘑 *Leucoagaricus cinerascens* (Quel.) Bon & Boiffard

生境: 夏秋季单生或群生于林中地上或草地上。采集地: 乌伊岭保护区 2015-223; 凉水保护区 2015-224。分布: 欧洲分布种。经济价值: 药用。

翘鳞白环蘑 *Leucoagaricus nymphaeum* (Kalchbr.) Bon

生境: 夏季生于针叶林中地上或腐木上。采集地: 乌伊岭保护区 2015-746; 凉水保护区 2015-748。分布: 世界分布种。经济价值: 食用。

红盖白环蘑 *Leucoagaricus rubrotinctus* Singer

生境: 夏秋季单生或群生于针阔混交林中地上。采集地: 凉水自然保护区 2015-33, 2015-366。分布: 东亚、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

裂皮大环柄菇 *Macrolepiota excoriata* (Schaeff.) Wasser

生境: 夏秋季群生或散生于林中草地上。采集地: 陈巴尔虎旗草原 HMJAU 28431; 白音敖包保护区 HMJAU 26904, 25694; 伊敏苏木保护区 HMJAU 28400。分布: 世界广布种。经济价值: 食用。

红顶大环柄菇 *Macrolepiota gracilenta* (Krombh.) Wasser

生境: 夏秋季单生或散生于红松、阔叶林内空地上。采集地: 满归伊克萨玛森林公园 HMJAU 27788。分布: 世界广布种。经济价值: 食用。

乳头状大环柄菇 *Macrolepiota mastoidea* (Fr.) Singer

生境: 夏秋季生于林中地上。采集地: 五大连池保护区 HMJAU 35957。分布: 世界广布种。经济价值: 食用。

白黏伞 *Limacella ilinita* (Fr.) Maire

生境: 夏秋季单生群生散生于针阔混交林中地上。采集地: 得耳布尔平顶山 HMJAU 25611; 胜山保护区 2016-391。分布: 非洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

赤褐鹅膏菌 *Amanita fulva* Fr.

生境: 夏秋季单生或散生于林中地上。采集地: 黄岗梁林场 HMJAU 34552, 34554; 逊别拉河保护区 2015-498; 胜山保护区 2015-701, 2015-702, 2015-781, 2015-803, 2015-822, 2015-898; 南瓮河保护区 2016-398。分布: 世界广布种。经济价值: 食用。

灰褶鹅膏 *Amanita griseofolia* Zhu L. Yang

生境: 生于松科及壳豆科混交林中地上。采集地: 罕山林场 HMJAU 34454。北温带分布种。经济价值: 食药用。

毒蝇鹅膏 *Amanita muscaria* (L.) Lam.

生境: 夏秋季群生或散生于针阔混交林或针叶林中。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 25576, 27354; 双河保护区 2016-3。分布: 世界分布种。经济价值: 有毒。

雪白毒鹅膏菌 *Amanita nivalis* Grev.

生境: 夏秋季生于针叶林或针阔混交林中地上。采集地: 胜山保护区 2015-801; 双河保护区 2016-2。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 有毒。

黄盖鹅膏菌 *Amanita subjunquillea* s. Imai

生境: 夏秋季生于林中地上。采集地: 凉水保护区 2015-231; 丰林保护区 2015-502。分布: 日本、俄罗斯(远东地区) 分布种。经济价值: 有毒。

灰鹅膏 *Amanita vaginata* (Bull) Lam.

生境: 夏秋季单生或散生于针叶林, 阔叶林或针阔混交林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 25577, 25578; 罕山林场 HMJAU 34461; 莫尔道嘎 HMJAU 25624; 黄岗梁保护区 HMJAU 34579; 乌伊岭保护区 2015-739; 胜山保护区 2015-780, 2015-806, 2015-811; 呼中保护区 2015-789; 丰林保护区 2015-797; 逊别拉河保护区 2015-824; 南瓮河保护区 2016-383。北温带分布种。经济价值: 食用。

黄盖粪伞 *Bolbitius titubans* (Bull.) Fr.

生境: 夏秋季单生或群生于粪便上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28245, 28248; 辉河保护区 2016-515。欧洲、北美洲分布种。经济价值: 有毒。

乳白锥盖伞 *Conocybe apala* (Fr.) Arnolds

生境: 夏秋季单生或群生于林缘草丛中。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28128, 26244。分布: 亚洲、欧洲及北美洲分布种。经济价值: 不明确。

黄锥盖伞 *Conocybe aurea* (Jul. Schaff) Hongo

生境: 夏秋季单生或群生于林缘草地上。采集地: 满归(南山) HMJAU 27861。分布: 世界分布种。经济价值: 不明确。

柔锥盖伞 *Conocybe tenera* (Schaeff.) Fayod

生境: 夏秋季单生或散生于林中枯枝落叶上或林缘草地上。采集地: 得耳布尔(平顶山) HMJAU 27091; 汤原 HMJAU 34375; 五大连池 HMJAU 35944。分布: 世界广布种。经济价值: 有毒。

大孢锥盖伞 *Conocybe macrospora* (GF, Atk.) Hauskn.

生境: 夏秋季散生或群生于林缘草地上。采集地: 白音敖包 HMJAU 28207。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

白紫丝膜菌 *Cortinarius alboviolaceus* (Pers.) Fr.

生境: 夏秋季群生或散生于针阔混交林或针叶林中地上。采集地: 得耳布尔(平顶山) HMJAU 15871, 29231, 27947; (微波站高山) HMJAU 29314; 满归(南山) HMJAU 15839, 27915, 29077, 29327; (伊克萨玛) HMJAU 29299。(孟贵) HMJAU 28978, 29250; 莫尔道嘎白鹿岛 HMJAU 27959, 29220, 28986, 28987, 29272; 双河保护区 2015-721; 白音敖包保护区 HMJAU 28180。分布: 加拿大、美国、俄罗斯。经济价值: 食用。

环状丝膜菌 *Cortinarius annulatus* Peck

生境: 夏秋季散生于阔叶林中地上。采集地: 满归南山 HMJAU 15836, 27912, 29189。分布: 北美洲分布种。经济价值: 不明确。

烟灰褐丝膜菌 *Cortinarius anomalus*(Pers.) Fr.

生境: 夏秋季散生于阔叶林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28160; 满归 HMJAU 15867, 29242, 27943。满归(南山) HMJAU 29289; 得耳布尔(微波站高山) HMJAU 29297; 胜山保护区 2015-609。分布: 日本、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

阿美尼亚丝膜菌 *Cortinarius armeniacus* (Fr.) Fr.

生境: 秋季群生于针阔混交林中地上。采集地: 得耳布尔(微波站高山) HMJAU 15886, 29215. 27962; 满归 HMJAU 29309。(伊克萨玛) HMJAU 15841, 27917, 29192。(孟贵) HMJAU 29287。(南山) HMJAU 29301; 白音敖包保护区 HMJAU 28158, 26239。分布: 亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

蜜环丝膜菌 *Cortinarius armillatus* (Fr.) Fr.

生境: 秋季群生或散生于阔叶林或针阔混交林中地上。采集地: 得耳布尔(上游岭) HMJAU 15852, 29201, 27928; 满归(南山) HMJAU 15436, 27491; 莫尔道嘎(白鹿岛) HMIAUJ 29312。(森林公园) HMIAIJ 29218: 丰林保护区 2015-323: 胜山保护区 2015-344, 2015-345, 2015-346, 2015-522, 2015-523, 2015-783; 呼中保护区 2015-738; 双河保护区 2015-784。 分布: 欧洲及北美洲分布种。经济价值: 食用。

双环丝膜菌 *Cortinarius bivelus* (Fr.) Fr.

生境: 秋季生于针阔混交林中地上。采集地: 满归孟贵 HMJAU 29296。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

污褐丝膜菌 *Cortinarius bovinus* Fr.

生境: 秋季散生于针阔混交林或阔叶林中地上。采集地: 莫尔道嘎(白鹿岛)HMJAU 15434, 27489; 得耳布尔(平顶山) HMJAU 15437, 27492。(微波站高山) HMJAU 29311; 胜山保护区 2015-462, 2015-10; 乌伊岭保护区 2015-293; 白音敖包保护区 HMJAU 28122, 28165。 分布: 日本、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食药用。

褐黄丝膜菌 *Cortinarius brunneofulvus* Fr.

生境: 夏秋季群生或散生于针阔混交林中地上。采集地: 得耳布尔(微波站高山)HMJAU 15855; 莫尔道嘎(白鹿岛) HMJAU 15884, 27960, 29223; 满归(伊克萨玛) HMJAU 15883, 27910, 29187; 分布: 欧洲及北美洲分布种。经济价值: 不明确。

棕色丝膜菌 *Cortinarius brunneus* (Pers.,) Fr.

生境: 夏秋季散生于针阔混交林中地上。采集地: 得耳布尔(微波站高山) HMJAU 159001; 莫尔道嘎(白鹿岛) HMJAU 29298。分布: 欧洲及北美洲分布种。经济价值: 不明确。

白球基牛丝膜菌 *Cortinarius bulbosus* (Sowerby) Gray

生境: 夏秋季群生或散生于针叶林中地上。采集地: 满归(南山) HMJAU 15837, 27913。(孟贵) HMJAU 29271, 29190。 分布: 北温带分布种。经济价值: 不明确。

比氏丝膜菌 *Cortinarius bulliardii* (Pers.) Fr.

生境: 夏秋季散生于林中地上。采集地: 逊别拉河保护区 2015-630 分布: 北温带分布种。经济价值: 食用。

托柄丝膜菌 *Cortinarius callochrous* (Pers.) Gray

生境: 秋季群生或散生于阔叶林或针阔混交林中地上。采集地: 得耳布尔(微波站高山) HMJAU 15857, 27933; 白音敖包保护区 HMJAU 28208。分布: 北温带分布种。经济价值: 食用, 有记载有毒。

皱盖丝膜菌 *Cortinarius caperatus* (Pers.) Fr.

生境: 秋季生于针阔混交林或阔叶林中地上。采集地: 得耳布尔(平顶山) HMJAU 27046。(微波站高山) HMJAU 27486; 满归(伊克萨玛) HMJAU 15842, 27918。分布: 亚洲、北欧、北美

洲分布种。经济价值: 食用。

卡西米尔丝膜菌 *Cortinarius casimiri* (Velen) Huijsman

生境: 秋季散生或群生于林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28253, 26274, 28499; 乌伊岭保护区 2015-422; 胜山保护区 2015-433; 双河保护区 2015-524。分布: 北温带分布种。经济价值: 不明确。

黄棕丝膜菌 *Cortinarius cinnamomeus* (L.) Fr.

生境: 夏秋季群生或丛生于针阔混交林中地上。采集地: 莫尔道嘎(龙岩山) HMJAU 15862, 27938, 29238。(森林公园) HMJAU 27898, 27899, 27900; 得耳布尔(平顶山) HMJAU 15869, 27945, 29233; (微波站高山) HMJAU 15887, 27934, 27963, 28962, 29214, 29234, 29248; (上游岭) HMJAU 28963, 29262; 满归 HMJAU 29293; (孟贵) HMJAU 15891, 15895, 27967, 27971, 29210。(北岸林场) HMJAU 28989, 29325; (伊克萨玛) HMJAU 29302; 白音敖包保护区 HMJAU 28192; 双河保护区 2015-525。分布: 日本、欧洲及北美洲分布种。经济价值: 食药用。

黏柄丝膜菌 *Cortinarius collinitus* (Pers.) Fr.

生境: 秋季散生或群生于阔叶林或针阔混交林中地上采集地: 得耳布尔(微波站高山) HMJAU 15861, 274787, 27502, 27937, 29237; 莫尔道嘎(白鹿岛) HMJAU 15826, 27902, 29324; 满归(伊克萨玛) HMJAU 15864, 27940, 29240; (北岸林场) HMJAU 28971, 29330; 罕山林场 HMJAU 34431; 双河保护区 2015-725, 2015-729, 2015-779, 2015-819。分布: 北温带以北分布种。经济价值: 食药用。

草黄丝膜菌 *Cortinarius colymbadinus* Fr.

生境: 夏秋季群生或散生于林中地上。采集地: 图里河 HMJAU 28981, 29265。分布: 欧洲及北美洲分布种。经济价值: 不明确。

镉黄丝膜菌 *Cortinarius croceicolor* Kaffman

生境: 秋季生于阔叶林或针阔混交林中地上采集地: 满归 HMJAU 29232。分布: 日本、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

Cortinarius croceocristallinus Rob. Henry

生境: 夏秋季单生或散生于林中地上采集地: 双河保护区 2016-418。分布: 北美洲分布种。经济价值: 不明确。

黄色丝膜菌 *Cortinarius croceus* (Schaeff) Gray

生境: 夏秋季生于针阔混交林中地上及苔藓层上。采集地: 满归 HMJAU 27944。满归北岸林场 HMJAU 28991, 2928。满归伊克萨玛 HMJAU 27160。满归孟贵县 HMJAU 27161; 得耳布尔(上游岭) HMJAU 27939, 2923。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

棕黑丝膜菌 *Cortinarius diasemospermus* Lamoure

生境: 秋季散生于林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 27980。分布: 欧洲分布种。

经济价值: 不明确。

较高丝膜菌 *Cortinarius elatior* Fr.

生境: 秋季散生于阔叶林或针阔混交林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28198; 穗山林场 HMJAU 34457。分布: 欧洲分布种。经济价值: 食用。

砖红丝膜菌 *Cortinarius erythrinus* (Fr) Fr.

生境: 夏秋季散生或群生于针阔混交林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28498, 28255, 28259。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

Cortinarius fasciatus Fr.

生境: 秋季散生于阔叶林或针阔混交林中地上。采集地: 双河保护区 2015-526。分布: 日本、欧洲及北美洲分布种。经济价值: 不明确。

光黄丝膜菌 *Cortinarius fulgens* Fr.

生境: 夏秋季散生于针阔混交林或阔叶林中地上。采集地: 得耳布尔微波站高山 HMJAU 15900。分布: 欧洲分布种。经济价值: 食用。

毛丝膜菌 *Cortinarius fulvescens* Fr.

生境: 夏秋季散生于针阔混交林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28502。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

暗褐牛丝膜菌 *Cortinarius fuscobovinus* Kytov,Niskanen & Liimat.

生境: 夏秋季生于针阔混交林中苔藓层上。采集地: 满归(伊克萨玛) HMJAU 15848, 27924; 得耳布尔(平顶山) HMJAU 15873, 29229, 29195, 27949。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

拟盔孢丝膜菌 *Cortinarius galerooides* Hongo

生境: 夏秋季群生于阔叶林中地上。采集地: 满归孟贵县 HMJAU 28979。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

尖顶丝膜菌 *Cortinarius gentilis* (Fr.) Fr.

生境: 夏秋季群生于针叶林中地上。采集地: 得耳布尔(微波站高山) HMJAU 15888, 29213, 27964; 满归 HMJAU 15866, 27942. (南山) HMJAU 15879, 27955, 29216;(伊克萨玛) HMJAU 15880; (孟贵) HMJAU 15889, 27965, 29212, HMJAU 28980; (北岸林场) HMJAU 28990; (高地林场) HMJAU 29275; (河西林场) HMJAU 29323; 莫尔道嘎(森林公园) HMJAU 27956, 27975, 29219; (白鹿岛) HMJAU 29319。分布: 欧洲及北美洲分布种。经济价值: 有毒。

胶质丝膜菌 *Cortinarius glutinosus* Peck

生境: 夏秋季单生或群生于针叶树或阔叶树林中地上。采集地: 满归(孟贵) HMJAU 28977; 得耳布尔(平顶山) HMJAU 28985。分布: 世界广布种。经济价值: 食用。

半被毛丝膜菌 *Cortinarius hemitrichus* (Pers.) Fr.

生境: 夏秋季群生或散生于针阔混交林中地上。采集地: 满归(南山) HMJAU 15838, 15875,

27914, 27951, 29226, 29191。(伊克萨玛) HMJAU 15843, 27919, 29204。(北岸林场) HMIAU 28967, 29249, 29251, 29270。(孟贵) HMJAU 27905, 28993, 29285; 图里河 HMJAU 28966, 29247; 得耳布尔(微波站高山) HMJAU 27935, 28968, 29246, 29235, 29284。(上游岭) HMJAU 29282; 胜山保护区 2015-144, 2015-484, 2015-527; 凉水保护区 2015-165, 2015-196; 呼中保护区 2015-856, 2015-858, 2015-862, 2015-863, 2015-868, 2015-882。分布: 北温带以北分布种。经济价值: 食用, 有记载有毒。

白膜丝膜菌 *Cortinarius hinnuleus* Fr.

生境: 秋季群生于阔叶树林中地上。采集地: 满归(南山) HMJAU 15835, 15874, 15876, 27911, 27950, 27952, 29188, 29225, 29227。(孟贵) HMJAU 28963, 28973, 29264。(北岸林场) HMJAU 28982; 得耳布尔(微波站高山) HMJAU 28975; 图里河 HMJAU 29279; 双河保护区 2015-726, 2015-730。分布: 欧洲分布种 11041。经济价值: 不明确。

长腿丝膜菌 *Cortinarius longipes* Peck

生境: 夏秋季群生于阔叶林或针阔混交林中地上。采集地: 得耳布尔(平顶山) HMJAU 15428, 27439, 29194, 29196。(微波站高山) HMJAU 15430, 27485, 28965; 莫尔道嘎(白鹿岛) HMJAU 15433, 27488; 满归(伊克萨玛) HMJAU 15847, 15849, 27923, 27925。(南山) HMJAU 27490; 分布: 世界广布种。经济价值: 食用。

橘褐丝膜菌 *Cortinarius malicorius* Fr.

生境: 秋季散生于林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 26281。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

黏丝膜菌 *Cortinarius mucifluus* Fr.

生境: 秋季散生于针阔混交林中地上。采集地: 满归(伊克萨玛) HMJAU 15440, 15442, 27495, 27497。(孟贵) HMJAU 29326; 白音敖包保护区 HMJAU 26258。分布: 欧洲分布种。经济价值: 食用。

米黄丝膜菌 *Cortinarius multiformis* Fr.

生境: 夏秋季生于针阔混交林或阔叶林中地上。采集地: 满归(伊克萨玛) HMJAU 15831, 2750027505, 27926, 27907。(孟贵) HMJAU 15892, 27968, 28970, 29208, 29209; 莫尔道嘎(白鹿岛) HMJAU 15882, 27958, 29221。(太平人工林) HMJAU 28969, 28972; 得耳布尔(平顶山) HMJAU 29205; 双河保护区 2015-528。分布: 欧洲及北美洲分布种。经济价值: 食用。

暗褐丝膜菌 *Cortinarius neoarmillatus* Hongo

生境: 秋季散生于阔叶林或针阔混交林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28194, 26251。分布: 北温带分布种。经济价值: 不明确。

橄榄棕丝膜菌 *Cortinarius olivaceofuscus* Kuhner

生境: 秋季散生于针阔混交林中苔藓层上。采集地: 满归(孟贵) HMJAU 15827, 27499, 27903, 27970, 29269, 29184, 29315。(伊克萨玛) HMJAU 15845, 27909, 27921。(北岸林场) HMJAU

28992, 29283; 得耳布尔(平顶山) HMJAU 29202。分布: 欧洲及北美洲。经济价值: 不明确。

蒿色丝膜菌 *Cortinarius olivaceostamineus* Kauffman

生境: 秋季散生于针阔混交林中地上。采集地: 得耳布尔微波站高山 HMJAU 15900, 27976。

分布: 北美洲分布种。经济价值: 不明确。

奥莱丝膜菌 *Cortinarius orellanus* Fr.

生境: 夏秋季群生或散生于针阔混交林中地上。采集地: 得耳布尔微波站高山 HMJAU 15901, 27977. 分布: 欧洲分布种。经济价值: 有毒。

Cortinarius parvannulatus Kihner

生境: 夏秋季生于林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28501。分布: 欧洲分布种。

经济价值: 不明确。

紫丝膜菌 *Cortinarius pauperulus* J. Favre

生境: 秋季群生或散生于针阔混交林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28246, 28247, 28269。分布: 北美州、欧洲分布种。经济价值: 不明确。

皮尔松丝膜菌 *Cortinarius pearsonii* P. D. Orton

生境: 秋季散生于针阔混交林中地上。采集地: 满归(伊克萨玛) HMJAU 15446, 27501; 五大连池保护区 HMJAU 29244; 白音敖包保护区 HMJAU 28164。分布: 北美洲分布种。经济价值: 不明确。

鳞丝膜菌 *Cortinarius pholideus* (Lilj.) Fr

生境: 夏秋季生于针阔混交林或阔叶林中地上。采集地: 得耳布尔(平顶山) HMJAU 15870, 29197, 29230, 27946; 满归(伊克萨玛) HMJAU 15846, 15865, 27922, 27941。(孟贵) HMJAU 15893, 28974, 29261, 27969; 胜山保护区 2015-491。分布: 日本、欧洲、北美州分布种。经济价值: 食用。

拟荷叶丝膜菌 *Cortinarius pseudosalor* JE. Lange

生境: 秋季生于阔叶林中地上。采集地: 罕山林场 HMJAU 34417。分布: 欧洲、亚洲分布种。

经济价值: 不明确。

假变形丝膜菌 *Cortinarius pseudotalus* Rob. Henry ex Bidaud & Reumaux

生境: 秋季生于白桦落叶松混交林中地上。采集地: 满归南山 HMJAU 27978 分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

绢盖丝膜菌 *Cortinarius riculatus* Fr.

生境: 秋季群生于阔叶林中地上采集地: 得耳布尔上游岭 HMJAU 15852 分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

荷叶丝膜菌 *Cortinarius salor* Fr.

生境: 秋季群生或散生于阔叶林中地上。采集地: 满归伊克萨玛森林公园 HMJAU 15830, 27906; 莫尔道嘎白鹿岛 HMJAU 29318。分布: 北温带分布种。经济价值: 食药用, 有记载有

毒。

血红丝膜菌 *Cortinarius sanguineus* (Wulfen) Fr

生境: 夏秋季生于针叶林或针阔混交林中地上采集地: 辉河保护区 2016-505。分布: 亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用, 有记载有毒。

亚白紫丝膜菌 *Cortinarius subatlboviolaceus* Hongo

生境: 夏秋季散生于针阔混交林中地上。采集地: 满归 HMJAU 29292。(孟贵) HMJAU 29317, 27973, 27974, 15897, 15898; 图里河 HMJAU 28988, 29278; 胜山保护区 2015-475, 2015-808。分布: 北温带分布种。经济价值: 不明确。

锈色丝膜菌 *Cortinarius subferrugineus* (Batsch) Fr.

生境: 夏秋季散生于针阔混交林中地上。采集地: 满归南山 HMJAU 29217, 27954。分布: 欧洲、非洲分布种。经济价值: 不明确。

亚野丝膜菌 *Cortinarius subtortus* (Pers.) Fr.

生境: 夏秋季生于阔叶林中地上。采集地: 胜山保护区 2015-531 分布: 欧洲、澳大利亚分布。经济价值: 不明确。

变形丝膜菌 *Cortinarius talus* Fr.

生境: 夏秋季生于阔叶林中地上采集地: 满归南山 HMJAU 29304。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

Cortinarius tortuosus (Fr.) Fr.

生境: 夏秋季生于林中地上。采集地: 南瓮河保护区 2015-736。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

野丝膜菌 *Cortinarius torvus* (Fr.) Fr.

生境: 秋季群生或散生于阔叶林或针阔混交林中地上。采集地: 满归伊克萨玛 HMJAU 15842, 15844, 29203, 27920。分布: 世界广布种。经济价值: 食药用。

黄花丝膜菌 *Cortinarius triumphans* Fr.

生境: 秋季群生或散生于阔叶林中地上。采集地: 满归(孟贵) HMJAU 15828, 27904。(伊克萨玛) HMJAU 15443, 15833, 15844, 27494, 27496, 27498。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

环带柄丝膜菌 *Cortinarius trivialis* JE. Lange

生境: 夏秋季单生或群生于阔叶林, 针叶林或针阔混交林中地上。采集地: 得耳布尔(平顶山) HMJAU 15872, 29228, 27948。(微波站高山) HMJAU 15449, 27504; 双河保护区 2015-722。分布: 欧洲、北美洲、非洲分布种。经济价值: 食用, 有记载有毒。

黄丝膜菌 *Cortinarius turmalis* Fr.

生境: 秋季生于针阔混交林中地上。采集地: 得耳布尔(上游岭) HMJAU 15863。(微波站高山) HMJAU 27503; 满归 HMJAU 15868。(伊克萨玛) HMJAU 15448。分布: 世界广布种。经济

价值: 食用。

褐紫丝膜菌 *Cortinarius varicolor* (Pers.) Fr.

生境: 秋季散生于针阔混交林中地上。采集地: 得耳布尔(微波站高山) HMJAU 15856, 27932; 内莫尔道嘎(龙岩山) HMJAU 15840, 27916。莫尔道嘎(白鹿岛) HMJAU 29328; 满归(孟贵) HMJAU 15890, 28994, 29329, 27966, 29211。(南山) HMJAU 29308; 白音敖包保护区 HMJAU 28114; 胜山保护区 2015-474。分布: 欧洲分布种。经济价值: 食用。

白柄丝膜菌 *Cortinarius varius* (Schaeff) Fr.

生境: 秋季群生或散生于阔叶林或针阔混交林中地上。采集地: 莫尔道嘎白鹿岛 HMJAU 15435, 27506。分布: 欧洲分布种。经济价值: 食用。

美柄丝膜菌 *Cortinarius venustus* P. Karst.

生境: 夏秋季群生于针阔混交林中地上。采集地: 莫尔道嘎(白鹿岛) HMJAU 28976, 29257。(森林公园) HMJAU 28984; 得耳布尔(微波站高山) HMJAU 28983。(平顶山) HMJAU 29306; 满归(南山) HMJAU 27953, 29224。(伊克萨玛) HMJAU 27908, 29307。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

春丝膜菌 *Cortinarius vernus* H. Lindstr. & Melot

生境: 秋季散生于针阔混交林中地上。采集地: 白音敖包 HMJAU 27631。分布: 欧洲、非洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

粘液丝膜菌 *Cortinarius vibratilis* (Fr.) Fr.

生境: 秋季群生于云杉林中地上。采集地: 得耳布尔(微波站高山) HMJAU 15855, 15885, 29222, 27931, 27961; 满归(孟贵) HMJAU 29260。分布: 日本、欧洲及北美洲分布种。经济价值: 食药用, 有记载有毒。

洁灰小杯伞 *Clitocella mundula* (Lasch) Kluting, TJ Baroni & Bergemann

生境: 夏秋季散生或群生于阔叶林中腐枝层上。采集地: 莫尔道嘎(森林公园) HMJAU 27014; 满归(伊克萨玛) HMJAU 27694; 乌伊岭保护区 2015-253, 2015-684。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

斜盖伞 *Clitopilus prunulus* (Scop.) P. Kumm.

生境: 夏秋季散生或群生于林缘草地上采集地: 满归伊克萨玛森林公园 HMJAU 27696。分布: 世界广布种。经济价值: 食用。

亚脐菇杯状斜盖伞 *Clitopilus scyphoides* (Fr.) Singer

生境: 夏秋季散生或群生于林中地上。采集地: 乌伊岭保护区 2015-414。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

光亮粉褶菌 *Entocybe nitida* (Quel.) TJ. Baroni, Largent & V. Hofst

生境: 夏秋季生于林中地上。采集地: 胜山保护区 015-379。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

角孢粉褶菌 *Entoloma abortivum* (Berk. & M. A. Curtis) Donk

生境: 秋季单生丛生或群生于有松树或栎树的针阔混交林或阔叶林中地上。采集地: 满归(南山) HMJAU 28061; 双河保护区 2015-731。分布: 日本、北美洲分布种。经济价值: 食用。

Entoloma asprellum (Fr.) Fayod

生境: 秋季群生或单生于林中草地上。采集地: 大亮子河森林公园 HMJAU 34395 经济价值: 不明。

光亮粉褶菌 *Entocybe nitida* (Quel.) TJ. Baroni, Largent & V. Hofst

生境: 夏秋季生于林中地上。采集地: 胜山保护区 2015-379。分布: 欧洲、北美洲分布种。

经济价值: 不明确。

Entoloma asprellum (Fr.) Fayod

生境: 秋季群生或单生于林中草地上。采集地: 大亮子河森林公园 HMJAU 34395; 图里河 HMJAU 29120。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

棉絮状粉褶菌 *Entoloma byssisedum* (Pers.) Donk

生境: 秋季群生或散生于阔叶林中腐木上。采集地: 得耳布尔(平顶山)HMJAU 27666; 胜山保护区 2015-463。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

**Entoloma brunneosericeum* Noordel., Vila, F. Caball. & E. Suarez

生境: 夏秋季生于林中地上。采集地: 双河保护区 2016-434。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

硬尖粉褶菌 *Entoloma cuspidiferum* (K. ihner & Romagn.) Noordel.

生境: 夏秋季生于低洼处湿地中的泥炭藓上或高山区林中的苔藓层上、草地中。采集地: 胜山保护区 2015-476, 2015-487; 南瓮河保护区 2016-326。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

修长粉褶菌 *Entoloma juncinum* (Kuhner & Romagn.) Noordel

生境: 夏秋季生于林阔叶中地上。采集地: 黄岗梁林场 HMJAU 34555; 乌伊岭保护区 2015-679, 2015-815。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

细小蓝黑粉褶菌 *Entoloma lepidissimum* (Svrcek) Noordel.

生境: 夏季单生或群生于针叶林中苔藓层上或阔叶林中土质肥沃的地面上。采集地: 丰林保护区 2015-535。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

长条纹粉褶菌 *Entoloma longistriatum* (Peck) Noordel.

生境: 夏秋季阔叶林中草地或苔藓层上。采集地: 凉水保护区 2015-23, 2015-36, 2015-208, 2015-456; 胜山保护区 2015-461, 2015-477, 2015-479。分布: 欧洲、亚洲、非洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

Entoloma myrmecophilum (Romagn.) M. M. Moser

生境: 秋季生于阔叶林中地上。采集地: 逊别拉河保护区 2015-499。分布: 欧洲分布种。经

济价值: 不明确。

Entoloma nitens (Velen.) Noordel.

生境: 春至秋季生于阔叶林中地上。采集地: 凉水保护区 2015-179。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

Entoloma occultipigmentatum Arnolds & Noordel.

生境: 夏至秋季群生于林中地上。采集地: 满归北岸林场 HMJAU 28992。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

水银粉褶菌 *Entoloma opacum* Noordel.

生境: 夏至秋季生于林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28228。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

Entoloma politoflavipes Noordel. & Liv

生境: 秋季生于林中草地上。采集地: 胜山保护区 2015-139。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

光盖粉褶菌 *Entoloma politum* (Pers.) Noordel.

生境: 夏秋季生于阔叶林中地上。采集地: 得耳布尔微波站高山 HMJAU 28334。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

小鳞粉褶菌 *Entoloma pulchellum* (Hongo) Hongo

生境: 夏秋季生于林缘草地上。采集地: 凉水保护区 2015-243. 分布: 日本、欧洲分布种。经济价值: 不明确。

突顶粉褶菌 *Entoloma rhodopolium* (Fr.) P. Kumm.

生境: 夏秋季散生于阔叶林中地上。采集地: 得耳布尔(微波站高山) HMJAU 26984, 26993; 内蒙古满归 HMJAU 27842。(孟贵) HMJAU 27874。(伊克萨玛) HMJAU 28388; 图里河 HMJAU 29124, 29108, 29109, 29116, 29126; 汤原(北靠山) HMJAU 35934; 胜山保护区 2015-138, 2015-348, 2015-383, 2015-492, 2015-536, 2015-804, 2015-809, 2015-820, 2015-706; 呼中保护区 2015-791; 凉水保护区 2015-239; 双河保护区 2016-4, 2016-311. 分布: 日本、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 有毒。

Entoloma sericeoides (J. E. Lange) Noordel.

生境: 秋季生于林缘草地上。采集地: 凉水自然保护区 2015-202。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

.丝状粉褶菌 *Entoloma sericeum* Quel.

生境: 秋季生于沙地云杉林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 26243, 28262, 28265。分布: 世界分布种。经济价值: 不明确。

毒粉褶菌 *Entoloma sinuatum* (Bull.) P. Kumm.

生境: 夏秋季群生于针阔混交林中地上。采集地: 胜山保护区 2015-537。分布: 世界分布种。

经济价值: 有毒。

苔藓粉褶菌 *Entoloma sphagnorum* (Romagn. & Favre) Noordel.

生境: 夏秋季生于林中苔藓层上。采集地: 满归(南山) HMJAU 27851, HMJAU 27843; 胜山保护区 2015-347; 额尔古纳保护区 2016-359。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

Entoloma xanthochroum (P.D. Orton) Noordel.

生境: 夏秋季生于林缘草地上。采集地: 大亮子河森林公园 HMJAU 34390。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

扁孢蜡蘑 *Laccaria acanthospora* A. w. Wilson & GM. Muell.

生境: 夏秋季散生于针阔混交林中沙地上。采集地: 满归南山 HMJAU 28470。分布: 中国分布种。经济价值: 不明确。

椭孢紫蜡蘑 *Laccaria amethysteo-occidentalis* GM. Muell.

生境: 夏秋季生于阔叶林中地上, 路边沙质土上。采集地: 满归(河西林场) HMJAU 28004, 27997。(南山) HMJAU 28002。(伊克萨玛) HMJAU 26939, 26940, 26941; 图里河 HMJAU 27998, 27996, 28005。分布: 北美洲分布种。经济价值: 不明确。

双色蜡蘑 *Laccaria bicolor* (Maire) PD. Orton

生境: 夏秋季单生或群生于阔叶树林中地上。采集地: 满归 HMJAU 27994, 29067。(伊克萨玛) HMJAU 27983; 莫尔道嘎国(森林公园) HMJAU 27984; 胜山保护区 2015-329, 2015-325, 2015-326, 2015-550, 2015-551, 2016-441; 丰林保护区 2015-370, 2015-371, 2015-374, 2015-473; 南瓮河保护区 2015-429; 凉水保护区 2015-206; 乌伊岭保护区 2015-276; 逊别拉河保护区 2015-359; 双河保护区 2015-547, 2015-548, 2015-549; 呼中保护区 2015-852, 2015-853, 2015-885; 汗马保护区 2016-323; 额尔古纳保护区 2016-346, 2016-349。分布: 世界广布种。经济价值: 食用。

红蜡蘑 *Laccaria laccata* (Scop.) Cooke

生境: 夏秋季散生或群生于针叶林或阔叶林中地上。采集地: 得耳布尔(平顶山) HMJAU 26946; 满归 HMJAU 28088; 白音敖包 HMJAU 27988, 27979, 28481; 莫尔道嘎(白鹿岛) HMJAU 28479; 五大连池(卧虎山) HMJAU 29148; 罕山林场 HMJAU 34440; 呼中保护区 2015-792; 丰林保护区 2016-37, 2016-121; 额尔古纳保护区 2016.08.12, 2016-350, 2016-341。分布: 世界广布种。经济价值: 食药用。

长柄蜡蘑 *Laccaria longipes* GM. Muell.

生境: 夏秋季散生于白桦落叶松混交林中地上。采集地: 莫尔道嘎(龙岩山) HMJAU 26936; 黄岗梁林场 HMJAU 26933, 26935; 满归 HMJAU 28476。(伊克萨玛) HMJAU 26937。(孟贵) HMJAU 28475; 莫尔道嘎(白鹿岛) HMJAU 28480; 图里河 HMJAU 28454, 28474, 28477, 27995; 丰林保护区 2015-306; 胜山保护区 2015-327, 2015-552, 2016-56; 双河保护区 2016-319。分布: 世界分布种。经济价值: 食用。

条柄蜡蘑 *Laccaria proxima* (Boud) Pat.

生境: 夏秋季单生或群生于林中地上。采集地: 得耳布尔(平顶山) HMJAU 27099, 28000; 满归(南山) HMJAU 28001, 28049; 乌伊岭保护区 2015-268, 2015-553, 2016-318, 2016-390, 2016-392; 逊别拉河保护区 2015-646; 胜山保护区 2015-689, 2015-690, 2015-812, 2015-142, 2015-799, 2016-56; 呼中保护区 2015-842, 2015-845; 凉水保护区 2015-53, 2015-64; 额尔古纳保护区 2016-16, 2016-261, 2016-266, 2016-353; 丰林保护区 2016-341; 南瓮河保护区 2016-367, 2016-373, 2016-376, 2016-384, 2016-385; 翠峰林场保护区 2016-380, 2016-395。分布: 日本及欧洲分布种。经济价值: 食用。

矮蜡蘑 *Laccaria pumila* Fayod

生境: 夏秋季单生散生群生于针阔混交林中地上。采集地: 白音敖包 HMJAU 27978, 27992; 黄冈梁 HMJAU 27981; 得耳布尔(上游岭) HMJAU 28464。分布: 亚洲, 欧洲及北美洲分布种。经济价值: 不明确。

**Laccaria ohiensis* (Mont) Singer

生境: 夏秋季散生于阔叶林中枯枝落叶层上。采集地: 丰林自然保护区 2016-235。分布: 北美洲分布种。经济价值: 不明确。

刺孢蜡蘑 *Laccaria tortilis* (Bolton) Cooke

生境: 夏秋季单生散生群生于混交林中地上。采集地: 凉水保护区 2015-117; 呼中保护区 2015-859; 丰林保护区 2016.7.14, 2016-335, 2016-344。分布: 北温带分布种。经济价值: 食药用。

棒柄瓶杯伞 *Ampulloclitocybe clavipes* (Pers.) Redhead

生境: 夏秋季单生或群生于林中地上或枯枝落叶层。采集地: 得耳布尔(微波站高山) HMJAU 27021, 29139。(上游岭) HMJAU 29005; 满归(孟贵) HMJAU 27473; 图里河 HMJAU 29115; 胜山 2015-128, 2015-411, 2015-478, 2015-489, 2015-495, 2015-496, 2015-619, 2015-838; 双河 2015-786; 汗马 2016-54, 2016-74; 翠峰林场 2016-474。分布: 欧洲及北美洲分布种。经济价值: 食用。

草地拱顶菇 *Cuphophyllum pratensis* (Fr) Bon

生境: 夏秋季生于针阔混交林或针叶林中地上。采集地: 满归孟贵 HMJAU 27748, 27760 分布: 世界广布种。经济价值: 食用。

洁白拱顶菇 *Cuphophyllum virgineus* (Wulfen) P. Kumm.

生境: 夏秋季生于针阔混交林中地上。采集地: 满归(孟贵) HMJAU 27752; 凉水保护区 2015-305; 胜山保护区 2015-438, 2015-448; 双河保护区 2015-505。分布: 北美洲分布种。经济价值: 食用。

可爱湿伞 *Gliophorus laetus* (Pers.) Herink

生境: 夏秋季单生于林中地上。采集地: 大亮子河国家森林公园 HMJAU 34402。分布: 欧洲、

北美洲分布种。经济价值: 不明确。

锥形湿伞 *Hygrocybe conica* (Schaeff.) P. Kumm.

生境: 夏秋季群生或散生于林中地上。采集地: 满归(伊克萨玛) HMJAU 27451, 27686; 白音敖包 HMJAU 26249; 得耳布尔(微波站高山) HMJAU 25608。分布: 世界广布种。经济价值: 有毒。

浅黄褐湿伞 *Hygrocybe flavescens* (Kauffm.) Sing.

生境: 夏秋季群生或散生于林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28170。分布: 日本、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 有毒。

Hygrocybe imazeki Hongo

生境: 夏秋季生于林中地上。采集地: 双河保护区 2015-406。分布: 北温带分布种。经济价值: 不明确。

枣红湿伞 *Hygrocybe spadicea* (Scop.) P. Karst.

生境: 夏秋季群生或散生于林中地上。采集地: 双河保护区 2015-546。分布: 世界广布种。经济价值: 不明确。

美味蜡伞 *Hygrophorus agathosmus* (Fr.) Fr.

生境: 夏秋季群生于云杉松及混交林中地上。采集地: 胜山保护区 2015-443。分布: 世界广布种。经济价值: 食用。

金粒蜡伞 *Hygrophorus chrysodon* (Batsch) Fr.

生境: 夏秋季单生或散生于林中地上。采集地: 胜山保护区 2015-485。分布: 世界广布种。经济价值: 食用。

象牙白蜡伞 *Hygrophorus eburneus* (Bull) Fr.

生境: 夏秋季群生或近丛生于阔叶林或针阔混交林中地上。采集地: 满归(孟贵)HMJAU 27824, 27825。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

乳白蜡伞 *Hygrophorus hedrychii* (Velen.) K. Kult

生境: 夏秋季群生于阔叶林中地上。采集地: 穗山林场 HMJAU 34434; 胜山保护区 2015-384, 2015-385, 2015-380。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

柠檬蜡伞 *Hygrophorus lucorum* Kalchbr.

生境: 夏秋季散生或群生于针阔混交林中地上。采集地: 得耳布尔(微波站高山) HMJAU 27008, 28336, 28346, 28347。(平顶山) HMJAU 26996。(上游岭) HMJAU 35958, 35959; 满归(伊克萨玛) HMJAU 27453, 27804。(北岸林场) HMJAU 28994。(河西林场) 2015-77, 2015-91; 北靠山 HMJAU 34407; 五大连池保护区 HMJAU 35949; 胜山保护区 2015-544, 2015-545; 漠河 2015-879; 汗马保护区 2016-26, 2016-75; 双河保护区 2016-303。分布: 北温带以北分布种。经济价值: 食用。

佩尔松蜡伞 *Hygrophorus persoonii* Arnolds

生境: 夏秋季群生或散生于林中地上。采集地: 大亮子河森林公园 HMJAU 34386, 34406 分布: 北美洲分布种。经济价值: 食用。

华美蜡伞 *Hygrophorus speciosus* Peck

生境: 夏秋季散生于林中地上。采集地: 双河保护区 2015-728; 汗马保护区 2016-126。分布: 北温带分布种。经济价值: 食用。

单色蜡伞 *Hygrophorus unicolor* Groger

生境: 秋季单生或群生于阔叶林中地上。采集地: 胜山保护区 2015-137。分布: 日本及欧洲分布种。经济价值: 不明确。

伞形地衣脐菇 *Lichenomphalia umbellifera* (L.) Redhead

生境: 夏秋季生于亚高山林中地上。与藻类共生并形成叶状体和子实体。采集地: 白音敖包 HMJAU 25690。分布: 北温带分布种。经济价值: 不明确。

平盖靴耳 *Crepidotus applanatus* (Pers.) P. Kumm.

生境: 夏秋季群生, 叠生或近覆瓦状生于阔叶树腐木或倒伏的阔叶树腐木上。采集地: 满归伊克萨玛 HMJAU 27215。分布: 亚洲、欧洲及北美洲分布种。经济价值: 不明确。

淡黄靴耳 *Crepidotus luteolus* Sacc.

生境: 夏秋季生于林中腐木上。采集地: 得耳布尔上游岭 2015-107。分布: 世界广布种 671041。经济价值: 不明确。

变形靴耳 *Crepidotus variabilis* (Pers.) P. Kumm

生境: 秋季生于阔叶林或针阔混交林中枯枝、腐木上。采集地: 得耳布尔(微波站高山) HMJAU 28340, HMJAU 28350, HMJAU 28352; 满归(河西林场) 2015-81。分布: 世界广布种。经济价值: 不明确。

普通靴耳 *Crepidotus vulgaris* Hesler & A.H. Sm.

生境: 夏季生于沙地云杉林中腐木上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28147。分布: 北温带分布种。经济价值: 不明确。

**榆生靴耳 *Crepidotus ulmnicola* T Bau & YP. Ge

生境: 夏秋季生于榆树活立木树皮上。采集地: 图牧吉 HMJAU 37011。分布: 中国。经济价值: 不明确。

刺毛暗皮伞 *Flammulaster erinaceus* (Peck) Watling

生境: 春至秋季散生或群生于阔叶树腐木上采集地: 凉水保护区 2016-430。分布: 日本、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

Inocybe acuta Boud.

生境: 夏秋生于林中地上。采集地: 汤原县北靠山 HMJAU 36903。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

Inocybe acutoides Kokkonen & Vauras

生境: 夏秋生于林中地上。采集地: 得耳布尔平顶山 HMJAU 36879。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

星孢丝盖伞 *Inocybe asterospora* Quel.

生境: 夏秋季单生于阔叶林中地上。采集地: 凉水保护区 2015-49。分布: 世界分布种。经济价值: 不明确。

胡萝卜色丝盖伞 *Inocybe caroticolor* T. Bau & YG Fan

生境: 夏秋季单生或散生于栓皮栎林缘路边。采集地: 罕山林场 HMJAU 36906。分布: 中国分布种。经济价值: 不明确。

板栗丝盖伞 *Inocybe castanea* Peck

生境: 夏秋季生于林中地上。采集地: 莫尔道嘎(白鹿岛) HMJAU 36874; 白音敖包保护区 HMJAU 36873; 满归 HMJAU 36844。满归(南山) HMJAU 36843; 图里河 HMJAU 36907。分布: 北美洲分布种。经济价值: 不明确。

褐鳞丝盖伞 *Inocybe cervicolor* (Pers.) Quel

生境: 秋季单生于针叶林中地上。采集地: 大亮子河森林公园 HMJAU 36854。分布: 欧洲、非洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

Inocybe cryptocystis D. E. Stuntz

生境: 夏季生于沙地云杉林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 36892。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

甜苦丝盖伞 *Inocybe dulcamara* (Pers.) P. Kumm.

生境: 夏秋季单生至散生于阔叶林下或路边。采集地: 满归北岸林场 HMJAU 36857。分布: 欧洲、非洲、北美洲、日本分布种。经济价值: 不明确。

卷毛丝盖伞 *Inocybe flocculosa* Sacc.

生境: 夏季群生于混交林或阔叶林中地上。采集地: 莫尔道嘎白鹿岛 HMJAU 36870; 黄岗梁林场 HMJAU 36877, 36872, 36889, 36890; 白音敖包保护区 HMJAU 28252, 26273, 28258; 五大连池保护区 HMJAU 36905。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

黄棕丝盖伞 *Inocybe fuscidula* Velen.

生境: 夏秋季散生于阔叶林或针叶林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28258。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

土味丝盖伞原变种 *Inocybe geophylla* var. *geophylla* (Bull.) P. Kumm.

生境: 夏秋季单生或散生于阔叶林或针叶林中地上。采集地: 北靠山 HMJAU 36855, 36908; 图里河 HMJAU 36909; 得耳布尔(微波站高山) HMJAU 36863; 满归北岸林场 HMJAU 36856; 得耳布尔(上游岭) HMJAU 36841; 翠峰林场, 2016.08. 15, 2016-377, 2016-378; 辉河保护区 2016-510, 2016-512。分布: 世界广布种。经济价值: 不明确。

土味丝盖伞紫丁香色变种 *Inocybe geophylla* var. *lilacina* (Peck) Gillet

生境: 秋季散生于针阔混交林或阔叶树林中地上。采集地: 五大连池 HMJAU 36810; 北靠山 HMJAU 36832, 36840; 罕山林场 HMJAU 36830; 满归 HMJAU 36849; 图里河 HMJAU 36838; 白音敖包保护区 HMJAU 36871。分布: 世界广布种。经济价值: 不明确。

Inocybe glabripes Ricken

生境: 夏季生于沙地云杉林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 36886。分布: 亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

灰紫鳞丝盖伞 *Inocybe griseolilacina* J. E. Lange

生境: 夏秋季单生于林中地上。夏秋季生于林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 36884。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

Inocybe heimiana Bon

生境: 秋季生于林中地上。采集地: 得耳布尔平顶山 HMJAU 36880。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

毛纹丝盖伞 *Inocybe hirtella* Bres.

生境: 夏秋季散生于阔叶林中地上。采集地: 凉水保护区 2015-60。分布: 欧洲、非洲。经济价值: 不明确。

暗毛丝盖伞 *Inocybe lacera* (Fr.) P. Kumm.

生境: 夏秋季单生或散生于阔叶林或针叶林中地上及林缘路边。采集地: 满归孟贵 HMJAU 36865。分布: 北温带分布种。经济价值: 不明确。

蜡盖丝盖伞 *Inocybe lanatodisca* Kauffman

生境: 夏季至秋季单生于阔叶林或针叶林中地上。采集地: 汤原县北靠山 HMJAU 36822。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

棉毛丝盖伞 *Inocybe lanuginosa* (Bull.) P. Kumm.

生境: 夏秋季单生或散生于针叶树腐木上。采集地: 图里河库都汉林场 HMJAU 36850, 36842; 得耳布尔上游岭 HMJAU 36839; 满归 HMJAU 36802。(河西林场) HMJAU 36836。(南山) HMJAU 36831。分布: 日本, 欧洲, 北美洲分布种。经济价值: 不明确。

狮黄丝盖伞 *Inocybe leonina* Esteve-Rav. & A. Caball.

生境: 秋季生于林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 36888。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

尖顶丝盖伞 *Inocybe napipes* JE. Lange

生境: 夏秋季散生于林中地上。采集地: 大亮子河森林公园 HMJAU 36904。分布: 欧洲分布种。经济价值: 有毒。

光帽丝盖伞 *Inocybe nitidiuscula* (Britzelm.) Lapl.

生境: 夏秋季单生或散生于阔叶林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28125, 28227。分布: 亚洲、欧洲、非洲分布种。经济价值: 不明确。

疏生丝盖伞 *Inocybe praetervisa* Quel.

生境: 夏秋季单生或散生于针阔混交林中地上。采集地: 凉水保护区 2015-216。分布: 北温带分布种。经济价值: 有毒。

Inocybe pseudodestricta Stangl & J. Veselsky

生境: 夏秋季生于林中地上。采集地: 五大连池堰塞湖 HMJAU 36866; 白音敖包保护区 HMJAU 36885, 36887。分布: 欧洲、日本分布种。经济价值: 不明确。

紫柄丝盖伞 *Inocybe pusio* P. Karst.

生境: 夏季单生或群生于阔叶林路边。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28183。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

辐射状丝盖伞 *Inocybe radiata* Peck

生境: 夏秋季群生于林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 26265。分布: 北美洲分布种。经济价值: 有毒。.

薄棉丝盖伞 *Inocybe sindonia* (Fr) P. Karst.

生境: 夏秋季单生或散生于林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28283。分布: 非洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

Inocybe soluta Velen.

生境: 生于沙地运杉林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 36883。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

Inocybe subcarpta Kihner & Boursier

生境: 生于沙地运杉林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 36878; 白音敖包保护区 HMJAU 36875。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

烟草丝盖伞 *Inocybe tabacina* Furrer Ziogas

生境: 夏秋季单生或散生于针阔混交林中地上。采集地: 莫尔道嘎森林公园 HMJAU 36882。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

Inocybe tenebrosa Quel.

生境: 生于沙地运杉林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28263, 28264。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

茶褐丝盖伞 *Inocybe umbrinella* Bres.

生境: 夏秋季单生或散生于林中地上。采集地: 大亮子河森林公园 HMJAU 36853。分布: 北美洲分布种。经济价值: 有毒。

Inocybe vaccina Kihner

生境: 生于沙地运杉林中地上。采集地: 克什克腾旗沙地云杉林 HMJAU 36891。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

红白丝盖伞 *Inocybe whitei* (Berk. & Broome) Sacc.

生境: 夏秋季单生或散生于林中地上。采集地: 满归(北岸林场) HMJAU 36812。(南山)
HMJAU 36814; 得耳布尔上游岭 HMJAU 36837; 五大连池市卧虎山 HMJAU 36852; 莫尔道
嘎白鹿岛 HMJAU 36835, 36845; 图里河 HMJAU 36848。分布: 欧洲、非洲、北美洲分布种。
经济价值: 不明确。

黑黄丝盖伞 *Inocybe xanthomelas* Boursier & Kihner

生境: 夏秋季单生或散生于林中地上。采集地: 黄岗梁林场 HMJAU 36876。分布: 欧洲分布
种。经济价值: 不明确。

黄侧火菇 *Pleuroflammula flammea* (Murill) Singer

生境: 夏秋季群生于阔叶树腐木及枯木上。采集地: 凉水保护区 2015-645; 汗马保护区
2016-153。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

香杏丽菇 *Calocybe gambosa* (Fr.) Donk

生境: 夏秋季群生于草原上采集地: 阿鲁科尔沁旗罕山林场 HMJAU 34514。分布: 世界广布
种。经济价值: 食用。

银白离褶伞 *Lyophyllum connatum* (Schumach.) Singer

生境: 秋季生于阔叶林中地上采集地: 满归(南山) HMJAU 27727; 满归(北岸林场) 2015-99;
乌伊岭保护区 2015-152; 凉水保护区 2015-175; 南瓮河保护区 2015-831。分布: 世界广布种。
经济价值: 食用。

荷叶离褶伞 *Lyophyllum decastes* (Fr.) Singer

生境: 夏秋季丛生于草地或阔叶林边缘落叶层上。采集地: 得耳布尔(微波站高山) HMJAU
27050。(平顶山) HMJAU 26989; 白音敖包保护区 HMJAU 25706, 26250; 凉水保护区
2015-120, 2015-189, 2015-199, 2015-228, 2015-247; 翠峰林场 2016-489。分布: 世界广布种。
经济价值: 食用。

褐离褶伞 *Lyophyllum fumosum* (Pers.) P. D. Orton

生境: 夏秋季生于林中地上。采集地: 满归(伊克萨玛) HMJAU 28010; 黄岗梁保护区 HMJAU
34551; 白音敖包保护区 HMJAU 28115。分布: 世界广布种。经济价值: 食用。

白褐离褶伞 *Lyophyllum leucophaeatum* (P. Karst.) P. Karst.

生境: 夏秋季单生或群生于针叶林、阔叶林或针阔混交林中地上。采集地: 黄岗梁保护区
HMJAU 34576; 白音敖包保护区 HMJAU 28124; 莫尔道嘎森林公园 HMJAU 27527。分布:
亚洲、欧洲分布种。经济价值: 食用。

暗褐离褶伞 *Lyophyllum loricatum* (Fr.) Kihner ex Kalamees

生境: 夏秋季丛生于林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28184。分布: 世界广布种。
经济价值: 食用。

黑染离褶伞 *Lyophyllum semitale* (Fr) Kuhner ex Kalamees

生境: 秋季丛生于林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28126, 28178。分布: 亚洲、

欧洲分布种。经济价值: 食药用。

木生硬柄菇 *Ossicaulis lignailis* (Pers.) Redhead & Ginns

生境: 夏秋季群生至丛生于针阔混交林中阔叶树腐木上。采集地: 凉水保护区 2015-150。分布: 欧洲及北美洲分布种。经济价值: 不明确。

紫皮丽蘑 *Rugosomyces ionides* (Bull.) Bon

生境: 夏秋季生于林中地上。采集地: 罕山林场 HMJAU 34436。分布: 欧洲及北美洲分布种。经济价值: 食用。

肉色黄丽蘑 *Rugosomyces persicolor* (Fr.) Bon

生境: 春至秋季生于林缘草地上。采集地: 罕山林场 2016-416, 2016-462。分布: 欧洲及北美洲分布种。经济价值: 食用

灰黑灰盖伞 *Sagaranelia tylicolor* (Fr.) V. Hofst

生境: 夏秋季生于林中地上。采集地: 满归(南山) HMIAU 28040; 28041: 胜山保护区 2015-135。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

香小菇 *Atheiella adonis* (Bull.) Redhead

生境: 秋季生于针阔混交林中腐木上。采集地: 乌伊岭保护区 2015-564。分布: 世界分布种。经济价值: 不明确。

淡紫小孢伞 *Baeospora myriadophylla* (Peck) Singer

生境: 夏季生于针叶林中腐木上。采集地: 凉水保护区 2016-66。分布: 北美洲分布种。经济价值: 不明确。

毛皮伞 *Crinipellis scabella* (Alb. & Schwein.) Murrill

生境: 夏秋季簇生或散生于阔叶树腐木上。采集地: 凉水保护区 2015-12, 2015-47, 2015-113, 2015-122。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

黑湿柄伞 *Hydropus atramentosus* (Kalchbr.) Kotl. & Pouzar

生境: 夏秋季生于林中腐木上。采集地: 乌伊岭保护区 2015-416; 辉河保护区 2016-129。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

毛腿湿柄伞 *Hydropus floccipes* (Fr.) Singer

生境: 夏季群生于阔叶林中阔叶树树皮或腐木上。采集地: 乌伊岭保护区 2015-272。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

**Hydropus marinellus* (Pers.) Singer

生境: 夏秋季生于林中腐木上。采集地: 丰林保护区 2016-43。分布: 欧洲及北美洲分布种。经济价值: 不明确。

栗绒巨囊伞 *Macrocytidia cucumis* (Pers.) Joss.

生境: 夏秋季生于林中地上。采集地: 凉水保护区 2015-251; 丰林保护区 2015-368。分布: 世界分布种。经济价值: 不明确。

布里蒂小皮伞 *Marasmius bulliardii* Quel.

生境: 夏秋季散生于林中地上。采集地: 凉水自然保护区 2015-70。分布: 亚洲、欧洲分布种。

经济价值: 不明确。

联柄小皮伞 *Marasmius cohaerens* (Pers.) Cooke & Quel.

生境: 夏秋季单生或群生于针阔混交林中枯枝落叶上。采集地: 凉水保护区 2015-1, 2015-13, 2015-34, 2015-52, 2015-65, 2015-111, 2015-151, 2015-174, 2015-181, 2015-215, 2015-187, 2015-207, 2015-212, 2015-235, 2015-237, 2016-410, 2016-438; 丰林保护区 2015-210; 2015-282, 2015-289, 2015-413, 2015-423, 2015-653, 2015-662, 2015-666, 2015-671, 2015-676, 2015-740。

分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

污黄小皮伞 *Marasmius epidryas* Kihner

生境: 夏秋季单生或群生于高山草地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 26232。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

硬柄小皮伞 *Marasmius oreades* (Bolton) Fr.

生境: 初夏至夏季生于林中地上易形成蘑菇圈。采集地: 满归 HMJAU 28309, 28109, 28086; 陈巴尔虎旗 HMJAU 28423; 得耳布尔 HMJAU 28331; 罕山林场 HMJAU 34419; 图里河 HMJAU 28982; 额尔古纳保护区 2016-263; 凉水保护区 2016-315, 2016-442, 2016-444, 2016-445。分布: 欧洲及北美洲分布种。经济价值: 食药用。

盾状小皮伞 *Marasmius personatus* Berk. & M. A. Curtis

生境: 夏秋季群生或丛生于林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28225。分布: 北美洲分布种。经济价值: 食用。

紫红小皮伞 *Marasmius pulcherripes* Peck

生境: 夏秋季群生于林中枯枝落叶上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 26927; 凉水保护区 2015-240, 2015-249。分布: 亚洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

干小皮伞 *Marasmius siccus* (Schwein.) Fr.

生境: 夏秋季群生或单生于阔叶林中落叶上。采集地: 得耳布尔(微波站高山) HMJAU 25617; 满归 HMJAU 28076。满归(北岸林场) HMJAU 29010; 凉水保护区 2015-32, 2015-313, 2015-680, 2016-405, 2016-413; 汗马保护区 2016-130; 乌伊岭保护区 2016-80; 辉河保护区 2016-285; 呼中保护区 2016-322。分布: 世界广布种。经济价值: 不明确。

Marasmius torquescens Quel.

生境: 夏季生于林中地上。采集地: 凉水保护区 2015-261。分布: 欧洲及北美洲分布种。经济价值: 不明确。

Marasmius witteanus Singer

生境: 夏季生于林中地上采集地: 满归南山 HMJAU 27857。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

维尼小皮伞 *Marasmius wynneae* Berk. & Broome

生境: 夏秋季生于林中地上。采集地: 得耳布尔(平顶山) HMJAU 26949。(上游岭) HMJAU 35962; 莫尔道嘎(白鹿岛) HMJAU 27743; 满归(南山) HMJAU 27860。(伊克萨玛) HMJAU 27698, 27681; 白音敖包保护区 HMJAU 25656, 28210, 26242; 凉水保护区 2015-43, 2015-44, 2015-45, 2015-51, 2015-58, 2015-66, 2015-163, 2015-176, 2015-217, 2015-265, 2015-308, 2016-412; 乌伊岭保护区 2015-294; 丰林保护区 2016-333。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

沟纹小菇 *Mycena abramsii* Murr.

生境: 秋季群生于阔叶林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28232。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

Mycena aetites (Fr.) Quel.

生境: 夏至秋季生于林中地上。采集地: 凉水保护区 2015-248。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

褐小菇 *Mycena alcalina* (Fr.) P. Kumm.

生境: 夏秋季从生于林地腐木或枯枝落叶层上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 26259; 乌伊岭保护区 2015-270, 2015-565。分布: 世界广布种。经济价值: 不明确。

紫萁小菇 *Mycena alphitophora* (Berk.) Sacc.

生境: 夏秋季单生至散生于枯枝落叶上。采集地: 乌伊岭保护区 2015-585。分布: 亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

覆盖小菇 *Mycena amicta* (Fr.) Quel.

生境: 夏秋季生于林中地上。采集地: 满归 HMJAU 28093。(孟贵) HMJAU 28065; 乌伊岭保护区 2015-566。分布: 世界广布种。经济价值: 不明确。

毛状小菇 *Mycena capillaripes* Peck

生境: 秋季散生或群生于针叶林中地上。采集地: 满归(河西林场) HMJAU 28440; 乌伊岭保护区 2015-649, 2015-654。分布: 世界广布种。经济价值: 不明确。

地奥小菇 *Mycena diosma* Krieglst. & Schwobel

生境: 夏秋季生于林中地上。采集地: 凉水保护区 2015-112。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

黄柄小菇 *Mycena epipyterygia* (Scop.) Gray

生境: 夏季丛生或群生于针阔混交林内阔叶树腐木上。采集地: 得耳布尔(平顶山) HMJAU 26943, 26950, 27105, 27110, 27074, 26959。(微波站高山) HMJAU 27657; (上游岭) HMJAU 29007; 满归 HMJAU 28079, 27841, 28297。(南山) HMJAU 27862, 27859。(伊克萨玛) HMJAU 28009。(孟贵) HMJAU 28355; 莫尔道嘎(白鹿岛) HMJAU 28368; 五大连池保护区 HMJAU 35948, 35943; 凉水保护区 2015-15, 2015-18, 2015-116, 2015-184, 2015-205, 2015-310,

2015-320, 2015-628, 2016-77; 胜山保护区 2015-335, 2015-452, 2015-574; 双河保护区 2015-399, 2015-575; 乌伊岭 2015-421, 2015-595, 2015-596, 2015-597, 2015-598, 2015-599; 汗马保护区 2016-53, 2016-143。分布: 世界广布种。经济价值: 不明确。

纤柄小菇 *Mycena filopes* (Bull.) P. Kumm.

生境: 夏秋季单生散生近丛生于林中地上采集地: 满归 HMJAU 28072, 28329。(伊克萨玛) HMJAU 27688; (南山), HMJAU 28062, 28034; (孟贵) HMJAU 28067; 得耳布尔微波站高山 HMJAU 28353; 五大连池 HMJAU 35953; 凉水保护区 2015-20, 2015-39, 2015-203, 2015-316, 2015-302, 2015-322; 乌伊岭保护区 2015-271, 2015-284, 2015-567, 2015-568, 2015-569, 2015-570, 2015-571, 2015-572, 2015-573; 呼中保护区 2015-864, 2015-867, 2015-870。分布: 世界广布种。经济价值: 不明确。

盔盖小菇 *Mycena galericulata* (Scop.) Gray

生境: 初夏至秋季生于针叶林阔叶林或针阔混交林中树桩腐木或枯枝上。采集地: 得耳布尔(平顶山) HMJAU 26948, 26961。(微波站高山) HMJAU 27263; 莫尔道嘎(龙岩山) HMJAU 27022; 满归(伊克萨玛) HMJAU 27866, 27797; (南山) HMJAU 28026; 罕山林场 HMJAU 34450, 34453, 34456; 凉水 2015-61; 胜山保护区 2015-336; 丰林 2015-372, 2015-629; 乌伊岭保护区 2015-576, 2015-577, 2015-578, 2015-579; 汗马保护区, 22016-143, 2016-496。分布: 世界广布种。经济价值: 不明确。

乳足小菇 *Mycena galopus* (Pers.) P. Kumm.

生境: 夏秋季生于林中地上。采集地: 满归 HMJAU 28080; 莫尔道嘎(白鹿岛) HMJAU 28367。分布: 世界广布种。经济价值: 不明确。

血红小菇 *Mycena haematopus* (Pers.,) P. Kumm.

生境: 初夏至秋季簇生于腐烂程度较深的阔叶树腐木上。采集地: 白音敖包 HMJAU 26893; 凉水保护区 2015-14; 丰林保护区 2015-375; 乌伊岭保护区 2015-424, 2015-425, 2015-656, 2015-665。分布: 世界广布种。经济价值: 不明确。

水晶小菇 *Mycena laevigata* Gillet

生境: 夏秋季单生散生近丛生于林中地上。采集地: 满归 HMJAU 28311。(南山) HMJAU 28031, 28033; 凉水保护区 2015-25, 2015-259; 丰林保护区 2015-233; 双河保护区 2015-580, 2015-581。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

铅灰色小菇 *Mycena leptocephala* (Pers.) Gillet

生境: 夏秋季群生于林中地上。采集地: 满归(南山) HMJAU 28316; 凉水保护区 2015-168, 2015-219; 乌伊岭保护区 2015-274。分布: 世界广布种。经济价值: 不明确。

叶生小菇 *Mycena metata* (Secr. ex Fr.) P. Kumm.

生境: 秋季群生或散生于阔叶林或针叶林枯腐叶或松针叶上。采集地: 丰林保护区 2015-236; 乌伊岭保护区 2015-269, 2015-286, 2015-583, 2015-584; 逊别拉河保护区 2015-582。分布: 欧

洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

暗花纹小菇 *Mycena pelianthina* (Fr.) Quel.

生境: 夏秋季群生或单生于阔叶林下腐殖质层上。采集地: 胜山保护区 2015-586, 2015-612。

分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

沟柄小菇 *Mycena polygramma* (Bull.) Gray

生境: 夏秋季单生或散生于阔叶林中枯枝落叶上。采集地: 黄岗梁林场 HMJAU 34584; 莫尔道嘎森林公园 HMJAU 27619; 满归(孟贵) HMJAU 27745。(南山) HMJAU 28321。(河西林场) 2015-84; 北靠山 HMJAU 29030; 五大连池保护区 HMJAU 35955; 凉水保护区 2015-232, 2015-263, 2015-303, 2015-317, 2015-752。分布: 世界分布种。经济价值: 不明确。

洁小菇 *Mycena pura* (Pers.) P. Kumm.

生境: 夏秋季散生于针阔混交林或针叶林中地上。采集地: 耳布尔(平顶山) HMJAU 27126。(微波站高山) HMJAU 27265, 27055; 莫尔道嘎(龙岩山) HMJAU 27049; (太平人工林) HMJAU 27015; (森林公园) HMJAU 27876, 27618; 满归(孟贵) HMJAU 27828。(南山) HMJAU 28038, 28054。(伊克萨玛) HMJAU 28008, HMJAU 28414。(北岸林场) HMJAU 28991; 白音敖包 HMJAU 26240; 五大连池保护区 HMJAU 35951; 大亮子河森林公园 HMJAU 34382, 34464; 罕山林场 HMJAU 34439; 图里河 HMJAU 28980, 29122, 29113; 黄岗梁林场 HMJAU 34583; 凉水保护区 2015-30, 2015-31, 2015-38, 2015-57, 2015-62, 2015-172, 2015-225, 2015-250, 2015-324, 2015-621; 丰林保护区 2015-37, 2015-209, 2015-591, 2015-622; 胜山保护区 2015-130, 2015-132, 2015-134, 2015-331, 2015-332, 2015-333, 2015-334, 2015-367, 2015-381, 2015-396, 2015-434, 2015-450, 2015-460, 2015-482, 2015-483, 2015-587, 2015-588, 2015-589, 2015-590, 2015-592; 乌伊岭保护区 2015-279, 2015-660, 2015-663, 2015-664, 2015-675, 2015-871; 南瓮河保护区 2015-407, 2015-410, 2015-418, 2015-430 逊别拉河保护区 2015-623, 2015-624, 2015-625, 2015-626, 2015-627; 汗马保护区 2016-492。分布: 世界广布种。经济价值: 不明确。

玫瑰红小菇 *Mycena rosea* Gramberg

生境: 夏秋季群生于阔叶树腐木或枯枝落叶上。采集地: 凉水保护区 2015-170。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

红褐盖小菇 *Mycena sanguinolenta* (Alb. & Schwein.) P. Kumm.

生境: 春秋季生于阔叶林及针阔混交林枯枝落叶上。采集地: 得耳布尔(平顶山) HMJAU 27111; 乌伊岭保护区 2015-254, 2015-288, 2015-593。分布: 世界广布种。经济价值: 不明确。

浅白小菇 *Mycena subaquosa* A. H. Smith

生境: 夏秋季群生于混交林中地生。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28275。分布: 北美洲分布种。经济价值: 药用。

美味扇菇 *Panellus edulis* Y.C. Dai& Niemela

生境: 秋季生于榆树, 桦树等枯立木, 倒木腐木上。采集地: 大亮子河森林公园 HMJAU 34467。分布: 北温带分布种。经济价值: 食用。

鳞皮扇菇 *Panellus stipticus* (Bull.) P. Karst.

生境: 春至秋季群生于阔叶树树桩、树干及枯枝上。采集地: 得耳布尔(微波站高山) HMJAU 26992。(平顶山) HMJAU 27127。(上游岭) HMJAU 35960; 满归 HMJAU 28307。(孟贵) HMJAU 27815。(伊克萨玛) HMJAU 27779; 北靠山 HMJAU 35937; 凉水保护区 2015-19, 2015-72, 2015-198, 2015-312, 2015-363; 乌伊岭保护区 2015-298, 2015-657; 胜山保护区 2015-351, 2015-600; 南瓮河保护区 2015-778; 汗马保护区 2016-140。分布: 世界广布种。经济价值: 有毒, 药用。

**Panellus ringens* (Fr.) Romagn,

生境: 秋季散生或群生呈覆瓦状排列于针阔混交林中白桦树皮上。采集地: 汗马保护区 2016-518。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

盘状幕盖菇 *Tectella patellaris* (Fr.) Murill

生境: 夏秋季生于白桦落叶松混交林中桦树枯枝上。采集地: 得耳布尔微波站高山 HMJAU 27234, 28962; 满归南山 HMJAU 27838。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

黄干脐菇 *Xeromphalina campanella* (Batsch) Kthner & Maire

生境: 夏秋季群生于林中腐朽木桩上。采集地: 满归 HMJAU 27845, 28978。(孟贵) HMJAU 27817。(伊克萨玛) HMJAU 27701, 27706, 27793, 27699, 27542。(南山) HMJAU 28035, 28046, 28058, 28059, 28060。(北岸林场) HMJAU 28984; 莫尔道嘎(森林公园) HMJAU 27615; 得耳布尔(上游岭) HMJAU 28381, 35961; (微波站高山) HMJAU 29059; 凉水保护区 2015-16, 2015-17, 2015-21, 2015-48, 2015-50, 2015-234, 2016-67, 2016-407, 2016-414, 2016-428; 呼中保护区 2015-891, 2015-892, 2015-893; 漠河县松苑 2015-894; 汗马保护区 2016-65; 胜山保护区 2016-62, 2016-299; 乌伊岭保护区 2016-72; 额尔古纳保护区 2016-274; 辉河保护区 2016-501。分布: 欧洲分布种。经济价值: 食用。

黄褐干脐菇 *Xeromphalina caoticinalis* (Fr.) Kuhner & Maire

生境: 夏秋季单生, 散生或群生于针叶林枯枝落叶层或腐木上。采集地: 莫尔道嘎(白鹿岛) HMJAU 27043; 满归 HMJAU 28081, 28087; 额尔古纳保护区 2016-262; 汗马保护区 2016-308, 2016-2。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

堆联脚伞 *Connopus acervatus* (Fr.) K. W. Hughes

生境: 夏秋季簇生于针叶林或针阔混交林中地上或腐木上。采集地: 满归伊克萨玛 HMJAU 28389, HMJAU 28418; 北靠山 HMJAU 29023; 胜山保护区 2015-486; 呼中保护区 2015-872, 2015-873; 丰林保护区 2016-34, 2016-42, 2016-128; 汗马保护区 2016-50, 2016-63, 2016-497。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

点地梅裸脚伞 *Gymnopus androsaceus* (L.) Della Maggiora & Trassinelli

生境: 初夏至秋季生于林中枯枝落叶层上。采集地: 满归 HMJAU 28082。(伊克萨玛) HMJAU 27633, 27789, 26230。满归南山 HMJAU 27854; 汗马保护区 2016-132; 凉水保护区 2016-402。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

金黄裸脚伞 *Gymnopus aquosus* (Bull.) Antonin & Noordel.

生境: 夏季簇生于针阔混交林中地上。采集地: 黄岗梁林场 HMJAU 34566。分布: 世界广布种。经济价值: 不明确。

绒柄裸脚伞 *Gymnopus confluens* (Pers.) Antonin, Halling & Noordel.

生境: 夏秋季群生或丛生于林中枯枝落叶层上。采集地: 得耳布尔(平顶山) HMJAU 27109, 26951。(微波站高山) HMJAU 27012, 26979, 27053, 28341; 莫尔道嘎(龙岩山) HMJAU 27035; 满归 HMJAU 28110。(伊克萨玛) HMJAU 28415, 27736。(孟贵) HMJAU 27830, 27750, 27758。(南山) HMJAU 28025。(河西林场) 2015-74, 2015-87; 白音敖包保护区 HMJAU 28226, 27592; 罕山林场 HMJAU 34438; 黄岗梁林场 HMJAU 34580; 凉水保护区 2015-27, 2015-194, 2016-408; 胜山保护区 2015-9, 2015-446; 乌伊岭保护区 2015-658, 2015-291, 2015-296; 丰林保护区 2016-35, 2016-38, 2016-45, 2016-120, 2016-122, 2016-124; 汗马保护区 2016-51, 2016-134, 2016-490; 额尔古纳保护区 2016-271, 2016-276; 辉河保护区 2016-283, 2016-500, 2016-503。分布: 世界广布种。经济价值: 食用。

栎裸脚伞 *Gymnoporus dryophilus* (Bull) Murrill

生境: 夏秋季簇生于林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28254; 得耳布尔(平顶山) HMJAU 26945, 26987。(微波站高山) HMJAU 27655; 莫尔道嘎(龙岩山) HMJAU 27016, 27629, 27628。(太平人工林) HMJAU 27017, 27034; (森林公园) HMJAU 27714; 满归 HMJAU 28094, 28361。(孟贵) HMJAU 27756, 28450。(伊克萨玛) HMJAU 28007, 28410, 28411, 28420, 27792, 27806, 27810。(南山) HMJAU 28027, 28043, 28052, 28365, 28103, 28104, 28318, 28099。(北岸林场) HMJAU 28988, 2015-95, 2015-96。(凝翠公园) HMJAU 34530。(高山林场) 2015-103; 拉尔市森林公园 HMJAU 28021; 罕山林场 HMJAU 34452; 伊敏苏木保护区 HMJAU 28394, 28397; 图里河 HMJAU 29129; 凉水保护区 2015-26, 2015-148, 2015-161, 2015-164, 2016-404, 2016-417, 2016-439; 乌伊岭保护区 2015-297, 2015-668, 2015-677, 2016-83, 2016-84; 胜山保护区 2015-340, 2015-435, 2015-459, 2015-493, 2016-78; 双河保护区 2015-519; 丰林保护区 2016-28, 2016-36, 2016-39, 2016-40, 2016-332, 2016-336, 2016-339; 汗马保护区 2016-144; 额尔古纳保护区 2016-260, 2016-264, 2016-265; 辉河保护区 2016-282; 南瓮河保护区 2016-389, 2016-397; 翠峰林场 2016-471。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

红柄裸脚伞 *Gymnopus erythropus* (Pers.) Antonin, Halling & Noordel.

生境: 夏秋季生于林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 25668, 26248, 26252; 大亮子河森林公园 HMJAU 34404; 图里河 HMJAU 29121; 鄂温克旗辉河保护区, 2016-511, 2016-516。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

梭柄裸脚伞 *Gymnopus fusipes* (Bull.) Gray

生境: 夏秋季生于针阔混交林中地上。采集地: 胜山保护区 2015-520。分布: 欧洲分布种。

经济价值: 食用。

褐紫裸脚伞 *Gymnopus hariolorum* (Bull.) Antonin, Halling & Noordel.

生境: 夏秋季生于林中地上。采集地: 满归(河西林场) 2015-85; 逊别拉河保护区 2015-500; 凉水保护区 2015-639; 乌伊岭保护区 2015-678。分布: 欧洲、北美洲布种。经济价值: 不明确。

董紫裸脚伞 *Gymnopus iocephalus* (Berk. & M. A. Curtis) Halling

生境: 夏秋季生于针阔混交林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 25669。分布: 北美洲分布种。经济价值: 不明确。

褐黄裸脚伞 *Gymnopus ocior* (Pers.) Antonin & Noordel.

生境: 夏秋季生于针阔混交林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 26260; 丰林保护区 2016-33。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

靴状裸脚伞 *Gymnopus peronatus* (Bolton) Gray

生境: 夏秋季散生于林缘枯枝上。采集地: 满归 HMJAU 28078; (伊克萨玛) HMJAU 27700。(南山) HMJAU 27728; 得耳布尔(微波站高山) HMJAU 28335; 乌伊岭保护区 2015-682, 2015-287; 凉水保护区 2015-147。分布: 非洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

密褶裸脚伞 *Gymnopus polyphyllus* (Peck) Halling

生境: 夏秋季群生于针阔混交林中地上。采集地: 莫尔道嘎 HMJAU 27083; 乌伊岭保护区 2015-280; 胜山保护区 2015-342。分布: 北美洲分布种 081。经济价值: 不明确。

变白微皮伞 *Marasmiellus dealbatus* (Berk. & M.A. Curtis) Singer

生境: 夏季生于混交林中枯枝落叶上。采集地: 胜山保护区 2015-341。分布: 欧洲、北美洲。经济价值: 不明确。

黑柄微皮伞 *Marasmiellus nigripes* (Fr.) Singer

生境: 夏秋季群生于混交林中腐木或枯枝落叶上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 26919。分布: 北美洲分布种。经济价值: 不明确。

枝生微皮伞 *Marasmiellus ramealis* (Bull.) Singer

生境: 夏季生于林中枯枝落叶上。采集地: 凉水保护区 2015-311。分布: 北美洲分布种。经济价值: 不明确。

蒜味皮伞 *Mycetinis scorodonius* (Fr) A. W. Wilson & Desjardin

生境: 夏秋季散生或群生于针叶林中地上。采集地: 满归高山林场 2015-101; 凉水保护区 2015-109, 2015-211, 2015-214, 2015-415, 2015-673, 2015-681, 2015-886, 2016.7.16, 2016-425; 辉河保护区 2016-281, 2016-293。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

乳酪粉金钱菌 *Rhodollybia butyracea* (Bull,) Lennox

生境: 夏秋季单生或群生于针叶林和针阔混交林中地上。采集地: 得耳布尔(平顶山) HMJAU 26947, 27089, 26952, 25605。(微波站高山) HMJAU 27058, 27611, 28963; 满归(伊克萨玛) HMJAU 27863; (北岸林场) HMJAU 28442; (南山) HMJAU 29034; 凉水保护区 2015-63, 2015-115; 胜山保护区 2015-339, 2015-441, 2015-518, 2016-115; 逊别拉河保护区 2015-497; 汗马保护区 2016-21, 216-76, 2016-150; 双河保护区 2016-327; 翠峰林场 2016-477。分布: 世界广布种。经济价值: 食用。

斑粉金钱菌 *Rhodocollybia maculata* (Alb. & Schwein.) Singer

生境: 夏秋季群生或近丛生于针叶林中腐木或地上。采集地: 双河保护区 2016-435; 凉水保护区 2016-453, 2016-466; 南瓮河保护区 2016-453; 呼中保护区 2016-467, 2016-468。分布: 亚洲、欧洲、北美洲。经济价值: 食用。

法国蜜环菌 *Amillaria gallica* Marxm. & Romagn

生境: 夏秋季生于林中树木或腐木上采集地: 汗马保护区 HMJAU 27927, 29206。分布: 欧洲分布种。经济价值: 食药用。

蜜环菌 *Armillaria mellea* (Vahl) P. Kumm.

生境: 夏秋季单生或从生于林中树木或腐木上。采集地: 满归(南山) HMJAU 27858; 罕山林场 HMJAU 34459; 得耳布尔微波站高山 HMJAU 25607; 胜山保护区 2015-447, 2015-358; 逊别拉河保护区 2015-635; 2015-636; 丰林保护区 2016-119; 南瓮河保护区 2016-372, 2016-375, 2016-388; 翠峰林场 2016-482, 2016-484。分布: 世界广布种。经济价值: 食药用。

冬菇 *Flammulina velutipes* (Curti) Singer

生境: 早春和晚秋至初冬生于阔叶林腐木上。采集地: 北靠山 HMJAU 35936; 凉水保护区 2015-242; 双河保护区 2015-542。分布: 世界广布种。经济价值: 食药用。

白环黏奥德蘑 *Mucidula mucida* (Schrad.) Pat

生境: 夏秋季单生或群生于林中树桩或倒木腐木上。采集地: 凉水保护区 2016-70。分布: 欧洲分布种。经济价值: 食用。

勺状亚侧耳 *Hohenbuehelia petalooides* (Bull.) Schulzer

生境: 夏秋季群生至叠生或近丛生于针阔混交林中腐木上。采集地: 得耳布尔平顶山 HMJAU 27123。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食药用。

肾形亚侧耳 *Hohenbuehelia reniformis* (G Mey.) Singer

生境: 夏秋季生于林中阔叶树腐木上。采集地: 五大连池保护区 HMJAU 29153; 凉水保护区 2015-226; 辉河保护区 2016-142。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

鮀色侧耳 *Pleurotus djamor* (Rumph. ex Fr) Boedijn

生境: 夏季生于林中阔叶树枯木上。采集地: 得耳布尔微波站高山 HMJAU 26985。分布: 世界广布种。经济价值: 食用。

小白侧耳 *Pleurotus limpidus* (Fr.) Sacc.

生境: 夏秋季生于阔叶树倒木上。采集地: 满归 HMJAU 27079。分布: 世界广布种。经济价值: 食用。

糙皮侧耳 *Pleurotus ostreatus* (Jacq.) P. Kumm.

生境: 秋季生于椴树, 榆树, 榉树等树的倒木, 枯立木, 树桩或原木上。采集地: 莫尔道嘎森林公园 HMJAU 27668; 双河保护区 2015-785; 汗马保护区 2016-146。分布: 世界分布种。经济价值: 食药用。

肺形侧耳 *Pleurotus pulmonarius* (Fr) Quel

生境: 春至秋季生于林中阔叶树枯木上。采集地: 大亮子河 HMJAU 34383; 满归 HMJAU 28084。(孟贵) HMJAU 28974。(伊克萨玛) HMJAU 27538, 27539, 27811; 得耳布尔(微波站高山) HMJAU 27006。(平顶山) HMJAU 26997; 莫尔道嘎(白鹿岛) HMJAU 27777, 28373; 凉水保护区 2015-245, 2015-362, 2016-427, 2016-297; 胜山保护区 2015-394, 2015-647, 2015-698, 2016-69; 汗马保护区 2016-145, 2016-469; 额尔古纳保护区 2016-267, 2016-269; 双河保护区 2016-391。分布: 世界广布种。经济价值: 食用。

灰光柄菇 *Pluteus cervinus* (Schaeff,) P. Kumm.

生境: 夏秋季单生或群生于林中各种落叶树腐木上。采集地: 得耳布尔(平顶山) HMJAU 27108; 莫尔道嘎(白鹿岛) HMJAU 26236; 满归(伊克萨玛) HMJAU 27680, 27543, 25603。(南山) HMJAU 28036; 白音敖包保护区 HMJAU 28166, 28188, 28200; 乌伊岭保护区 2015-700; 丰林保护区 2015-733; 逊别拉河保护区 2015-773; 汗马保护区 2016-151; 双河保护区 2016-310, 2016-325; 南瓮河保护区 2016-321; 翠峰林场 2016-400。分布: 世界广布种。经济价值: 食用。

裂盖光柄菇 *Pluteus dietrichii* Bres.

生境: 夏秋季生于林中地上或倒木上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28163, 28189。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

鼠灰光柄菇 *Pluteus ephebeus* (Fr.) Gillet

生境: 夏秋季生于林中地上或倒木上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28116, 28121; 乌伊岭保护区 2015-283, 2015-655, 2015-669; 丰林保护区 2016-31; 凉水保护区 2016-61; 辉河保护区 2016-506, 2016-507。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

狮黄光柄菇 *Pluteus leoninus* (Schaeff.) P. Kumm.

生境: 夏秋季群生或从生于林中阔叶树倒腐木上。采集地: 丰林保护区 2015-350; 乌伊岭保护区 2015-426。分布: 世界分布种。经济价值: 食用。

矮光柄菇 *Pluteus nanus* (Pers.) P. Kumm.

生境: 夏秋季散生或群生于林中阔叶树腐木上。采集地: 乌伊岭保护区 2015-277。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

皱皮光柄菇 *Pluteus phlebophoroides* Henn.

生境: 夏秋季单生或群生于林中阔叶树腐木上。采集地: 满归(南山) HMJAU 27724。伊克萨玛森林公园 HMJAU 28416; 逊别拉河保护区 2015-440。分布: 亚洲、欧洲分布种。经济价值: 不明确。

波扎里光柄菇 *Pluteus pouzarianus* Singer

生境: 夏秋季单生或散生于针叶林中腐木上。采集地: 加格达奇翠峰林场 2016-375。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

博智光柄菇 *Pluteus primus* Bonnard

生境: 夏秋季生于林中腐木上。采集地: 汤原县北靠山 HMJAU 29026; 凉水保护区 2015-28; 逊别拉河保护区 2015-795。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

柳生光柄菇 *Pluteus salicinus* (Pers.) P. Kumm.

生境: 夏秋季群生于林中腐木上。采集地: 满归(南山) HMJAU 27734; 得耳布尔(上游岭) HMJAU 29132, 29134; 乌伊岭保护区 2016-73; 额尔古纳保护区 2016-294。分布: 世界广布种。经济价值: 食用。

汤姆森光柄菇 *Pluteus thomsoni* (Berk. & Broome) Dennis

生境: 秋季单生或散生于阔叶林中腐木上。采集地: 乌伊岭保护区 2015-427。分布: 世界广布种。经济价值: 不明确。

网顶光柄菇 *Pluteus umbrosus* (Pers.) P. Kumm.

生境: 夏秋季单生群生或丛生于林中阔叶树腐木上。采集地: 凉水保护区 2016-424。分布: 欧洲、北美分布种。经济价值: 不明确。

白小鬼伞 *Coprinellus disseminatus* (Pers.) JE. Lange

生境: 夏秋季生于林中腐木或活立木上。采集地: 凉水保护区 2015-123, 2015-309。分布: 非洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

晶粒小鬼伞 *Coprinellus micaceus* (Bull) Vilgalys, Hopple & Jacq. Johnson

生境: 春至秋季从生或群生于阔叶林中树根部地上。采集地: 海拉尔森林公园 HMJAU 27546; 凉水保护区 2015-241, 2015-755; 翠峰林场 2016-370。分布: 世界分布种。经济价值: 食用。

庭院小鬼伞 *Coprinellus xanthothrix* (Romagn.) Vilgalys

生境: 夏秋季生于林中树桩或腐木上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28260; 黄岗梁林场 HMJAU 34562。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

墨汁拟鬼伞 *Coprinopsis atramentaria* (Bull.) Redhead, Vilgalys & Moncalvo

生境: 春至秋季从生于林中, 田野等有腐木的地方。采集地: 得耳布尔微波站高山 HMJAU 28330; 满归 HMJAU 34540。分布: 世界广布种。经济价值: 食用。

白拟鬼伞 *Coprinopsis nivea* (Pers.) Redhead, Vilgalys & Moncalvo

生境: 夏秋季生于林中或草甸中的粪便上。采集地: 陈巴尔虎旗草原 HMJAU 28422。分布: 世界广布种。经济价值: 不明确。

小射纹拟鬼伞 *Coprinopsis patouillardii* (Quel.) Redhead

生境: 夏秋季生于林中腐木上。采集地: 辉河保护区 2016-284。分布: 世界广布种。经济价值: 不明确。

毡毛垂齿菌 *Lacrymaria lacrymabunda* (Bull.) Pat.

生境: 夏季生于林中地上。采集地: 满归河西林场 2015-86。分布: 世界广布种。经济价值: 不明确。

库尼尔近地伞 *Parasola kuehneri* (Ulle & Bas) Redhead

生境: 夏秋季生于林中枯枝落叶层上。采集地: 双河保护区 2015-723。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

褶纹近地伞 *Parasola plicatilis* (Curtis) Redhead

生境: 夏秋季群生或单生于林中地上。采集地: 乌伊岭保护区 2015-521; 辉河保护区 2016-259。分布: 世界分布种。经济价值: 不明确。

束状小脆柄菇 *Psathyrella boreifasciculata* Kytov & Liimat.

生境: 夏秋季生于混交林中地上。采集地: 南瓮河保护区 HMJAU 27556; 双河保护区 HMJAU 35981。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

黄盖小脆柄菇 *Psathyrella candolleana* (Fr.) Maire

生境: 夏秋季散生于林中地上。采集地: 海拉尔市森林公园 HMJAU 28435; 凉水保护区 2016-59, 2016-409, 2016-447; 胜山保护区 2016-60。分布: 世界分布种。经济价值: 食用。

从生小脆柄菇 *Psathyrella multissima* (S. Imai) Hongo

生境: 夏秋季丛生于阔叶林中地上。采集地: 大亮子河森林公园 HMJAU 34504; 凉水保护区 2015-754, 2015-756。分布: 北温带分布种。经济价值: 不明确。

钝盖小脆柄菇 *Psathyrella obtusata* (Pers.) A. H. Sm.

生境: 夏季散生于阔叶林中地上。采集地: 满归 HMJAU 28304; 汤原县北靠山 HMJAU 34397; 胜山保护区 2015-354, 2015-386, 2015-436。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

小脆柄菇 *Psathyrella penata* (Fr.) A. Pearson & Dennis

生境: 夏秋季散生于林中地上。采集地: 陈巴尔虎旗草原 HMJAU 28428。分布: 亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

灰褐小脆柄菇 *Psathyrella spadiceogrisea* (Schaeff) Maire

生境: 夏秋季散生于阔叶林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28267。分布: 世界广布种。经济价值: 不明确。

裂褶菌 *Schizophyllum commune* Fr.

生境: 散生至群生, 或叠生于腐木上。采集地: 得耳布尔(平顶山) HMJAU 26956; 满归 HMJAU 28312, 28096; 汤原北靠山 HMJAU 35938。分布: 世界广布种。经济价值: 食药用。

沼生田头菇 *Agrocybe paludosa* (JE. Lange) Kuhner & Romagn. ex Bon

生境: 春至秋季生于树林边缘潮湿处。采集地: 满归 HMJAU 28299, 28300, 28301, 28302。分布: 亚洲、欧洲分布种。经济价值: 食用。

田头菇 Agrocybe praecox (Pers.) Fayod

生境: 春季散生或群生于稀疏的林中地上或田野, 路边的草地上。采集地: 满归(南山) HMJAU 28314, 34537。分布: 亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

半球盖田头菇 Agrocybe semiorbicularis (Bull) Fayod

生境: 单生或群生在粪肥地上。采集地: 罕山林场 HMJAU 34422, 34425; 满归(河西林场) 2015-90; 南瓮河保护区 2016-11; 辉河保护区 2016-17, 2016-288。分布: 世界分布种。经济价值: 不明确。

亮田头菇 Agrocybe splendida Clemenccon

生境: 夏秋季散生于林中地上。采集地: 汤原县北靠山 HMJAU 35935。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

Alnicola cholea Kuhner

生境: 夏秋季生于林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28261。分布: 澳大利亚、欧洲分布种。经济价值: 不明确。

Deconica phyllogena (Sacc.) Noordel,

生境: 夏秋季生于林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 26280。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

阿氏盔孢菌 Galerina atkinsoniana A H Sm.

生境: 夏秋季生于林中腐木上。采集地: 内蒙古根河市满归镇 HMJAU 35978。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

秋生盔孢伞 Galerina autumnalis (Peck) A.H. Sm. & Singer

生境: 晚秋生于林中腐木上。采集地: 汤原县北靠山 HMIAU 29025; 汤原森林公园 HMJAU 34376; 五大连池市卧虎山 HMJAU 29156。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 有毒。

卡梅里诺盔孢菌 Galerina camicina (Fr.) Kihner

生境: 夏秋季生于林中腐木上。采集地: 满归北岸林场 HMJAU 28298。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

异囊盔孢菌 Galerina heterocystis (GF. Atk.) A H. Sm. & Singer

生境: 夏秋季单生或散生于针阔混交林中腐木上、苔藓层上或地上。采集地: 满归孟贵 HMJAU 27746; 满归南山 HMJAU 28056。分布: 世界分布种。经济价值: 不明确。

Galerina hybrida Kuhner

生境: 夏秋季生于林中苔藓层上。采集地: 满归孟贵 HMJAU 29057。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

Galerina paludosa (Fr.) Kuhner

生境: 夏秋季生于林中腐木上。采集地: 图里河库都汉林场 HMJAU 29125。分布: 亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

Galerina pseudomycenopsis Pilat

生境: 夏秋季生于林中腐木上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28250。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

小盔孢菌 *Galerina pumila* (Pers.) M. Lange

生境: 夏秋季生于林中腐木上。采集地: 满归孟贵 HMJAU 35977。分布: 欧洲, 北美洲分布种。经济价值: 不明确。

苔藓盔孢菌 *Galerina sphagnorum* (Pers.) Kuhner

生境: 夏秋季单生或散生于苔藓层上。采集地: 满归 HMJAU 27846; (南山) HMJAU 27852, 27853, 27856。 (伊克萨玛) HMJAU 28392; (孟贵) HMJAU 27761。分布: 欧洲分布种。经济价值: 有毒。

纹柄盔孢菌 *Galerina stylifera* (G.F. Atk.) A.H. Sm. & Singer

生境: 夏秋季生于林中腐木上。采集地: 汤原县北靠山 HMJAU 35979。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

长沟盔孢菌 *Galerina sulciceps* (Berk.) Boedijn

生境: 夏秋季单生或散生于林中腐木上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28201。分布: 亚洲、欧洲分布种。经济价值: 有毒。

单色盔孢菌 *Galerina unicolor* (Vah) Singer

生境: 夏季单生于混交林中地上。采集地: 五大连池堰塞湖边 HMJAU 35950。分布: 亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

沟条盔孢菌 *Galerina vitiformis* (Fr) Singer

生境: 夏秋季散生于针阔混交林内苔藓层中或苔藓覆盖的腐木上。采集地: 得耳布尔微波站高山 HMJAU 26980, 27652, 27656; 满归(孟贵) HMJAU 28354。 (南山) 2015-73; 白音敖包保护区 HMJAU 25658, 25659, 25660, 25661, 25662, 25663, 25664, 25672; 五大连池堰塞湖边 HMJAU 35954。分布: 欧洲分布种。经济价值: 有毒。

绿褐裸伞 *Gymnopilus aeruginosus* (Peck) Singer

生境: 夏秋季单生或散生于林中枯树干上。采集地: 满归伊克萨玛森林公园 HMJAU 28015。分布: 日本、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 有毒。

美丽裸伞 *Gymnopilus bellulus* (Peck) Murrill

生境: 夏秋季群生或散生于阔叶林中腐木上。采集地: 凉水保护区 2015-67; 得耳布尔微波站高山 2015-106; 乌伊岭保护区 2016-82。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 有毒。

发光裸伞 *Gymnopilus fulgens* (J. Favre & Maire) Singer

生境: 秋季生于林中腐木上。采集地: 双河保护区 2016-300。分布: 欧洲分布种。价值: 有

毒。

橘黄裸伞 *Gymnopilus junonius* (Fr.) PD. Orton

生境: 夏秋季群生于林中针阔叶腐木上。采集地: 满归(孟贵) HMJAU 29060。分布: 世界广布种。经济价值: 有毒。

条缘裸伞 *Gymnopilus liquiritiae* (Pers.) P. Karst.

生境: 夏秋季生于针阔混交林和针叶林中腐木上。采集地: 莫尔道嘎国家森林公园 HMJAU 27033; 加格达奇翠峰林场 2016-478。分布: 世界广布种。经济价值: 有毒。

赭黄裸伞 *Gymnopilus penetrans* (Fr.) Murrill

生境: 夏秋季群生于林内针叶树腐木上。采集地: 凉水保护区 2015-262; 丰林保护区, 2015-637; 双河保护区 2016-421; 呼中保护区 2016-420。分布: 世界广布种。经济价值: 有毒。

枞裸伞 *Gymnopilus sapineus* (Fr.) Murrill

生境: 夏秋季生于针阔混交林和阔叶林中腐木上。采集地: 满归(南山) HMJAU 28057; 得耳布尔(微波站高山) HMJAU 28971; 双河保护区 2015-397; 丰林保护区 2016-30; 胜山保护区 2016-57, 2016-68, 2016-79, 2016-86, 2016-131; 乌伊岭保护区 2016-81; 南瓮河保护区 2016-386; 凉水保护区 2016-461。分布: 非洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 有毒。

高山滑锈伞 *Hebeloma alpinum* (J. Favre) Bruchet

生境: 夏秋季生于林中地上。采集地: 额尔古纳保护区 HMJAU 35985。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

具囊领滑锈伞 *Hebeloma collariatum* Bruchet

生境: 夏秋季生于林中地上采集地: 满归孟贵 HMJAU 28445; 白音敖包保护区 HMJAU 28182, 28251, 26277。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

大毒滑锈伞 *Hebeloma crustuliniforme* (Bull.) Quel.

生境: 夏秋季单生或群生于阔叶林和针叶林中地上。采集地: 满归孟贵 HMJAU 27747, 28294, 28328; 满归河西林场 2015-88。分布: 世界广布种。经济价值: 有毒。

白缘滑锈伞 *Hebeloma leucosarx* P.D. Orton

生境: 夏秋季单生或群生于阔叶林和针叶林中地上。采集地: 胜山保护区 HMJAU 35986, 35987; 额尔古纳保护区 HMJAU 35988, 35989, 35990。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

中褐色滑锈伞 *Hebeloma mesophaeum* (Pers.) Quel.

生境: 夏秋季生于林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28256。分布: 世界广布种。经济价值: 不明确。

细小滑锈伞 *Hebeloma pusillum* JE. Lange

生境: 夏秋季生于阔叶林中地上。采集地: 图里河库都汉林场 HMJAU 29123。分布: 欧洲分

布种。经济价值: 不明确。

大孢滑锈伞 *Hebeloma sacchariolens* Quel.

生境: 夏秋季生于林中地上。采集地: 满归南山 HMJAU 27766。分布: 非洲、欧洲分布种。

经济价值: 有毒。

芥味滑锈伞 *Hebeloma sinapizans* (Paulet) Gillet

生境: 夏秋季单生或群生于混交林中地上。采集地: 五大连池市卧虎山 HMJAU 29151。分布: 世界广布种。经济价值: 有毒。

土黄滑锈伞 *Hebeloma spoliatum* (Fr.) Gillet

生境: 夏秋季单生或散生于林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28281。分布: 北温带分布种。经济价值: 有毒。

酒红習滑锈伞 *Hebeloma vinosophylum* Hongo

生境: 夏秋季单生或散生于混交林中腐枝落叶层上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28276。分布: 北温带分布种。经济价值: 有毒。

烟色垂幕菇 *Hypholoma capnoides* (Fr.) P. Kumm.

生境: 夏秋季丛生至簇生于针叶林或针阔混交林中腐木上。采集地: 满归(孟贵) HMJAU 27763; 满归(南山) HMJAU 29291。分布: 亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 有毒。

簇生垂幕菇 *Hypholoma fasciculare* (Huds.) P. Kumm.

生境: 夏秋季簇生至丛生于针阔混交林中树桩, 腐木或腐烂的树枝上。采集地: 得耳布尔平顶山 HMJAU 26999; 满归(南山) HMJAU 27850。(伊克萨玛) HMJAU 27676; 大亮子河森林公园 HMJAU 34405; 凉水保护区 2015-252, 2015-258; 南瓮河保护区 2015-417, 2015-432, 2015-711, 2015-712, 2015-713; 呼中保护区 2015-841, 2015-849, 2015-850, 2015-851, 2015-876, 2015-877; 额尔古纳保护区 2016-352; 汗马保护区 2016-493。分布: 世界广布种。经济价值: 有毒。

砖红垂幕菇 *Hypholoma lateritium* (Schaeff.) P. Kumm

生境: 夏秋季从生至簇生于林中腐木上。采集地: 满归 HMJAU 28073。(孟贵) HMJAU 27818, 27755。(南山) HMJAU 27855。(伊克萨玛) HMJAU 26232, 27674, 27450; 丰林保护区 2015-638; 呼中保护区 2015-788, 2015-790, 2015-833; 额尔古纳保护区 2016-272, 2016-279, 2016-360, 2016-361。分布: 世界广布种。经济价值: 有毒

春生库恩菇 *Kuehneromyces lignicola* (Peck) Redhead

生境: 春季簇生于林中针叶树腐木上。采集地: 满归伊克萨玛森林公园 HMJAU 28402, 28407。分布: 亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

毛柄库恩菇 *Kuehneromyces mutabilis* (Schaeff) Singer & A.H. Sm.

生境: 夏秋季从生于阔叶树倒木或树桩上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 25584; 黄岗梁林场 HMJAU 34577; 得耳布尔平顶山 HMJAU 27095; 丰林保护区 2016-46。分布: 亚洲、欧

洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

多脂鳞伞 *Pholiota adiposa* (Batsch) P. Kumm.

生境: 春末至秋季群生或丛生于林中阔叶树倒木上。采集地: 大亮子河森林公园 HMJAU 34408, 34502; 汤原县北靠山 HMJAU 29024; 辉河保护区 2016-291; 额尔古纳保护区 2016-355, 2016-356; 翠峰林场 2016-366, 2016-473, 2016-514。分布: 北温带分布种。经济价值: 食用。

苹果鳞伞 *Pholiota alnicola* (Fr.) Singer

生境: 夏秋季群生或丛生于针阔混交林中腐木上。采集地: 汤原县北靠山 HMJAU 34503; 双河保护区 2015-401, 2015-405。分布: 亚洲、欧洲及北美洲。经济价值: 食用。

红顶鳞伞 *Pholiota astragalina* (Fr.) Singer

生境: 夏秋季群生于林中腐木上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28127。分布: 亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

金毛鳞伞 *Pholiota aurivella* (Batsch) P. Kumm.

生境: 夏秋季群生于林中腐木上。采集地: 满归(孟贵) HMJAU 27813。(伊克萨玛) HMJAU 27702, 27798, 27807; 莫尔道嘎(白鹿岛) HMJAU 28376, 27524。分布: 世界广布种。经济价值: 食用。

Pholiota decussata (Fr) M. M. Moser

生境: 夏秋季生于林中腐木上。采集地: 乌伊岭保护区 2015-661, 2015-650; 额尔古纳保护区 2016-274。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

白鳞伞 *Pholiota destruens* (Brond.) Gillet

生境: 夏秋季生于林中腐木上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28130。分布: 亚洲、欧洲及北美洲。经济价值: 不明确。

黄鳞伞 *Pholiota flammans* (Batsch) P. Kumm.

生境: 夏秋季从生于针叶树倒木, 枯立木, 原木上。采集地: 满归南山 HMJAU 28363; 白音敖包保护区 HMJAU 28117; 伊春市保护区 2015-318, 2015-365; 汗马保护区 2016-152; 丰林保护区 2016-138。分布: 亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

黏皮鳞伞 *Pholiota lubrica* (Pers.) Singer

生境: 秋季群生于针阔混交林中腐木上。采集地: 满归孟贵 HMJAU 27832; 大亮子河森林公园 HMJAU 34396; 汤原县北靠山 HMJAU 34495, 29029; 胜山保护区 2015-257, 2015-835。分布: 欧洲分布种。经济价值: 食用。

泡状鳞伞 *Pholiota spumosa* (Fr.) Singer

生境: 夏秋季丛生或群生于针叶林及针阔混交林中地上及倒腐木上。采集地: 得耳布尔平顶山 HMJAU 27086, 27069; 莫尔道嘎(白鹿岛) HMJAU 27031, 28375; 满归孟贵 HMJAU 27870, 28063。(伊克萨玛) HMJAU 27790; 白音敖包保护区 HMJAU 28229, 28279, 28280; 图里河

HMJAU 29130; 双河 2015-398, 2015-400, 2015-402, 2015-403, 2015-404, 2015-603, 2015-604, 2015-605, 2015-606; 南瓮河保护区 2015-428; 呼中保护区 2015-834; 汗马保护区 2016-7; 额尔古纳保护区 2016-270, 2016-275; 双河保护区 2016-301, 2016-313; 辉河保护区 2016-501, 2016-508。分布: 世界分布种。经济价值: 不明确。

翘鳞伞 *Pholiota squarrosa* (Vahl) P. Kumm.

生境: 夏秋季丛生于针叶树, 阔叶树的倒木或树桩基部。采集地: 满归孟贵 HMJAU 27475; 辉河保护区 2016-13, 2016-147。分布: 亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用, 有记载有毒。

伏鳞伞 *Pholiota tuberculosa* (Schaeff.) P. Kumm.

生境: 夏秋季生于林中腐木。采集地: 得耳布尔平顶山 HMIAU 27087, 27088; 呼中保护区 2015-865。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

半原球盖菇 *Protostropharia semiglobata* (Batsch) Redhead

生境: 夏秋季单生或群生于林中草地, 草原, 路旁等有马粪的地方。采集地: 莫尔道嘎龙岩山 HMJAU 27039; 白音敖包保护区 HMJAU 25691, 25665; 罕山林场 HMJAU 34416; 伊敏苏木保护区 HMJAU 28395。分布: 世界分布种。经济价值: 食用, 有记载有毒。

喜粪裸盖菇 *Psilocybe coprophila* (Bull.) P. Kumm.

生境: 夏秋季群生于粪堆上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28133。分布: 亚洲、欧洲北美洲分布种。经济价值: 有毒。

古巴裸盖菇 *Psilocybe cubensis* (Earle) Singer

生境: 夏季群生或单生于牛, 马等地面上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28209。分布: 北美洲分布种。经济价值: 有毒。

黄裸盖菇 *Psilocybe fasciata* Hongo

生境: 夏秋季单生或群生于林中。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 26255。分布: 北温带分布种。经济价值: 有毒。

亮白球盖菇 *Stropharia albonitens* (Fr.) Quel.

生境: 夏秋季单生或群生于林中地上。采集地: 汤原县北靠山 HMJAU 29031; 满归孟贵 HMJAU 28977。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

皱环球盖菇 *Stropharia rugosoannulata* Farl. ex Murill

生境: 夏秋季单生或群生于林中枯枝落叶层上。采集地: 汤原县北靠山 HMJAU 34497。分布: 亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

褐阿氏菇 *Arrhenia epichysium* (Pers.) Redhead, Lutzoni, Moncalvo & Vilgalys

生境: 夏秋季单生或群生于针叶林, 阔叶林或针阔混交林中腐木上。采集地: 凉水保护区 2015-55; 汗马保护区 2016-149。分布: 亚洲、欧洲及北美洲分布种。经济价值: 食用。

**Arrhenia onisca* (Fr.) Redhead, Lutzoni, Moncalvo & Vilgalys

生境: 夏秋季生于林中腐木上。采集地: 凉水保护区 2016-446。分布: 北非、亚洲、欧洲分布种。经济价值: 不明确。

赭杯伞 *Bonomycetes sinopicus* (Fr.) Vizzini

生境: 夏秋季单生或群生于阔叶林中地上。采集地: 海拉尔森林公园 HMJAU 28018, 28020; 罕山林场 HMJAU 34448, 34498。分布: 欧洲分布种。经济价值: 食用。

黄褐色孢菌 *Callistosporium luteo-olivaceum* (Berk. & M.A. Curtis) Singer

生境: 夏秋季生于针叶林中腐木上。采集地: 莫尔道嘎白鹿岛 HMJAU 27625; 满归伊克萨玛 HMJAU 27786。分布: 世界广布种。经济价值: 不明确。

脐形小鸡油菌 *Cantharellula umbonata* (JE. Gmel.) Singer

生境: 夏秋季单生或群生于云杉林下苔藓从中。采集地: 汗马保护区 2016-55, 2016-148。分布: 世界广布种。经济价值: 食用。

赭黄杯伞 *Clitocybe bresadolana* Singer

生境: 秋季单生或群生于草原或林间草地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 26912, 28167。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

小白杯伞 *Clitocybe candicans* (Pers.) P. Kumm.

生境: 秋季散生于针阔混交林中地上。采集地: 得耳布尔(微波站高山) HMJAU 27005。(平顶山) HMJAU 27060; 白音敖包 HMJAU 26897, 28153, 28221, 26903; 罕山林场 HMJAU 34435; 胜山保护区 2015-360, 2015-466, 2015-506, 2015-507, 2015-508, 2015-618; 汗马保护区 2016-48, 2016-481。分布: 欧洲分布种。经济价值: 食用。

碗杯伞 *Clitocybe catinus* (Fr.) Quel.

生境: 秋季群生或散生于针阔混交林中落叶层上。采集地: 丰林保护区 2015-299。分布: 欧洲分布种。经济价值: 食用。

凹陷杯伞 *Clitocybe concava* (Scop.) Gillet

生境: 秋季散生于针阔混交林中地上。采集地: 黄岗梁林场 HMJAU 34564。分布: 欧洲及北美洲。经济价值: 不明确。

肋纹杯伞 *Clitocybe costata* Kihner & Romagn.

生境: 夏秋季生于针阔混交林的枯枝落叶层上。采集地: 胜山保护区 2015-454; 逊别拉河保护区, 2015-613, 2015-614; 丰林保护区 2016-448。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

白霜杯伞 *Clitocybe dealbata* (Sowerby) P. Kumm.

生境: 夏秋季群生或丛生于林中地上。采集地: 得耳布尔平顶山 HMJAU 27044; 白音敖包 HMJAU 28223, 22672; 凉水保护区 2015-191, 2015-201, 2015-221; 胜山保护区 2015-509, 2015-510。分布: 欧洲分布种。经济价值: 有毒。

Clitocybe ditopa (Fr.) Gillet

生境: 秋季散生于针阔混交林中地上。采集地: 阿鲁科尔沁旗罕山林场 HMJAU 34420。分布:

欧洲分布种。经济价值: 不明确。

芳香杯伞 *Clitocybe fragrans* (With.) P. Kumm.

生境: 夏秋季散生于林中地上。采集地: 得耳布尔(微波站高山) HMJAU 27646; 满归 HMJAU 28074。(孟贵) HMJAU 27827, 27829。(伊克萨玛) HMJAU 27635。(北岸林场) HMJAU 28985; 莫尔道嘎(白鹿岛) HMJAU 26239; 陈巴尔虎旗 HMJAU 28426; 白音敖包 HMJAU 26278; 图里河 HMJAU 29114; 凉水保护区 2015-22, 2015-229, 2015-204; 胜山保护区 2015-444; 汗马保护区 2016-47。分布: 亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

Clitocybe fuligineipes Metrod

生境: 秋季散生于针阔混交林中地上。采集地: 凉水保护区 2015-190, 2015-195; 胜山保护区 2015-511, 2015-512, 2015-782。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

肉色杯伞 *Clitocybe geotropa* (Bull) Quel.

生境: 秋季散生于针阔混交林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28243, 25416。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

深凹杯伞 *Clitocybe gibba* (Pers.) P. Kumm.

生境: 夏秋季单生或群生于阔叶林或针叶林中地上。采集地: 得耳布尔微波站高山 HMJAU 27653, 28332; 白音敖包保护区 HMJAU 25585; 五大连池保护区 HMJAU 29152; 罕山林场 HMJAU 34430; 黄岗梁林场 HMJAU 34581, 34578; 凉水保护区 2015-68, 2015-160; 胜山保护区 2015-125, 2015-131, 2015-343, 2015-513, 2016-89; 丰林保护区 2015-839, 2016-41, 2016-340; 南瓮河保护区 2016-371; 翠峰林场 2016-379。分布: 欧洲分布种。经济价值: 食用。

污白杯伞 *Clitocybe houghtonii* (W. Phillips) Dennis

生境: 夏秋季散生或群生于阔叶林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 25688, 25695, 26230。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

杯伞 *Clitocybe infundibuliformis* (Schaeff.) Fr.

生境: 秋季单生或群生于林中地上或腐枝落叶层上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 26910, 25917, 26925, 28159, 28197, 25705, 26917。分布: 日本、欧洲、及北美洲分布种。经济价值: 食药用。

环纹杯伞 *Clitocybe metachroa* (Fr.) P. Kumm.

生境: 秋季群生或散生于针阔混交林林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 26231, 26261; 大亮子河森林公园 HMJAU 34377; 胜山保护区 2015-129。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

水粉杯伞 *Clitocybe nebularis* (Batsch) P. Kumm.

生境: 夏秋季簇生至散生于林中地上。采集地: 海拉尔市蘑菇市场 HMJAU 28433; 凉水保护区 2015-230。分布: 非洲、欧洲分布种。经济价值: 可以食用, 但有记载有毒。

黄绿杯伞 *Clitocybe odora* (Bull.) P. Kumm.

生境: 夏秋季群生或散生于林中地上。采集地: 丰林保护区 2016-27, 2016-127, 2016-234, 2016-343。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

Clitocybe phaeophthalma (Pers.) Kuyper

生境: 夏秋季群生或散生于林中地上。采集地: 凉水保护区 2015-260。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

白杯伞 *Clitocybe phyllophila* (Pers.) P. Kumm.

生境: 夏秋季群生于阔叶林中地上。采集地: 满归孟贵 HMJAU 27872, 27751; 莫尔道嘎(森林公园) HMJAU 27622; 满归(伊克萨玛) HMJAU 27467。(北岸林场) HMJAU 28993; 白音敖包保护区 HMJAU 28171, 25698; 伊敏苏木保护区 HMJAU 34524, 34544; 得耳布尔(上游岭) HMJAU 29002; 胜山保护区 2015-11, 2015-393, 2015-445, 2015-451, 2015-465, 2015-514, 2015-515, 2015-516, 2015-517, 2015-816, 2015-818, 2015-821; 乌伊岭保护区 2015-273, 2015-667; 逊别拉河保护区 2015-615, 2015-616, 2015-617; 汗马保护区 2016-54, 2016-125, 2016-154; 翠峰林场 2016-324。分布: 欧洲分布种 1391。经济价值: 有毒。

* *Clitocybe subditopoda* Peck

生境: 夏秋季群生或散生于林中地上。采集地: 凉水保护区 2016-431。分布: 北美洲分布种。经济价值: 不明确。

Clitocybe subspadicea (JE. Lange) Bon & Chevassut

生境: 夏秋季群生或散生于林中地上。采集地: 凉水保护区 2016-432。分布: 非洲、欧洲分布种。经济价值: 不明确。

寄生金钱菌 *Collybia cirrhata* (Schumach.) Quel.

生境: 夏秋季单生或群生于林中枯枝落叶上。采集地: 满归下线 22 km 处 HMJAU 28077; 汗马保护区 2016-52。分布: 亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

库克金钱菌 *Collybia cookei* (Bres.) J. D. Arnold

生境: 夏秋季单生或群生于林中枯枝落叶上。采集地: 汗马保护区 2016-141。分布: 亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

Collybia pyladophila Singer,

生境: 夏秋季生于林中地上。采集地: 五大连池堰塞湖边 HMJAU 35945。分布: 南美洲分布种。经济价值: 不明确。

菌核金钱菌 *Collybia tuberosa* (Bull.) P. Kumm.

生境: 夏秋季生于林中地上。采集地: 得耳布尔微波站高山 HMJAU 26994 莫尔道嘎(白鹿岛) HMJAU 26237。(森林公园) HMJAU 26227; 满归 HMJAU 27844。(高山林场) 2015-102; 呼伦保护区 2015-866; 汗马自然保护区 2016-64。分布: 亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

细柄杯伞 *Fayodia gracilipes* (Britzelm.) Bresinsky & Stangl

生境: 秋季生于林中地上。采集地: 五大连池堰塞湖边 HMJAU 35947。分布: 欧洲、北美洲
分布种。经济价值: 不明确。

**Lepista densifolia* (J. Favre) Singer & Clemenccon

生境: 夏秋季群生于针叶林或针阔混交林中地上。采集地: 凉水保护区 2015-119, 2015-146,
2015-182; 胜山保护区 2015-357, 2015-442, 2015-480; 丰林保护区 2015-369, 2015-732,
2016-44。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

灰紫香蘑 *Lepista glaucocana* (Bres.) Singer

生境: 夏秋季群生于针叶和阔叶林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28218。分布:
欧洲分布种。经济价值: 食用。

淡色香蘑 *Lepista irina* (Fr.) HE. Bigelow

生境: 夏秋季生于针叶林阔叶林针阔混交林中地上。采集地: 满归(孟贵) HMJAU 27759; 白
音敖包 HMJAU 28272, 28278; 罕山林场 HMJAU 34518; 大亮子河 HMJAU 34401; 北靠山
HMJAU 29032; 海拉尔公场 HMJAU 34539; 莫尔道嘎市场 HMJAU 27526; 乌伊岭 2015-154;
胜山保护区 2015-703, 2015-352, 2015-449, 2015-472, 2015-488, 2015-558, 2015-559, 2015-643,
2015-686, 2015-687, 2015-688, 2015-704, 2015-775, 2015-800, 2015-828。分布: 世界广布种。
经济价值: 食用。

紫丁香蘑 *Lepista nuda* (Bull.) Cooke

生境: 秋季群生, 近从生散生于针阔混交林中地上。采集地: 满归伊克萨玛 HMJAU 27803; 白
音敖包 HMJAU 26928, HMJAU 26234, 286236; 伊敏苏木 HMJAU 34538; 汤原县北靠山
HMJAU 34506。分布: 世界分布种。经济价值: 食用。

灰褐香蘑 *Lepista panaeolus* (Fr.) P. Karst.

生境: 夏秋季群生于针叶和阔叶林中地上。采集地: 莫尔道嘎白鹿岛 HMJAU 28366; 海拉尔
森林公园 HMJAU 28019; 阿鲁科尔沁旗罕山林场 HMJAU 34423。分布: 欧洲分布种。经济
价值: 食用。

粉紫香蘑 *Lepista personata* (Fr.) Cooke

生境: 夏秋季群生于草地上或树林边缘。采集地: 满归伊克萨玛 HMJAU 28016; 阿木古朗草
原 HMJAU 28024; 海拉尔市蘑菇市场 HMJAU 27545。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价
值: 食药用。

凹窝白香馨 *Lepista ricekii* Bon

生境: 夏秋季群生于林中地上。采集地: 满归南山 HMJAU 28029; 白音敖包保护区 HMJAU
28266; 大亮子河 HMJAU 34400; 乌伊岭保护区 2015-171, 2015-685, 2015-742。分布: 欧洲分
布种。经济价值: 食用。

花脸香蘑 *Lepista sordida* (Schumach.) Singer

生境: 初夏至冬季群生或近丛生于林中地上。采集地: 海拉尔市蘑菇市场 HMJAU 28023; 白音敖包国家级保护区 HMJAU 25581, 28144, 28205; 五大连池堰塞湖边 HMJAU 35942; 凉水保护区 2015-145, 2015-185; 乌伊岭保护区 2015-153, 2015-560。分布: 世界广布种。经济价值: 食用。

**Leucopaxillus laterarius* (Peck) Singer & A.H. Sm.

生境: 秋季单生或散生于林中地上。采集地: 凉水保护区 2015-765。分布: 欧洲、北美洲。
经济价值: 不明确。

短柄钻囊蘑 *Melanoleuca brevipes* (Bull.) Pat.

生境: 夏秋季单生或群生于林中草地上。采集地: 得耳布尔平顶山 HMJAU 27072。分布: 欧洲分布种。经济价值: 食用。

钻囊蘑 *Melanoleuca cognata* (Fr.) Konrad & Maubl.

生境: 夏秋季群生于林中地上或林缘草地上。采集地: 大亮子河森林公园 HMJAU 4472; 胜山保护区 2015-353, 2015-392, 2015-697; 乌伊岭保护区 2015-562; 凉水保护区 2015-648。分布: 欧洲分布种。经济价值: 食用。

钟形钻囊蘑 *Melanoleuca excissa* (Fr.) Singer

生境: 夏秋季单生或散生于林缘草地上。采集地: 满归南山 HMJAU 27725; 乌伊岭保护区 2015-285; 胜山保护区 2015-561; 丰林保护区 2015-794; 南瓮河保护区 2015-830。分布: 欧洲分布种。经济价值: 食用。

草生钻囊蘑 *Melanoleuca graminicola* (Velen.) Kthner & Maire

生境: 夏秋季单生或群生于混交林中草地上。采集地: 大亮子河 HMJAU 34410; 凉水自然保护区 2015-69。分布: 欧洲分布种。经济价值: 食用。

条柄钻囊蘑 *Melanoleuca grammopodia* (Bull.) Murill

生境: 夏秋季群生于林内空地或林缘草地上。采集地: 满归伊克萨玛国家森林公园 HMJAU 27735; 辉河保护区 2016-14。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

黑白钻囊蘑 *Melanoleuca melaleuca* (Pers.) Murill

生境: 春秋季单生或群生于林中地上。采集地: 满归(南山)HMJAU 27722。(孟贵) HMJAU 27757. (伊克萨玛) HMJAU 27456; 大亮子河 HMJAU 34388, 34379; 黄岗梁林场 HMJAU 34574; 凉水保护区 2015-35, 2015-59, 2015-110, 2015-183, 2015-837; 胜山保护区 2015-563; 乌伊岭保护区 2015-744; 呼中保护区 2016-8。分布: 北温带分布种。经济价值: 食用

直柄钻囊蘑 *Melanoleuca strictipes* (P. Karst.) Jul. Schaff.

生境: 夏秋季散生于混交林中地上或灌木丛草地上。采集地: 胜山保护区 2015-481; 翠峰林场 2016-5。分布: 欧洲分布种。经济价值: 食用。

赭褐钻囊蘑 *Melanoleuca stridula* (Fr.) Singer

生境: 夏秋季单生群生或从生于草地上。采集地: 呼中保护区 2016-320。分布: 欧洲分布种。

经济价值: 不明确。

杯状亚脐菇 *Omphalina pyxidata* (Bull) Quel

生境: 秋季生于林中地上。采集地: 额尔古纳保护区 2016-348, 2016-357。分布: 世界分布种。

经济价值: 不明确。

白黄香蘑 *Paralepista flaccida* (Sowerby) Vizzini

生境: 夏秋群生于林中地上。采集地: 得耳布尔平顶山 HMJAU 25613; 莫尔道嘎太平人工林 HMJAU 27040; 满归伊克萨玛 HMJAU 28419; 白音敖包保护区 HMJAU 28156, 26268; 胜山保护区 2015-8, 2015-389, 2015-555, 2015-556, 2015-557; 凉水保护区 2015-24, 2015-40, 2015-246; 乌伊岭保护区 2015-281, 2015-652, 2015-670, 2015-895, 2015-896, 2015-897。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

黄毛侧耳 *Phylloptopsis nidulans* (Pers.) Singer

生境: 夏秋季群生或近丛生于阔叶树倒木或针叶树倒腐木上。采集地: 乌伊岭保护区 2015-420; 胜山保护区 2015-468。分布: 世界分布种。经济价值: 不明确。

灰假杯伞 *Pseudoclitocybe cyathiformis* (Bull) Singer

生境: 夏季散生于阔叶林或针阔混交林中地上或腐木上。采集地: 莫尔道嘎龙岩山 HMJAU 27630; 满归 HMJAU 28327。(孟贵) HMJAU 27754。(伊克萨玛) HMJAU 27466, 28387。(南山) HMJAU 28050。(北岸林场) HMJAU 29011; 白音敖包 HMJAU 25707; 乌伊岭保护区 2015-227, 2015-267, 2015-659, 2015-672; 胜山保护区 2015-457, 2015-464; 漠河县松苑 2015-874, 2015-875。分布: 世界分布种。经济价值: 不明确。

梅氏毛缘菇 *Ripartites metrodi* Huijsman

生境: 夏秋季生于林中地上。采集地: 乌伊岭保护区 2015-156, 2015-193; 凉水保护区 2015-173。分布: 欧洲分布种 1391。经济价值: 不明确。

毛缘菇 *Ripartites tricholoma* (Alb. & Schwein,) P. Karst.

生境: 秋季单生或群生于阔叶林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28249。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

黑鳞口磨 *Tricholoma atrosquamosum* Sacc.

生境: 夏秋季散生或群生于阔叶或针叶林中地上。采集地: 满归伊克萨玛森林公园 HMJAU 26240; 满归孟贵 12km 处 HMJAU 27835。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

Tricholoma fracticum (Britzelm,) Kreisel

生境: 夏秋季生于阔叶林中地上。采集地: 凉水保护区 2015-264; 逊别拉河保护区 2015-640; 胜山保护区 2016-465。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

黄褐口蘑 *Tricholoma fulvum* (Bull.) Sacc.

生境: 秋季单生或群生于林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 27609。分布: 世界分布种。经济价值: 不明确。

鳞盖口蘑 *Tricholoma imbricatum* (Fr.) P. Kumm.

生境: 秋季群生于林中地上。采集地: 胜山保护区 2015-143。分布: 亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

草黄口蘑 *Tricholoma lascivum* (Fr.) Gillet

生境: 夏秋季生于阔叶林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 27353。分布: 亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

松口蘑 *Tricholoma matsutake* (S. Ito & S. Imai) Singer

生境: 秋季单生至群生于赤松, 黑松鸡樟子松等松林中地上。采集地: 满归伊克萨玛 HMJAU 28469。分布: 北温带分布种。经济价值: 食用。

鳞柄口蘑 *Tricholoma psammopus*(Kalchbr.) Quel.

生境: 夏秋季群生或从生于针叶林或阔叶林中地上。采集地: 满归孟贵 HMJAU 27820, 28452; 黄岗梁林场 HMJAU 34570; 胜山保护区 2015-387; 额尔古纳保护区 2016-277。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

皂味口蘑 *Tricholoma saponaceum* (Fr.) P. Kumm.

生境: 夏季生于阔叶林或针阔混交林中地上。采集地: 满归孟贵 HMJAU 28064, 28451, 28451; 图里河与伊图里河交界处卡站 HMJAU 29117。分布: 世界分布种。经济价值: 不明确。

黄绿口蘑 *Tricholoma sejunctum* (Sowerby) Quel.

生境: 秋季群生于针阔混交林中地上。采集地: 得耳布尔平顶山 HMJAU 27061。分布: 世界分布种。经济价值: 不明确。

棕灰口蘑 *Tricholoma terreum* (Schaeff,) P. K umm.

生境: 夏秋季群生或散生于针叶林或针阔混交林中地上。采集地: 黄岗梁林场 HMJAU 34559; 汤原县北靠山 HMJAU 35940; 五大连池保护区 HMJAU 35946; 罕山林场 HMJAU 34437; 图里河 HMJAU 29106; 凉水保护区 2015-319。分布: 世界分布种。经济价值: 食用。

凸顶口蘑 *Tricholoma virgatum* (Fr.) P. Kumm.

生境: 夏秋季散生或群生于林中地上。采集地: 汗马保护区 2016-20; 南瓮河保护区 2016-457。分布: 亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 有毒, 药用。

黄拟口蘑 *Tricholomopsis decora* (Fr.) Singer

生境: 夏秋季单生, 散生或群生于林中针叶树腐木上。采集地: 得耳布尔平顶山 HMJAU 27063。分布: 亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

* *Tricholomopsis flammula* Metrod ex Holec

生境: 夏季生于落叶松、樟子松、白桦混交林中腐木上。采集地: 额尔古纳保护区 2016-238。分布: 澳大利亚、亚洲、欧洲、北美洲 21-224。经济价值: 不明确。

**Tricholomopsis sulphureoides* (Peck) Singer

生境: 秋季生于落叶松、白桦混交林中腐木上。采集地: 汗马保护区 2016-464。分布: 欧洲、

北美洲分布种。经济价值: 不明确。

赭红拟口蘑 *Tricholomopsis rutilans* (Schaeff.) Singer

生境: 夏季生于林中腐木上。采集地: 得耳布尔平顶山 HMJAU 27665; 满归南山 HMJAU 27726; 汤原县北靠山 HMJAU 34409, 29019; 胜山保护区 2015-453; 逊别拉河保护区 2015-694; 南瓮河保护区 2016-394; 凉水保护区 2016-403。分布: 世界分布种。经济价值: 有毒。

散生假脐菇 *Tubaria conspersa* (Pers.) Fayod

生境: 夏秋季散生于针叶林中腐木上。采集地: 大亮子河国家森林公园 HMJAU 34381。分布: 亚洲、欧洲、非洲分布种。经济价值: 不明确。

条边杯伞 *Atractosporocybe inornata* (Sowerby) P. Alvarado

生境: 夏秋季生于林中地上。采集地: 呼中保护区 2016-422。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

小白杯伞 *Leucocybe candicans* (Pers.) Vizzini

生境: 夏秋季生于林中地上。采集地: 胜山保护区 2015-126, 2015-127; 双河保护区 2016-433; 翠峰林场 2016-472。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

蒙古白丽蘑 *Leucocalocybe mongolica* (S. Imai) X. D. Yu & YJ Yao

生境: 夏秋季生于草原上。采集地: 阿木古朗草原 HMJAU 27553, 27554。分布: 中国(内蒙古)、蒙古。经济价值: 食用。

黄褐疣孢斑褶菇 *Panaeolina foeniseccii* (Pers.) Maire

生境: 单生或群生于草丛中。采集地: 白音敖包保护区 HMIAU 25666, 25676, 26921, 26922, 26233。分布: 世界广布种。经济价值: 不明确。

粪生斑褶菇 *Panaeolus fimicola* (Pers.) Gillet

生境: 夏季生于马粪堆及其周围地上。采集地: 黄岗梁林场 HMJAU 34553; 白音敖包 HMJAU 26894, 26896, 28204, 28230; 得耳布尔微波站高山 HMJAU 28964。分布: 世界广布种。经济价值: 有毒。

大孢斑褶菇 *Panaeolus papilionaceus* (Bull.) Quel.

生境: 夏秋季生于粪上或粪堆上。采集地: 陈巴尔虎旗草原 HMJAU 28430; 白音敖包保护区 HMJAU 28257, 25389, 27551; 满归南山 HMJAU 28037; 辉河保护区 2016-10, 2016-24, 2016-287, 2016-290; 南瓮河保护区 2016-19; 凉水保护区 2016-443。分布: 世界广布种。经济价值: 有毒。

半卵圆斑褶菇 *Panaeolus semiovatus* (Sowerby) S. Lundell & Nannf.

生境: 夏秋季生于牛马粪堆上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 25667; 鄂温克旗辉河保护区 2016-280。分布: 世界广布种。经济价值: 有毒。

红褐斑褶菇 *Panaeolus subbalteatus* (Berk. & Broome) Sacc.

生境: 夏秋季生于肥沃土地上, 罕粪生。采集地: 阿木古朗草原 HMJAU 28434; 陈巴尔虎旗草原 HMJAU 28432; 白音敖包保护区 HMJAU 28151。分布: 世界分广种。经济价值: 有毒。
热带斑褶菇 *Panaeolus tropicalis* Ola'h

生境: 夏秋季散生或群生于粪堆草堆或腐殖质上。采集地: 海拉尔市森林公园 HMJAU 28436。分布: 亚洲、非洲、北美洲分布种。经济价值: 有毒。

假美两牛肝菌 *Baorangia pseudocalopus* (Hongo) G. Wu & Zhu L. Yang

生境: 夏秋季生于林中地上。采集地: 凉水保护区 2015-760。分布: 中国, 日本分布种。经济价值: 不明确。

迷孔牛肝菌 *Boletinellus meruloides* (Schwein.) Murill

生境: 夏秋季单生或散生于白桦林中地上。采集地: 得耳布尔平顶山 HMJAU 27347, 27348; 满归镇 HMJAU 27433。分布: 亚洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

锈色绒盖牛肝菌 *Boletus ferrugineus* Schaeff.

生境: 夏秋季单生或散生于云杉属松属栎属等多种树种林中地上。采集地: 得耳布尔微波站高山 HMJAU 27877。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

小牛肝菌 *Boletus paluster* Peck

生境: 夏秋季单生或群生落叶松林地上。采集地: 额尔古纳保护区 2016-15; 双河保护区 2016-302 辉河保护区 2016-499。分布: 北美洲分布种。经济价值: 食药用。

美网柄牛肝菌 *Boletus reticulatus* Schaeff

生境: 夏秋季单生或散生于白桦落叶松混交林中地上。采集地: 得耳布尔平顶山 HMJAU 27401, 27414。分布: 世界分布种。经济价值: 食用。

胡椒牛肝菌 *Chalciporus piperatus* (Bull.) Bataille

生境: 夏秋季单生或散生于针叶林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 27320; 凉水保护区 2015-197。分布: 亚洲、欧洲及北美洲 392-235 经济价值: 不明确。

橙黄疣柄牛肝菌 *Leccinum aurantiacum* (Bull.) Gray

生境: 夏秋季单生或散生于林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 27319。分布: 亚洲、欧洲及北美洲分布种。经济价值: 食用。

灰疣柄牛肝菌 *Leccinum griseum* (QueL) Singer

生境: 夏秋季单生或散生于白桦落叶松混交林中地上。采集地: 满归孟贵 HMJAU 27412; 满归河西林场 HMJAU 27884。分布: 日本、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

假褐疣柄牛肝菌 *Leccinum pseudoscabrum* (Kallenb.) Sutara

生境: 夏秋季单生或群生于落叶松林中地上。采集地: 得耳布尔平顶山 HMJAU 27408。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

褐疣柄牛肝菌 *Leccinum scabrum* (Bull.) Gray

生境: 夏秋季单生或群生于白桦落叶松混交林中地上。采集地: 满归(伊克萨玛) HMJAU

27410。(河西林场) HMJAU 27437。(孟贵) HMJAU 27883; 白音敖包保护区 HMJAU 27351; 黄岗梁林场 HMJAU 27312, 27313, 27314; 双河保护区 2015-714, 2015-719, 2015-727, 2015-832; 丰林保护区 2015-734; 胜山保护区 2015-817; 额尔古纳保护区 2016-354。分布: 世界广布种。经济价值: 食用。

变色疣柄牛肝菌 *Leccinum varicolor* Watling

生境: 夏秋季单生或群生于白桦落叶松混交林或云杉林中地上。采集地: 得耳布尔(平顶山) HMJAU 27413。(上游岭) HMJAU 27439; 满归孟贵 HMJAU 27886。分布: 日本、欧洲、北美分布种。经济价值: 食用。

异色疣柄牛肝菌 *Leccinum versipelle* (Fr. & Hok) Snell

生境: 夏秋季单生或群生于白桦落叶松混交林或西伯利亚红松林中地上。采集地: 得耳布尔平顶山 HMJAU 25610, 27345, 27393; 满归西伯利亚红松林 HMJAU 27392。分布: 亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

褐黄牛肝菌 *Suillus luridus* (Schaeff.) Murrill

生境: 夏秋季生于壳斗科树种的林中地上。采集地: 凉水保护区 2015-4。分布: 亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

血红铆钉菇 *Chroogomphus rutilus* (Schaeff.) O. K. Mill

生境: 夏秋季单生或群生于林中地上。采集地: 得耳布尔平顶山 HMJAU 27019; 莫尔道嘎白鹿岛 HMJAU 27048; 罕山林场 HMJAU 34490; 伊敏苏木保护区 HMJAU 34546; 胜山保护区 2015-378; 逊别拉河保护区 2015-642; 漠河县松苑 2015-878; 双河保护区 2016-304; 辉河保护区 2016-517。分布: 世界广布种。经济价值: 食用。

黏铆钉菇 *Gomphidius glutinosus* (Schaeff.) Fr.

生境: 夏秋季生于针叶林中地上。采集地: 逊别拉河保护区 2015-695。分布: 世界广布种。经济价值: 食用。

斑点铆钉菇 *Gomphidius maculatus* (Scop.) Fr.

生境: 夏秋季单生散生或群生于针叶林中地上。采集地: 满归孟贵 HMJAU 29015, 29016, 29017; 双河保护区 2015-543, 2016-329; 额尔古纳保护区 2016-273, 2016-347; 南瓮河保护区 2016-382, 2016-401; 翠峰林场 2016-487。分布: 亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

橙黄拟蜡伞 *Hygrophoropsis aurantiaca* (Wulfen) Maire

生境: 夏秋季生于林中地上。采集地: 莫尔道嘎白鹿岛 HMJAU 27085; 满归伊克萨玛森林公园 HMJAU 27638, 27684。(河西林场) HMJAU 28438。(孟贵) HMJAU 28446; 大亮子河森林公园 HMJAU 34469。分布: 世界广布种。经济价值: 不明确。

卷边网褶菌 *Paxillus involutus* (Batsch) Fr.

生境: 春末至秋季群生丛生或散生于杨树等阔叶树林中地上。采集地: 得耳布尔(微波站高

山)HMJAU 27010, 28338。(平顶山) HMJAU 27002, 27097, 27104; 满归孟贵 HMJAU 28444; 罕山林场 HMJAU 34429; 凉水保护区 2015-46; 胜山保护区 2015-141, 2015-338, 2015-602, 2015-696, 2015-827; 乌伊岭保护区 2016-88; 丰林保护区 2016-137; 翠峰林场 2016-396。分布: 世界广布种。经济价值: 食用, 有记载有毒。

美丽小牛肝菌 *Fuscoboletinus spectabilis* (Peck) Kuntze

生境: 夏秋季单生或群生于落叶松林地上或腐木上。采集地: 得耳布尔平顶山 HMJAU 27380; 莫尔道嘎 HMJAU 27377; 满归 HMJAU 27386, 27389。(孟贵) HMJAU 27400, 27891。(河西林场) HMJAU 27889。(北岸林场) HMJAU 27892; 库都汉林场 HMJAU 27890; 南瓮河保护区 2015-419, 2015-708; 双河保护区 2015-707。分布: 日本、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

美洲乳牛肝菌 *Suillus americanus* (Peck) Snell

生境: 夏秋季单生或散生于西伯利亚红松林地上。采集地: 分布: 满归西伯利亚红松林 HMJAU 27407; 双河保护区 2016-423, 2016-437。分布: 欧洲、北美洲、日本分布。经济价值: 食用。

亚洲乳牛肝菌 *Suillus asiaticus* (Singer) Kretzer & TD. Bruns

生境: 夏秋季单生或群生于落叶松林中地上或腐木上。采集地: 得耳布尔平顶山 HMJAU 27381, 27388; 莫尔道嘎森林公园 HMJAU 27376; 满归(南山) HMJAU 27378, 27893。(伊克萨玛) HMJAU 27379, 27382, 27394, 27397, 27402, 27405;(孟贵) HMJAU 27383, 27882; 图里河 HMJAU 27881; 库都汉林场 HMJAU 27438。分布: 欧洲、北美洲、日本分布种。经济价值: 不明确。

黏盖乳牛肝菌 *Suillus bovinus* (L.) Roussel

生境: 夏秋季单生或散生于松林地上。采集地: 得耳布尔平顶山 HMJAU 27122; 满归孟贵 HMJAU 27887。分布: 亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食药用。

空柄乳牛肝菌 *Suillus cavipes* (Opat) A. H. Sm. & Thiers

生境: 夏秋季单生或群生于落叶松林中地上或腐木上。采集地: 得耳布尔(平顶山) HMJAU 27305。(微波站高山) HMJAU 27880。(上游岭) HMJAU 27885; 莫尔道嘎(国家森林公园) HMJAU 27302, 27359。(龙岩山) HMJAU 27303, 27384, 27420, 29193; 满归 HMJAU 27361, 27385;(伊克萨玛) HMJAU 27366, 27367, 27368, 27371, 27425;(南山) HMJAU 27369, 27404, 27895;(孟贵) HMJAU 27370, 27879。(北岸林场) HMJAU 28996; 汤原县北靠山 HMJAU 29027; 双河保护区 2016-307; 汗马保护区 2016-494。分布: 欧洲、北美洲、日本分布种。经济价值: 食药用。

点柄乳牛肝菌 *Suillus granulatus* (L.) Roussel

生境: 夏秋季单生或散生于樟子松林地上。采集地: 海拉尔西山公园 HMJAU 27403; 伊敏苏木保护区 HMJAU 28396; 得耳布尔平顶山 HMJAU 25604; 逊别拉河保护区 2015-633,

2015-823。分布: 亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食药用。

厚环乳牛肝菌 *Suillus greillei* (Klotzsch) Singer

生境: 夏秋季单生或群生于落叶松林地上。采集地: 得耳布尔(平顶山) HMJAU 27363, 27416, 27421。(微波站高山) HMJAU 27436; 莫尔道嘎 HMJAU 27390, 27396, 27399; 满归 HMJAU 27360, 27365, 27427, 27428, 27429, 27430。(伊克萨玛) HMJAU 27358, 27362。(孟贵) HMJAU 27364, 27372。(南山) HMJAU 27373。(河西林场) HMJAU 27435。(北岸林场) HMJAU 27878; 黄岗梁林场, HMJAU 27315, 27316; 胜山保护区 2015-356, 2015-458; 双河保护区 2015-408, 2015-718, 2015-724, 2015-787, 2015-829; 南瓮河保护区 2015-776, 2015-777, 2016-374; 呼中保护区 2015-884; 汗马保护区 2016-6, 2016-49, 2016-480; 翠峰林场 2016-381, 2016-486; 辉河保护区 2016-498。分布: 世界广布种。经济价值: 食药用。

褐环乳牛肝菌 *Suillus luteus* (L.) Roussel

生境: 夏秋季节单生或群生于落叶松林地上。采集地: 莫尔道嘎森林公园 HMJAU 27424; 满归 HMJAU 27387; 罕山林场 HMJAU 34444; 逊别拉河保护区 2015-693; 汗马保护区 2016-123; 翠峰林场 2016-485。分布: 亚洲、欧洲、北美洲分布种。

经济价值: 食药用。

虎皮乳牛肝菌 *Suillus pictus* (Kuntze) A H. Sm. & Thiers .

生境: 夏秋季单生或散生于松林地上。采集地: 莫尔道嘎白鹿岛 HMJAU 27406。分布: 欧洲、北美洲、日本、远东地区分布种。经济价值: 食用。

亚褐环乳牛肝菌 *Suillus subluteus* (Peck) Snell

生境: 夏秋季单生或群生于偃松林地上。采集地: 莫尔道嘎 HMJAU 27417。分布: 欧洲、北美洲、日本分布种。经济价值: 食药用。

绒毛乳牛肝菌 *Suillus tomentosus*(K auffman) Singer

生境: 夏秋季单生或群生于偃松林中地上。采集地: 莫尔道嘎森林公园 HMJAU 27409。分布: 欧洲、北美洲、日本分布种。经济价值: 食用。

变色乳牛肝菊 *Suillus variegatus* (Sw) Richon & Roze

生境: 夏秋季单生或群生于樟子松林中地上。采集地: 莫尔道嘎森林公园 HMJAU 27304, 27391; 额尔古纳保护区 2016-268。分布: 亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

黏乳牛肝菌 *Suillus viscidus* (L.) Roussel

生境: 夏秋季单生或群生于落叶松林地上。采集地: 满归南山 HMJAU 27374; 得耳布尔微波站高山 HMJAU 27888; 罕山林场 HMJAU 34442, 34445; 黄岗梁林场 HMJAU 27318, 27317; 逊别拉河 2015-439, 2015-825, 2015-735, 2015-759; 双河保护区 2015-608, 2015-716, 2015-717; 胜山保护区 2015-715; 额尔古纳保护区 2016-365。分布: 亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食药用。

扇形小香菇 *Lentinellus flabeliformis* (Bolton) S. Ito

生境: 夏秋季群生于针阔混交林的枯腐树皮至树干上。采集地: 胜山保护区 2016-367。分布: 奥达利亚、亚洲、欧洲、北美洲分布种 1263-2651。经济价值: 不明确。

米切纳小香菇 *Lentinellus micheneri* (Berk. & M.A. Curtis) Pegler

生境: 夏秋季生于针阔混交林或阔叶林中腐木上。采集地: 得耳布尔平顶山 HMJAU 27115; 满归南山 HMJAU 28325。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

北方小香菇 *Lentinellus ursinus* (Fr.) Kihner

生境: 夏秋季生于槭树, 桦树等阔叶树腐木上。采集地: 得耳布尔平顶山 HMJAU 27106。分布: 世界分布种。经济价值: 不明确。

粗毛小香菇 *Leninellus vulpinus* (Sowerby) Kthner & Maire

生境: 夏秋季簇生于针阔混交林中榆树等阔叶树腐木上。采集地: 克什克腾旗黄岗梁林场 HMJAU 34568。分布: 欧洲、北美洲分布。经济价值: 不明确。

变红乳菇 *Lactarius acris* (Bolton) Gray

生境: 采集地: 满归伊克萨玛森林公园 HMJAU 27468。分布: 亚洲、欧洲分布种。经济价值: 不明确。

桔色乳菇 *Lactarius aurantiacus* (Pers.) Gray

生境: 采集地: 得耳布微波站高山 HMJAU 27052; 满归伊克萨玛 HMJAU 27801。分布: 北非、亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

松乳菇 *Lactarius deliciosus* (L.) Gray

生境: 夏秋季生于针叶林中地上。采集地: 满归孟贵 12 km 处 HMJAU 27819; 白音敖包保护区 HMJAU 28149。分布: 北非、亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用

黑褐乳菇 *Lactarius lignyotus* Fr.

生境: 夏秋季散生于林中地上。采集地: 得耳布尔平顶山 HMJAU 27116; 满归南山 HMJAU 28319; 图里河 HMJAU 29107; 大亮子河森林公园 HMJAU 34465。分布: 亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

矮小乳菇 *Lactarius nanus* J. Favre

生境: 夏秋季散生于林中地上。采集地: 得耳布尔微波站高山 HMJAU 28342, 28351。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

Lactarius nigroviolescens G. F. Atk.

生境: 夏秋季生于林中地上。采集地: 得耳布尔上游岭 HMJAU 29003, 29008; 满归北岸林场 HMJAU 28995; 胜山保护区 2015-133。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

苍白乳菇 *Lactarius pallidus* Pers.

生境: 夏秋季群生于针阔混交林中地上。采集地: 五大连池堰塞湖边 HMJAU 35952。分布: 欧洲分布种。经济价值: 食用。

白乳菇 *Lactarius piperatus* (L.) Pers.

生境: 夏秋季散生或群生于针叶林或针阔混交林中地上。采集地: 克什克腾黄岗梁林场 HMJAU 34567。分布: 北非、亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

波宁乳菇 *Lactarius porninsis* Rolland

生境: 夏秋季群生于林中地上。采集地: 满归河西林场 2015-78, 2015-79。分布: 亚洲、欧洲分布种。经济价值: 不明确。

翼孢乳菇 *Lactarius pterosporus* Romagn.

生境: 夏秋季生于林中地上。采集地: 得耳布尔微波站高山 HMJAU 28343。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

绒边乳菇 *Lactarius pubescens* Fr.

生境: 夏秋季单生或群生于杨树等阔叶树林中地上。采集地: 莫尔道嘎白鹿岛 HMJAU 27024, 27028; 满归孟贵 HMJAU 27836; 胜山保护区 2015-469。分布: 北非、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 有毒。

静生乳菇 *Lactarius quietus* (Fc) Fr.

生境: 夏秋季单生或散生于针阔混交林中地上。采集地: 莫尔道嘎森林公园 HMJAU 27875; 满归 HMJAU 27470。(南山) HMJAU 28042; 大亮子河森林公园 HMJAU 34394, 34399, 34403, 34471; 得耳布尔上游岭 HMJAU 28998, 35963。分布: 北非、亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

红乳菇 *Lactarius rufus* (Scop.) Fr.

生境: 夏秋季散生或群生于白桦林中地上。采集地: 得耳布尔平顶山 HMJAU 27065。(微波站高山) HMJAU 27648, 27654, 27661; 莫尔道嘎国家森林公园 HMJAU 27669; 汗马保护区 2016-23。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 有毒。

***Lactarius sphagneti* (Fr.) Neuhoff**

生境: 夏秋季生于林中地上。采集地: 得耳布尔(微波站高山)HMJAU 27649, 28337, 2015-105。(上游岭) HMJAU 29000; 满归(南山) HMJAU 27529。(北岸林场) 2015-100。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

尖顶乳菇 *Lactarius subdulcis* (Pers.) Gray

生境: 夏秋季生于林中地上。采集地: 满归 HMJAU 27076。分布: 北非、亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

易烂乳菇 *Lactarius tabidus* Fr.

生境: 夏秋季生于林中地上。采集地: 满归北岸林场 2015-92。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

毛头乳菇 *Lactarius torminosus* (Schaff) Gray

生境: 夏秋季散生或群生于针阔混交林中地上。采集地: 满归(孟贵) HMJAU 27871, (北岸林场) HMJAU 28443, 29012; 胜山保护区 2015-330, 2015-377, 2015-388, 2015-390, 2015-395,

2015-470, 2015-328。 分布: 北非、亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 有毒。

常见乳菇 *Lactarius trivialis* (Fr.) Fr.

生境: 夏秋季生于林中地上。采集地: 满归 HMJAU 28326。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

潮湿乳菇 *Lactarius uvidus* (Fr.) Fr.

生境: 夏秋季单生或群生于针阔混交林中地上。采集地: 得耳布尔平顶山 HMJAU 27663; 莫尔道嘎(龙岩山) HMJAU 27030。(白鹿岛) HMJAU 28372, 27525。(森林公园) HMJAU 27624; 满归 HMJAU 27078。(孟贵) HMJAU 27834, 27868, 27873, 27762, 28356。(伊克萨玛) HMJAU 27469。(南山) HMJAU 28044, 28048, 28053, 28039。(河西林场) HMJAU 28439。分布: 北非、亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

凋落状乳菇 *Lactarius vietus* (Fr.) Fr.

生境: 夏秋季单生或散生于针叶林中地上。采集地: 满归河西林场 2015-89。分布: 北非、亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

多汁乳菇 *Lactarius volvulus* (Fr.) Fr.

生境: 夏秋季单生散生群生于针阔混交林中地上。采集地: 得耳布尔平顶山 HMJAU 27096。(上游岭) HMJAU 29009。(微波站高山) 2015-104; 满归南山 HMJAU 27733; 白音敖包保护区 HMJAU 28121; 凉水保护区 2015-121, 2015-186, 2015-29。分布: 北非、亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食药用

拟轮纹乳菇 *Lactarius zonarioides* Kihner & Romagn.

生境: 采集地: 满归伊克萨玛国家森林公园 HMJAU 27080; 克什克腾黄岗梁林场 HMJAU 34571。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

铜绿红菇 *Russula aeruginea* Lindbl. ex Fr.

生境: 夏秋季单生或散生于阔叶林或针阔混交林中地上。采集地: 得耳布尔平顶山 HMJAU 27064; 满归南山, HMJAU 27732; 白音敖包保护区 HMJAU 26263; 黄岗梁林场 HMJAU 34550。分布: 亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

怡红菇 *Russula amoena* Quel.

生境: 夏秋季群生或散生于针叶林或针阔混交林中地上。采集地: 满归大门两侧 HMJAU 28303。分布: 北非、亚洲、欧洲分布种。经济价值: 不明确。

平滑红菇 *Russula aquosa* Leclair

生境: 夏秋季生于林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 27593, 27594, 28233。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

黑紫红菇 *Russula atropurpurea* (Krombh.) Britzelm.

生境: 夏秋季单生或群生于林中地上。采集地: 得耳布尔微波站高山 HMJAU 27744; 莫尔道嘎白鹿岛 HMJAU 28369; 白音敖包保护区 HMJAU 25582, 28141, 25704, 26229, 26269, 26902;

黄岗梁林场 HMJAU 34548。分布: 北非、亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

黄斑红菇 *Russula aurea* Pers.

生境: 夏秋季单生或群生于针阔混交林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28132; 胜山保护区 2015-140。分布: 北非、亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

葡紫红菇 *Russula azurea* Bres.

生境: 夏秋季生于针叶林中或针阔混交林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28146, 26262。分布: 北非、亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

褐紫红菇 *Russula brunneoviolacea* Crawshay

生境: 夏秋季散生于阔叶林中地上。采集地: 满归南山 HMJAU 28317。分布: 亚洲、欧洲分布种。经济价值: 食用。

亮黄红菇 *Russula claroflava* Grove

生境: 夏秋季生于阔叶林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 26918。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

花盖红菇 *Russula cyanoxantha* (Schaeff.) Fr.

生境: 夏秋季散生或群生于阔叶林中地上。采集地: 满归伊克萨玛 HMJAU 28385; 黄岗梁林场 HMJAU 34575; 得耳布尔微波站高山 HMJAU 28345; 大亮子河 HMJAU 34378, 34393; 莫尔道嘎白鹿岛 HMJAU 27520; 白音敖包保护区 HMJAU 25580。分布: 澳大利亚、北非、亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

拟土黄红菇 *Russula decipiens* (Singer) Bon

生境: 夏秋季单生或散生于林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 25703。分布: 北非、亚洲、欧洲分布种。经济价值: 不明确。

褪色红菇 *Russula decolorans* (Fr.) Fr.

生境: 夏秋季单生或散生于针叶林中地上。采集地: 满归南山 HMJAU 28030。分布: 亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

美味红菇 *Russula delica* Fr.

生境: 夏秋季单生散生或群生于针叶林或针阔混交林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 26929, 28161, 26237, 26246; 黄岗梁林场 HMJAU 34549。分布: 澳大利亚、非洲、亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

毒红菇 *Russula emetica* (Schaeff.) Pers.

生境: 夏秋季散生于林中地上。采集地: 得耳布尔(微波站高山) HMJAU 26982。(平顶山) HMJAU 26965(上游岭) HMJAU 29133; 满归伊克萨玛 HMJAU 27697, 27787。分布: 北非、亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 有毒。

山毛榉红菇 *Russula faginea* Romagn. ex Romagn.

生境: 夏秋季单生或散生于壳斗科林地上。采集地: 阿鲁科尔沁旗罕山林场 HMJAU 34427。

分布: 欧洲分布种。经济价值: 食用。

臭红菇 *Russula foetens* Pers.

生境: 夏秋季群生或散生于针叶林或针阔混交林中地上。采集地: 得耳布尔平顶山 HMJAU 26953; 白音敖包保护区 HMJAU 25675。分布: 澳大利亚、非洲、亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 有毒。

异褶红菇 *Russula heterophylla* (Fr.) Fr.

生境: 夏秋季生于阔叶林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28236, 28155。分布: 北非、亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

Russula insignis Quel.

生境: 夏秋季生于林中地上。采集地: 满归大门两侧 HMJAU 28310。分布: 北非、欧洲分布种。经济价值: 不明确。

全缘红菇 *Russula integra* (L.) Fr.

生境: 夏秋季单生或散生于林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 26228。分布: 北非、亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食药用。

Russula intermedia P. Karst.

生境: 夏秋季生于林中地上。采集地: 克什克腾黄岗梁林场 HMJAU 34569。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

绒紫红菇 *Russula mariae* Peck

生境: 夏秋季单生或散生于阔叶林中地上。采集地: 满归孟贵 HMJAU 27831。分布: 北美洲分布种。经济价值: 食用。

较小红菇 *Russula minutula* Velen.

生境: 夏秋季单生或散生于阔叶林或针阔混交林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28150, 28191。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明确。

赭盖红菇 *Russula mustelina* Fr.

生境: 夏秋季散生至群生于林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28240, 28174。分布: 亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

稀褶黑菇 *Russula nigricans* Fr.

生境: 夏秋季群生或散生于阔叶林或针阔混交林中地上。采集地: 莫尔道嘎白鹿岛 HMJAU 27522。分布: 北非、亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食药用。

蜜黄红菇 *Russula ochroleuca* Fr.

生境: 夏秋季单生或散生于针阔叶混交林中地上。采集地: 满归伊克萨玛森林公园 HMJAU 27637, 27703。分布: 北非、亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

沼泽红菇 *Russula paludosa* Britzelm.

生境: 夏秋季散生于针叶林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28199。分布: 欧洲、

北美洲分布种。经济价值: 不明确。

青灰红菇 *Russula parazurea* Jul. Schaff.

生境: 夏秋季散生于阔叶林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 28186。分布: 北非、亚洲、欧洲分布种。经济价值: 食用。

拟变色红菇 *Russula pseudointegra* Arnould & Goris

生境: 夏秋季单生或散生于阔叶林中地上。采集地: 莫尔道嘎白鹿岛 HMJAU 28370; 满归(孟贵)HMJAU 27826, 28071 (南山) HMJAU 28032; 罕山林场 HMJAU 34426。分布: 北非、亚洲、欧洲分布种。经济价值: 食用。

Russula puellula Ebbesen, F. H. Moller & Jul. Schaff.

生境: 夏秋季生于林中地上。采集地: 满归伊克萨玛森林公园 HMJAU 28386, 28390。分布: 北非、亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

凯莱红菇 *Russula queleti* Fr.

生境: 秋季生于沙地云杉林中地上。采集地: 白音敖包保护区 HMJAU 26915。分布: 北非、亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

变黑红菇 *Russula rubescens* Beardslee

生境: 夏秋季散生或群生于阔叶林或针阔混交林中地上。采集地: 得耳布尔(微波站高山) HMJAU 25622, 26978, 27007。(平顶山) HMJAU 25606, 25616; 满归(伊克萨玛) HMJAU 27082。(南山) HMJAU 27771。分布: 亚洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

血红菇 *Russula sanguinea* Fr.

生境: 夏秋季散生或群生于针叶林中地上。采集地: 满归 HMJAU 27776。(南山) HMJAU 27768, 27769。(孟贵) HMJAU 28070。(河西林场) HMJAU 28358; 白音敖包保护区 HMJAU 26915; 图里河 HMJAU 29112。分布: 北非、亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。

金乌红菇 *Russula solaris* Ferd. & Winge

生境: 采集地: 阿鲁科尔沁旗罕山林场 HMJAU 34432。分布: 欧洲分布种。经济价值: 不明確。

泥炭藓红菇 *Russula sphagnophila* Kaffman

生境: 夏秋季生于林中低洼处泥炭藓上。采集地: 得耳布尔微波站高 HMJAU 29137。分布: 欧洲、北美洲分布种。经济价值: 不明确。

菱红菇 *Russula vesca* Fr.

生境: 夏秋季单生或散生于阔叶林中地上。采集地: 满归南山 HMJAU 27723; 克什克腾黄岗梁林场 HMJAU 34561。分布: 北非、亚洲、欧洲、北美洲分布种。经济价值: 食用。



•研究报告•

东北4种林木干基腐朽病原真菌潜在分布范围预测及其生态位分析

袁海生^{1*} 魏玉莲¹ 周丽伟¹ 秦问敏¹ 崔宝凯² 何双辉²

1(中国科学院森林生态与管理重点实验室, 中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110164)

2(北京林业大学微生物研究所, 北京 100083)

摘要: 东北地区木生真菌物种资源丰富, 包括了数十种林木干基腐朽病原真菌。过去对该类真菌曾进行多次调查, 获取了大量物种分布数据, 但对于非重点调查区域是否存在某种真菌物种却不明。本文选取东北地区具有代表性的4种林木干基腐朽病原真菌, 即红缘拟层孔菌(*Fomitopsis pinicola*)、落叶松锈迷孔菌(*Porodaedalea laricis*)、桦剥管孔菌(*Piptoporus betulinus*)和香栓孔菌(*Trametes suaveolens*), 根据其地理分布数据和分布地的环境因子数据, 以最大熵模型(MaxEnt)对这些种类在东北地区可能的分布范围进行了模拟预测, 以曲线下面积(area under the receiver operating characteristic curve, AUC)对模型有效性进行评价, 并对各物种的生态位进行了分析。结果显示, 以MaxEnt方法获得的各物种预测模型均获得了较高的AUC值, 分别为0.990, 0.990, 0.989和0.967, 表明4种林木干基腐朽病原真菌预测模型的有效性较高。物种分布模型涉及的环境变量对模型的贡献率显示, 最暖季降水量(Bio18)、温度的年较差(Bio7)、最干季均温(Bio9)等变量对各物种模型贡献率较高。该研究结果为预测4种病原真菌在东北地区的分布范围和科学防治该类病原真菌提供了依据。

关键词: 最大熵模型; 曲线下面积; 干基腐朽病原真菌; 生态位

Potential distribution and ecological niches of four butt-rot pathogenic fungi in Northeast China

Hai-Sheng Yuan^{1*}, Yulian Wei¹, Liwei Zhou¹, Wenmin Qin¹, Baokai Cui², Shuanghui He²

1 CAS Key Laboratory of Forest Ecology and Management, Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110164

2 Institute of Microbiology, Beijing Forestry University, Beijing 100083

Abstract: Lignicolous fungi, including dozens of butt-rot pathogenic fungi, are abundant in Northeast China. In the past decades, many investigations have been carried out on fungal species diversity, and thus plentiful species distribution data has been obtained. However, it is not clear whether there remains a region that has yet to be investigated for the presence of fungal species. In this study, four representative butt-rot pathogenic fungi, *Fomitopsis pinicola*, *Porodaedalea laricis*, *Piptoporus betulinus* and *Trametes suaveolens*, of Northeast China were selected. Their geographical distribution data and the correlating environmental factors were used to model their potential distribution using the maximum entropy model (MaxEnt). The area under the receiver operating characteristic curve (AUC) was examined to evaluate the model performance. Thus, the ecological niches of these species were analyzed. The results showed that all the species prediction models obtained high AUC values (0.990, 0.990, 0.989 and 0.967), which suggests that the prediction models were effective for the four species. The most effective environmental variables, which were the precipitation of warmest quarter (Bio18), the temperature annual range (Bio7) and the mean temperature of driest quarter (Bio9), were shown to contribute more to the species distribution models than other factors. The results delineate possible distribution ranges for the four pathogenic fungi in Northeast China, thereby offering forest managers a guide for where to focus prevention and treatment efforts for these pathogenic fungi.

研究报告

Key words: MaxEnt; AUC; butt-rot pathogenic fungi; ecological niches

林木干基腐朽病原真菌是一类能够侵染寄主树木，使木质部组织糟烂，破坏木材结构，使木材丧失原有性质和使用价值的真菌病原菌(魏玉莲和戴玉成, 2004)。这类真菌多数是担子菌中的非褶菌类群，通过分泌多种水解酶，降解木材中的纤维素、半纤维素和木质素并作为其生长和繁殖的养分。病原菌孢子由树木伤口或死枝处侵染，孢子萌发后形成的菌丝体在树木心材部分扩展繁殖，而不破坏树木边材，于环境条件适宜时，在树干上长出肉眼可见的子实体(戴玉成, 2005; 包晴忠等, 2006; 袁海生等, 2008)。林木干基腐朽病发病周期较长，常在数月至数年，甚至几十年，受侵染后的树木丧失韧性，极易风折倒伏而死亡，但除了树木表面可能有子实体产生，很难与健康树木区分开来，也难以通过常规化学药剂进行防治。因此明确其分布区域与危害程度，对科学防治该类病原真菌具有重要的理论与实践意义。

东北地区木生真菌物种资源丰富，包括了数十种林木干基腐朽病原真菌(戴玉成, 2005, 2012; Dai et al, 2007)，与我国其他地区该类病原真菌种类相比具有独特的生态位。长期以来很多学者对东北地区林木干基腐朽病原真菌进行了持续的采集和系统研究，发现了一系列新物种和中国新记录种，并通过增加采集样点的方式记录了这些物种的分布区域(戴玉成等, 2000; 姜俊清和袁海生, 2005; Yuan et al, 2009; 戴玉成, 2010)。通过这样的持续野外调查，使物种分布范围细化到县市甚至村镇，为了解这些病原菌的分布范围和危害程度提供了可靠的信息。但这样的调查方式一方面耗时费力，另一方面也难以判断这些病原真菌潜在的分布区域。

近年来，通过模型模拟物种潜在分布区域的方法逐渐在动物、植物、微生物等生物类别中获得广泛应用，例如应用最大熵模型(maximum entropy model, MaxEnt)进行入侵生物潜在分布范围预测、濒危物种及重要经济价值物种的适生地预测、全球气候变化对物种分布的影响以及生物地理学研究等(Phillips & Dudík, 2008; Marchioro & Krechmer, 2018)，但目前对于大型真菌的研究却较少见(Yuan et al, 2015)。因此，作者利用近年来在东北主要林区

野外调查获取的样点数据，对4种典型林木干基腐朽病原真菌的潜在分布进行了模拟预测，并根据环境因子对其生态位进行了分析探讨。

1 材料与方法

1.1 物种及分布数据

本研究选取了东北地区4种典型的以寄生为主的林木干基腐朽病原真菌物种：红缘拟层孔菌(*Fomitopsis pinicola*)、落叶松锈迷孔菌(*Porodaealea laricis*)、桦剥管孔菌(*Piptoporus betulinus*)、香栓孔菌(*Trametes suaveolens*)，它们分别寄生于针叶树特别是松树(*Pinus* spp.)、落叶松(*Larix* spp.)、桦树(*Betula* spp.)以及柳树(*Salix* spp.)上，偶尔也可兼性腐生于对应的倒木上(图1)。其中红缘拟层孔菌和桦剥管孔菌能够造成寄主树木心材褐色腐朽，落叶松锈迷孔菌和香栓孔菌能够造成寄主树木心材白色腐朽。采集样点数据来自2003–2017年间的野外调查，以GPS记录采集点的坐标信息(图2)。

1.2 气候数据

气候环境图层数据由世界气候数据库(<http://www.worldclim.org/>)下载获得，精度2.5 arc (5 km)，包括了对生物物种具有重要影响的气候指标(Bio1–Bio19)。这些指标可以归为6类：(1)反映平均



图1 4种病原真菌子实体。(a)红缘拟层孔菌;(b)落叶松锈迷孔菌;(c)桦剥管孔菌;(d)香栓孔菌。

Fig. 1 Basidiocarps of four butt-rot pathogenic fungi. (a) *Fomitopsis pinicola*; (b) *Porodaealea laricis*; (c) *Piptoporus betulinus*; (d) *Trametes suaveolens*.

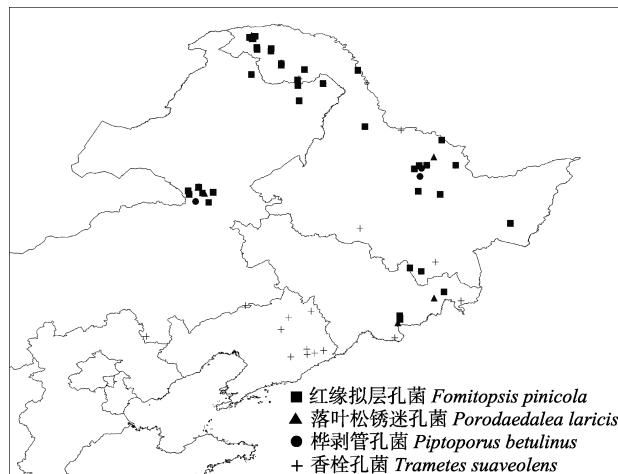


图2 东北地区4种病原真菌的采集点

Fig. 2 Collection points of four butt-rot pathogenic fungi from Northeast China

温度及其变异幅度的指标: 年均温(Bio1), 温度季节性变化标准差(Bio4); (2)反映极端温度影响的指标: 最暖月最高温(Bio5), 最暖季均温(Bio10), 最冷月最低温(Bio6), 最冷季均温(Bio11); (3)反映降水量及其季节性分布的指标: 年降水量(Bio12), 降水量季节性变异系数(Bio15); (4)反映极端水分条件的指标: 最湿月降水量(Bio13), 最湿季降水量(Bio16), 最干月降水量(Bio14), 最干季降水量(Bio17); (5)反映水热是否同步的指标: 最湿季均温(Bio8), 最干季均温(Bio9), 最暖季降水量(Bio18), 最冷季降水量(Bio19); (6)反映温差特点的指标: 昼夜温差月均值(Bio2), 等温性(Bio3), 温度的年较差(Bio7)。

1.3 MaxEnt模型分析

采用MaxEnt version 3.3.3k (Phillips et al, 2006) 对物种的分布数据进行分析。每个物种随机选取75%的样点作为训练集, 设置随机检验百分比(random test percentage)为25%。模型预测可靠性以受试者工作曲线(ROC)下的面积(area under the receiver operating characteristic curve, AUC)评价模型优劣, 采用刀切法(Jackknife test)检验变量重要性。输出结

果为logistic格式, 其预测的物种分布可能性从0~1。AUC值在0.6~0.7表明模型模拟效果较差; 0.7~0.8表明模拟效果一般; 0.8~0.9表明模拟效果较好; 0.9~1表明模拟效果非常好(Pearce & Ferrier, 2000; Pearce & Boyce, 2006)。

2 结果

2.1 模型模拟评价

红缘拟层孔菌、落叶松锈迷孔菌、桦剥管孔菌和香栓孔菌等4个林木干基腐朽病原真菌的分布样点数、训练点数、训练和测试AUC值如表1所示, 模型预测可靠性的测试AUC值为0.967~0.990, 表明4个物种的模型模拟效果非常好。

2.2 潜在分布范围

潜在分布区域的预测结果显示, 红缘拟层孔菌和桦剥管孔菌具有类似的分布区域, 最适分布区域为大兴安岭呼中地区、小兴安岭丰林、长白山以及内蒙古东北部阿尔山地区; 香栓孔菌的潜在分布区域稍大, 其最适分布区域从辽东、长白山至小兴安岭丰林; 落叶松锈迷孔菌潜在分布区域广泛, 最适区域在大兴安岭最北部(图3)。

2.3 4种干基腐朽病原真菌分布的环境影响因子及其生态位

影响红缘拟层孔菌分布的2个最主要环境因子为温度的年较差(Bio7)和最暖季降水量(Bio18), 对模型的贡献率分别为29.9%和25% (表2), 在温度的年较差达到61°C时或最暖季降水量达300 mm时其分布概率最大(图4)。影响落叶松锈迷孔菌分布的2个最主要环境因子为最干季均温(Bio9)和海拔, 对模型的贡献率分别为78.8%和8.1% (表2), 其分布概率随最干季均温和海拔升高而逐渐下降(图4)。影响桦剥管孔菌分布的2个最主要环境因子为最暖季降水量(Bio18)和最干季均温(Bio9), 对模型的贡献率分别为23.5%和18.1% (表2), 最暖季降水量300 mm

表1 4个林木干基腐朽病原真菌分布记录点及曲线下面积值

Table 1 Training and test AUC values obtained in the models for four butt-rot pathogenic fungi

物种 Species	记录点 Registered presence	训练点数 Number of training points	训练AUC Training AUC	测试AUC Test AUC
红缘拟层孔菌 <i>Fomitopsis pinicola</i>	29	9	0.984	0.990
落叶松锈迷孔菌 <i>Porodaedalea laricis</i>	9	3	0.933	0.990
桦剥管孔菌 <i>Piptoporus betulinus</i>	21	7	0.984	0.989
香栓孔菌 <i>Trametes suaveolens</i>	24	7	0.981	0.967

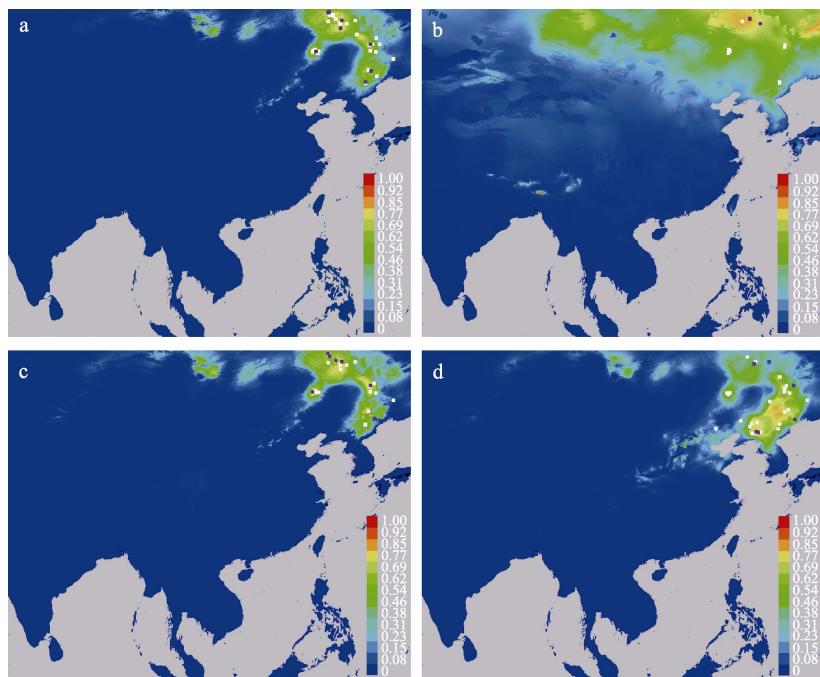


图3 模型预测的4种干基腐朽病原真菌的潜在分布区域。(a)红缘拟层孔菌; (b)落叶松锈迷孔菌; (c)桦剥管孔菌; (d)香栓孔菌。图中白色方块为训练点, 紫色方块为测试点。

Fig. 3 Potential distributions of four butt-rot pathogenic fungi. (a) *Fomitopsis pinicola*; (b) *Porodaedalea laricis*; (c) *Piptoporus betulinus*; (d) *Trametes suaveolens*. White squares are training points, purple squares are testing points.

表2 物种分布模型涉及的环境变量及其对模型的贡献率

Table 2 Environmental variables used to create the species distribution model and their percentage contribution to model performance

编号 Code	环境变量 Environmental variable	贡献率 Contribution (%)			
		红缘拟层孔菌 <i>Fomitopsis pinicola</i>	落叶松锈迷孔菌 <i>Porodaedalea laricis</i>	桦剥管孔菌 <i>Piptoporus betulinus</i>	香栓孔菌 <i>Trametes suaveolens</i>
Bio1	年均温 Annual mean temperature (°C)	6.1	0	11.8	2.9
Bio2	昼夜温差月均值 Mean diurnal range (mean of monthly (max – min temp)) (°C)	0	0.9	0	0
Bio3	等温性 Isothermality (Bio2/Bio7) × 100	5.2	0	5.6	4.1
Bio4	温度季节性变化标准差 Temperature seasonality (standard deviation × 100) (C of V)	16.6	0	6.6	34.9
Bio5	最暖月最高温 Maximum temperature of warmest month (°C)	0	0	0	0
Bio6	最冷月最低温 Minimum temperature of coldest month (°C)	0.5	0	2.9	1.7
Bio7	温度的年较差 Temperature annual range (Bio5 – Bio6) (°C)	29.9	4.3	17.6	4.2
Bio8	最湿季均温 Mean temperature of wettest quarter (°C)	0	0	0	0.3
Bio9	最干季均温 Mean temperature of driest quarter (°C)	7	78.8	18.1	0
Bio10	最暖季均温 Mean temperature of warmest quarter (°C)	0	0	0	0
Bio11	最冷季均温 Mean temperature of coldest quarter (°C)	1.5	0	6.7	2.1
Bio12	年降水量 Annual precipitation (mm)	0	0	0	0
Bio13	最湿月降水量 Precipitation of wettest month (mm)	0	0	0.6	0
Bio14	最干月降水量 Precipitation of driest month (mm)	0	0	0	0
Bio15	降水量季节性变异系数 Precipitation seasonality (coefficient of variation) (C of V)	0.5	1.7	0	4.4
Bio16	最湿季降水量 Precipitation of wettest quarter (mm)	0	0	0	0
Bio17	最干季降水量 Precipitation of driest quarter (mm)	5.5	0	4.9	6.9
Bio18	最暖季降水量 Precipitation of warmest quarter (mm)	25	6.2	23.5	36.3
Bio19	最冷季降水量 Precipitation of coldest quarter (mm)	0.8	0	0.4	0.2
ELE	海拔 Elevation (m)	1.4	8.1	1.2	1.8

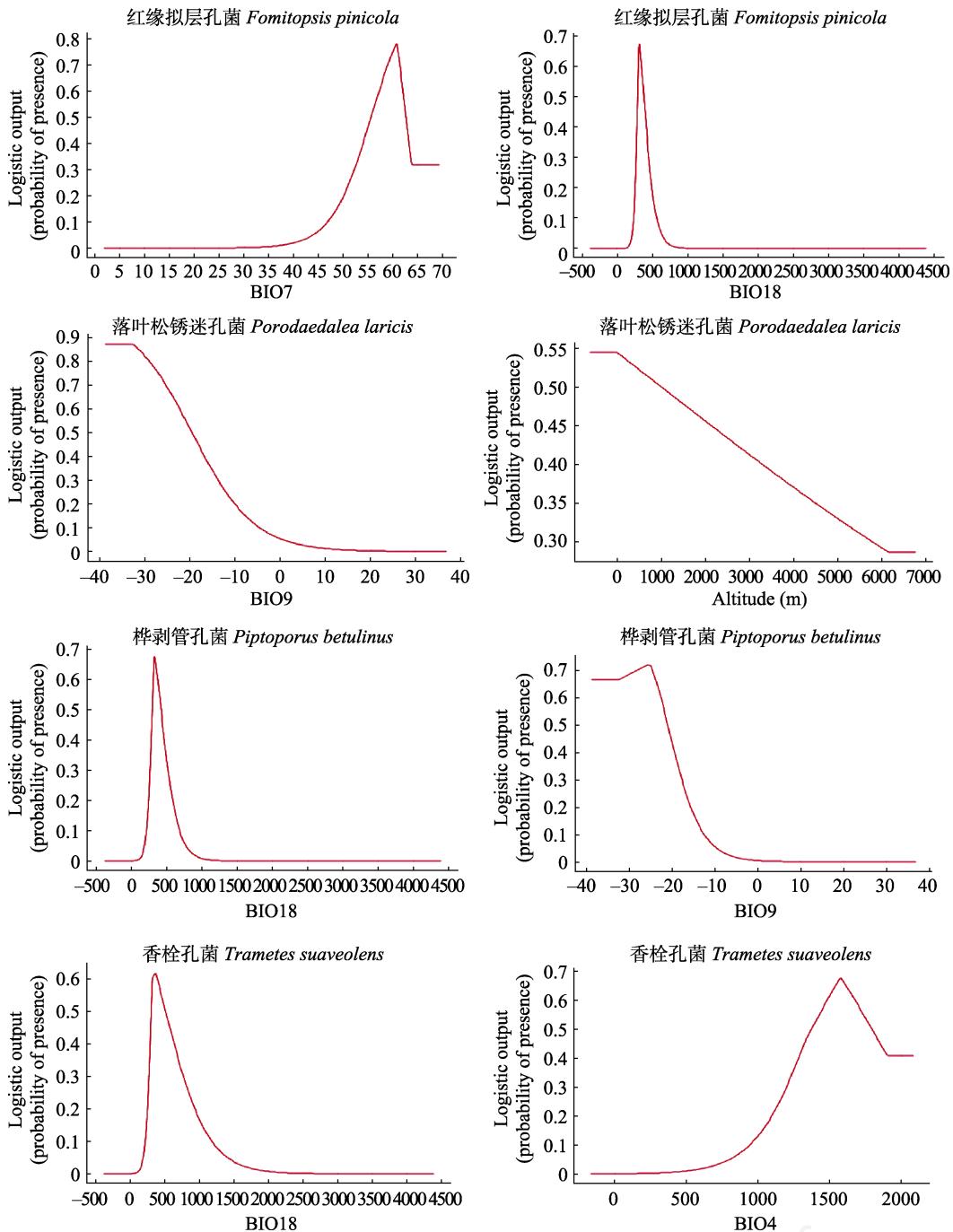


图4 4种干基腐朽病原真菌分布模型中主要气候因子的响应曲线

Fig. 4 Response curves of main climate factors in distribution models of four butt-rot pathogenic fungi

或最干季均温-26℃时其分布概率最大(图4)。影响香栓孔菌分布的2个最主要环境因子为最暖季降水量(Bio18)和温度季节性变化标准差(Bio4)，对模型的贡献率分别为36.3%和34.9% (表2)，最暖季降水量达到330 mm或温度季节性变化标准差达1,600时分布概率最大(图4)。

4种干基腐朽病原真菌的三维生态位分布如图5所示，分别以温度的年较差(Bio7)、最暖季降水量(Bio18)和最干季均温(Bio9)作为X、Y、Z轴。相比其他3个物种，香栓孔菌具有最大的生态位宽度，对3个环境因子的适应性较强，但总体上4个病原真菌的生态位和主要分布区域有较大比例的重叠。

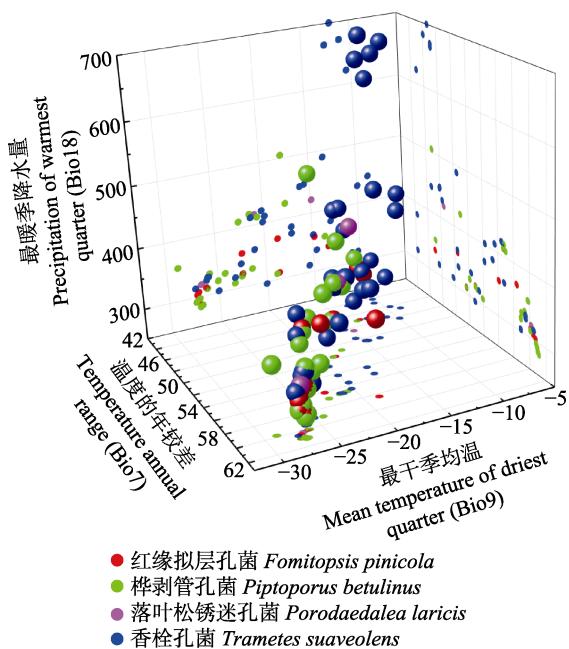


图5 4种干基腐朽病原真菌的三维生态位分布
Fig. 5 Three-dimensional climate niches of four butt-rot pathogenic fungi

3 讨论

利用物种分布模型进行潜在分布范围模拟需要依赖于物种分布样点，而样点数量直接影响模型的模拟效果，通常分布样点越多则模拟结果越精确。已有研究显示MaxEnt模型在对少量分布样点(< 10个样点)的模拟中获得了较好的模拟效果(Wisz et al, 2008; Shcheglovitova & Anderson, 2013)。本研究涉及的4个物种中，3个种的分布样点数量多于20个，而落叶松锈迷孔菌的样点仅为9个。尽管4个物种分布模型评价都获得了较高的AUC值，但从分布区域上看落叶松锈迷孔菌的模拟预测了较大的分布范围和较低至中等的物种存在可能性，呈现过度模拟，可见运用最大熵模型在样点数较少的情况下会影响模型模拟的准确性(Pearson et al, 2007)。

物种的生态位与其生理特征和生态习性紧密相关，模拟分析涉及的4个物种均是东北地区较典型的干基腐朽病原真菌，对温度、湿度等环境因子具有相似的需求，因此其生态位比较接近，有较多互相重叠的分布地点。香栓孔菌主要以生长于森林小河边的柳树为寄主，适应周围潮湿环境，对湿度和温度相关的环境因子不敏感，因此具有最大的生态位宽度；红缘拟层孔菌主要寄主为松属(*Pinus*)树木，有时也生长于其他针叶树种，偶尔可见生长于

阔叶树上，对温度相关因子不敏感，但对生长季节的降水量有较严格的要求。

利用最大熵模型预测的4种病原真菌的潜在分布范围较广，除红缘拟层孔菌外，其他3个物种的寄主专一性较强，因此其可能的传播和扩散除了需要适应相应的环境条件，也需要有与之对应的树木寄主。如在其潜在分布范围内存在相对应的寄主树木，则需要重点调查并做出预防病害传入的对策。对于红缘拟层孔菌来说，该物种主要以寄生为主，有时也能够在风折倒伏的针、阔叶树木上兼性腐生，因此在其潜在分布范围内的森林都存在扩散和传播的可能。

本研究主要运用非生物环境因子对4种干基腐朽病原真菌的潜在分布范围进行了模拟预测，未涉及其他因素，如寄主树木的分布、生境破碎化以及人为干扰等，将这些因子考虑在内进行综合分析，能够为林木干基腐朽病害传播范围的扩展进行更加精确的预测。

参考文献

- Bao QZ, Wei YL, Yuan HS, Li YR (2006) A new butt-rot disease in tropical area from Yunnan Province. Forest Research, 19, 246–247. (in Chinese with English abstract)
[包晴忠, 魏玉莲, 袁海生, 李永儒 (2006) 中国云南一种新的阔叶树干基腐朽病. 林业科学, 19, 246–247.]
- Dai YC (2005) Illustrations of Pathogenic Wood-decaying Fungi in China. Science Press, Beijing. (in Chinese)
[戴玉成 (2005) 中国林木病原腐朽菌图志. 科学出版社, 北京.]
- Dai YC (2010) Species diversity of wood-decaying fungi in Northeast China. Mycosistema, 29, 801–818. (in Chinese with English abstract)
[戴玉成 (2010) 中国东北地区木材腐朽菌的多样性. 菌物学报, 29, 801–818.]
- Dai YC (2012) Pathogenic wood-decaying fungi on woody plants in China. Mycosistema, 31, 493–509. (in Chinese with English abstract)
[戴玉成 (2012) 中国木本植物病原木材腐朽菌研究. 菌物学报, 31, 493–509.]
- Dai YC, Cui BK, Yuan HS, Li BD (2007) Pathogenic wood-decaying fungi in China. Forest Pathology, 37, 105–120.
- Dai YC, Qin GF, Xu MQ (2000) The forest pathogens of root and butt rot in northeast China. Forest Research, 13, 15–22.
(in Chinese with English abstract)
[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, 13, 15–22.]
- Jiang JQ, Yuan HS (2005) Two newly described polypores on *Populus* in Northeast China. Forest Research, 18, 280–283.
(in Chinese with English abstract)
[姜俊清, 袁海生 (2005)

- 中国东北杨树上多孔菌二新记录. 林业科学研究, 18, 280–283.]
- Marchioro CA, Krechmer FS (2018) Potential global distribution of *Diabrotica* species and the risks for agricultural production. Pest Management Science, 74, 2100–2109.
- Pearce JL, Boyce MS (2006) Modelling distribution and abundance with presence-only data. Journal of Applied Ecology, 43, 405–412.
- Pearce J, Ferrier S (2000) An evaluation of alternative algorithms for fitting species distribution models using logistic regression. Ecological Modelling, 128, 127–147.
- Pearson RG, Raxworthy CJ, Nakamura M, Peterson AT (2007) Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: A test case using cryptic geckos in Madagascar. Journal of Biogeography, 34, 102–117.
- Phillips SJ, Dudík M (2008) Modeling of species distributions with MaxEnt: New extensions and a comprehensive evaluation. Ecography, 31, 161–175.
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. Ecological Modelling, 190, 231–259.
- Shcheglovitova M, Anderson RP (2013) Estimating optimal complexity for ecological niche models: A Jackknife approach for species with small sample sizes. Ecological Modelling, 269, 9–17.
- Wei YL, Dai YC (2004) The ecological function of wood-inhabiting fungi in forest ecosystem. Chinese Journal of Applied Ecology, 15, 1935–1938. (in Chinese with English abstract) [魏玉莲, 戴玉成 (2004) 木材腐朽菌在森林生态系统中的功能. 应用生态学报, 15, 1935–1938.]
- Wisz MS, Hijmans RJ, Li J, Peterson AT, Graham CH, Guisan A, Elith J, Dudík M, Ferrier S, Huettman F, Leathwick JR, Lehmann A, Lohamnn L, Loiselle BA, Manion G, Moritz C, Nakamura M, Nakazawa Y, Overton JMcC, Phillips SJ, Richardson KS, Scachetti-Pereira R, Schapire RE, Soberón J, Williams SE, Zimmermann NE (2008) Effects of sample size on the performance of species distribution models. Diversity and Distributions, 14, 763–773.
- Yuan HS, Wang L, Yu CJ, Dai YC (2008) Two new butt-rot pathogens on broad leaved tree in China. Forest Research, 21, 248–252. (in Chinese with English abstract) [袁海生, 王琳, 余长军, 戴玉成 (2008) 中国阔叶树干基腐朽两种新病原菌. 林业科学研究, 21, 248–252.]
- Yuan HS, Wei YL, Qin WM, Zhou LW (2009) Lignicolous fungi of eastern Lesser Hinggan Mts. of Heilongjiang Province. Mycosistema, 28, 36–43.
- Yuan HS, Wei YL, Wang XG (2015) Maxent modeling for predicting potential distribution of Sanghuang, an important group of medicinal fungi in China. Fungal Ecology, 17, 140–145.

(责任编辑: 郭良栋 责任编辑: 闫文杰)



•研究报告•

丰林国家级自然保护区木腐真菌多样性与寄主倒木的关系

李俊凝^{1,2} 李通^{1,2} 魏玉莲^{1*}

1 (中国科学院沈阳应用生态研究所, 中国科学院森林生态与管理重点实验室, 沈阳 110016)

2 (中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 木腐真菌是一类以木材为生长基质的大型真菌, 通过分泌各种水解酶全部或部分降解木材中的木质素、纤维素和半纤维素, 促进森林生态系统的物质循环, 具有重要的生态功能。本研究调查了丰林国家级自然保护区固定样地中木腐真菌的多样性和倒木特征, 并进行了木腐真菌的物种多样性和数量与倒木的种类、数量、腐朽程度、直径大小等的相关性分析。结果显示: 在样地内共采集木腐真菌标本295份, 经鉴定为93种, Shannon多样性指数为3.86, Simpson指数为0.96。相关性分析发现木腐真菌的数量和种类与直径为2–5 cm和5–10 cm的倒木、2级腐烂的倒木和红松倒木均显著相关。样地中优势倒木寄主分别为槭属(*Acer*)、榛属(*Corylus*)、云杉属(*Picea*)和松属(*Pinus*), 这4类倒木上生长的木腐真菌种类组成具有明显的差异, 槭属和榛属倒木上的共有优势种主要是三色拟迷孔菌(*Daedaleopsis tricolor*)、云芝(*Trametes versicolor*)和桦附毛孔菌(*Trichaptum pargamenum*), 而松属和云杉属的共有优势种主要有白囊耙齿菌(*Irpe lacteus*)、云芝、冷杉附毛孔菌(*Trichaptum abietinum*)和褐紫附毛孔菌(*T. fuscoviolaceum*)。倒木产生真菌子实体的概率研究表明, 同一类寄主倒木上发生木腐真菌子实体的概率在调查面积增加到0.36 ha后趋于一个定值, 松属倒木中仅有10.2%产生真菌子实体, 槭属和云杉属分别是12.9%和13.4%, 榛属最高, 达到53.7%。本研究结果对于预测森林生态系统中木腐真菌的发生具有重要理论意义。

关键词: 阔叶红松林; 木腐真菌; 物种多样性; 倒木特征

Relationship between diversity of wood-decaying fungi and their host wood in the Fenglin National Nature Reserve

Junning Li^{1,2}, Tong Li^{1,2}, Yulian Wei^{1*}

1 Key Laboratory of Forest Ecology and Management, Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

Abstract: Wood-decaying fungi decompose cellulose, semicellulose and lignin in wood by exuding various hydrolytic enzymes, so they play an important role in substance cycling in forest ecosystems. A field investigation to study these fungi was carried out in a permanent plot in the Fenglin National Nature Reserve. The wood-decaying fungal species, abundance and host wood characters were recorded. We analyzed the relationship between fungal diversity and the characters of the host wood, including species, abundance, degree of woody decay and wood diameter. A total of 295 specimens identified as 93 wood-decaying fungal species were recorded. The Shannon index was 3.86, and the Simpson index was 0.96. The species richness and abundance of wood-decaying fungi was significantly correlated with wood diameters of 2–5 cm and 5–10 cm, with a classification of 2 in degree of decay and with pine wood. The dominant hosts were *Acer*, *Corylus*, *Picea* and *Pinus*, and they each hosted different fungal communities. The dominant fungi in maple and hazelnut wood were *Daedaleopsis tricolor*, *Trametes versicolor* and *Trichaptum pargamenum*. *Irpe lacteus*, *Trametes versicolor*, *Trichaptum abietinum* and *T. fuscoviolaceum* were the dominant fungal species in pine and spruce wood. The analysis of the growing probability of fungal basidiocarps showed that the ratio

收稿日期: 2019-02-26; 接受日期: 2019-05-19

基金项目: 科技部科技基础性工作专项(2014FY210400)和国家自然科学基金(31870018)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: weiyulianer@sina.com

of wood with basidiocarps to all dead wood of the same species plateaued in areas up to 0.36 ha. For example, the ratio of pine wood with basidiocarps to all pine wood was 10.2%, the ratio was 12.9% for maple wood, the ratio was 13.4% for spruce wood, and the ratio was 53.7% for hazelnut wood. These findings can help predict the occurrence of certain wood-decaying fungi in forest ecosystems.

Key words: broad leaved-Korean pine mixed forest; wood-decaying fungi; biodiversity; dead wood characters

木腐真菌是一类以木材等为生长基质的微生物类群,形态上主要有多孔菌类、革菌类和齿菌类,也包括伞菌类的一些种类,如香菇(*Lentinus edodes*)、裂褶菌(*Schizophyllum commune*)等(李玉等,2015)。作为森林生态系统中的重要组成部分,木腐真菌能够通过分泌水解酶全部或部分降解木材中的木质素、纤维素和半纤维素,从而在促进生态系统的物质循环过程中发挥重要的生态功能(魏玉莲,2011)。根据对木材的不同降解机制,可将木腐真菌分为白腐真菌和褐腐真菌两类。白腐真菌可将木材的大多数组成成分包括纤维素、半纤维素和木质素降解,能够较为彻底地完成森林生态系统中的物质循环,影响着森林中的C、N循环(Harmon et al, 2004);而褐腐真菌不能或者只能部分降解木材的木质素部分,其残留物主要是褐色小方块状的木质素(魏玉莲和戴玉成,2004)。Larsen等(1978, 1982)通过研究发现,经过褐腐真菌降解后的木材残留物,主要是木材中未能被降解的木质素,在土壤中比较稳定,能够增加土壤的通风和保水能力,促进外生菌根的形成和非共生微生物的固氮作用,并且能够改善土壤温度,降低土壤的pH值。

林分中的倒木数量是影响真菌分布最主要的因素。有研究表明,林中倒木数量与木腐真菌的物种多样性呈显著正相关性(Berglund et al, 2005; Similä et al, 2006)。基于物种-面积关系的研究发现,森林生态系统中90%的倒木或其基质的清除导致了50%木生真菌的消失(Siitonen, 2001),而倒木体积的大小与真菌子实体的个数之间也存在密切相关性(Renvall, 1995; Heilmann-Clausen & Christensen, 2004)。

丰林国家级自然保护区位于小兴安岭山脉的中段,是全球原始红松(*Pinus koraiensis*)林分布的中心地带。该保护区以原始阔叶红松林为主要保护对象,是目前世界上最为典型而完整的以红松为主的北温带原始针阔叶混交林生态系统(刘林馨等,

2011)。该保护区中真菌种类多样,数量丰富,先后有多位学者报道了该地区大型真菌的种类名录、群落特征和物种多样性等(毕湘红等, 2006; Dai & Penttilä, 2006; 金宇昌, 2011^①; 张丽燕和魏玉莲, 2016),提高了对丰林国家级自然保护区大型真菌物种多样性的认识。然而,该地区木腐真菌的发生和多样性受哪些因子的影响还不明确。

有关木腐真菌群落结构的研究表明,林分中树种种类、倒木数量及其腐烂特征是影响木腐真菌种类组成和群落结构的重要因子(王小燕和魏玉莲, 2015; 张丽燕和魏玉莲, 2016; 魏玉莲和李通, 2017),但木腐真菌的种类数量和发生频次与倒木特征之间是否存在某种联系?作者以位于小兴安岭阔叶红松林中的丰林国家级自然保护区的固定样地作为研究地点,开展了倒木种类、直径、腐烂等级以及数量等指标与木腐真菌之间的相关性研究,旨在揭示该地区木腐真菌物种多样性的发生机制。

1 研究区域和采样方法

1.1 研究区概况

丰林国家级自然保护区30 ha阔叶红松林固定样地建于2009年,位于小兴安岭南坡北段,具有中国东北区长白植物区系小兴安岭亚区地带性典型植被,地理位置48.08° N, 129.12° E。样地地形平缓,平均海拔419 m,最大高差66 m。该地区四季分明,年均气温-0.5℃,年降水量680-750 mm。固定样地内群落结构复杂、物种多样性丰富,是以红松为建群种的针阔混交林,保存着大量第三纪孑遗种,如水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、核桃楸(*Juglans mandshurica*)、五角槭(*Acer mono*)、紫椴(*Tilia amurensis*)、黄檗(*Phellodendron amurense*)等,另外还有喜暖的藤本植物山葡萄(*Vitis amurensis*)、五味子(*Schisandra chinensis*)、软枣猕猴桃(*Actinidia*

^① ① 金宇昌 (2011) 黑龙江丰林自然保护区大型真菌多样性研究. 硕士学位论文, 吉林农业大学, 吉林长春.

kolomikta)等(陈镜园等, 2016)。

1.2 研究方法

1.2.1 野外调查

本研究在固定样地的对角线选取25个样方, 每个样方面积为 $20\text{ m} \times 20\text{ m}$ (图1), 2017年8月调查样方中每株倒木上生长的真菌子实体的种类、个体数量和大小、寄主种类, 并记录样方中所有倒木的种类、数量、直径、腐烂程度。能够在野外确定的真菌种类直接定名, 不能确定的种类采集子实体带回实验室进行形态鉴定和分子鉴定。

参考Renvall (1995), 将木腐真菌的生长基质按照不同腐烂程度分为4个阶段: (1)腐烂1级, 树木死后不久, 倒木基本保持原有性状, 树皮尚未开始腐烂; (2)腐烂2级, 倒木或枯立木的树皮和木材刚开始腐烂, 木材比较硬; (3)腐烂3级, 倒木或枯立木的树皮已经腐烂完全, 木材中度腐烂, 但还能保持倒木的原有形状, 木材稍硬; (4)腐烂4级, 倒木或枯立木的树皮已经腐烂完全, 木材深度腐烂, 不能保持倒木的原有形状, 木材很软。根据倒木的直径将其分为4个等级, 0~2 cm的为1级, 2~5 cm的为2级, 5~10 cm的为3级, 大于10 cm的为4级。

1.2.2 标本鉴定

本研究主要依托体式显微镜NikonSMZ1000对子实体的宏观形态特征进行观察, 并利用相差显微镜Nikon80i对子实体的菌丝结构、担孢子和其他一些微观分类特征进行鉴定。对宏观形态和微观结构不能确定的种类, 采用分子生物学手段进行测序, 使用Phire® Plant Direct PCR Kit (Finnzymes, Finland)

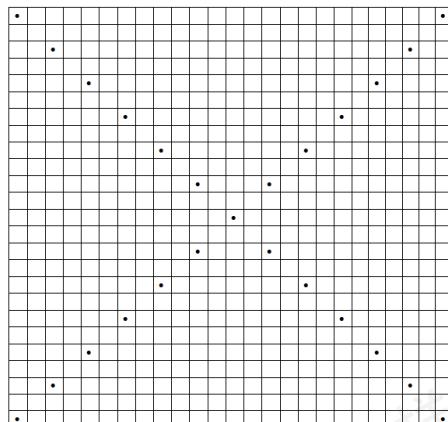


图1 丰林国家级自然保护区固定样地调查样方示意图

Fig. 1 Diagram of sampling subplots in a permanent plot of Fenglin National Nature Reserve

试剂盒提取标本DNA, 选取ITS2(或ITS4)和LSU-rDNA等基因片段作为PCR扩增和测序的引物。运用ClustalX 2.0软件将得到的序列与GenBank进行比对。运用PAUP 4.0b10、MrBayes 3.2和PhyML 3.0软件结合最大简约法、贝叶斯法和最大似然法构建系统发育树, 最终结合形态特征确定该物种种类。

1.2.3 数据分析

本文所有数据采用Excel表格进行整理, 根据样方调查结果中木腐真菌生长的主要寄主树种确定优势寄主, 不同寄主上个体数超过总数5%的真菌物种视为该倒木上的优势种, 木腐真菌和优势寄主之间的相关性统计分析采用SPSS软件完成, Shannon多样性指数、Simpson指数和Pielou均匀度指数采用R3.4.0软件中的Vegan包进行计算, 制图采用Origin软件完成。

2 结果

2.1 木腐真菌物种多样性

本次调查共获得木腐真菌标本295份, 经鉴定为93种, 其Shannon多样性指数为3.86, Simpson指数为0.96, Pielou均匀度指数为0.85。统计所有标本的寄主树种, 发现有262份标本都生长在4类寄主倒木上, 占所有调查样本总数的88.8%, 分别为槭属(*Acer*)、榛属(*Corylus*)、云杉属(*Picea*)和松属(*Pinus*), 因此确定这4类寄主为优势寄主。

2.2 样方中真菌多度和种类与倒木特征之间的相关性

在不同直径的倒木中, 直径为2~5 cm和5~10 cm的倒木数量与真菌的多度和种类之间均有显著相关性, 0~2 cm的小枝数量也显著影响真菌种类和多度, 而直径大于10 cm的倒木与木腐真菌的种类和多度间没有明显相关性。从倒木的不同腐烂程度来看, 腐烂2级的倒木数量与木腐真菌的种类和多度均有显著相关性, 腐烂3级的倒木数量仅影响真菌的种类数, 对其多度影响不显著, 而其他腐烂等级对真菌种类和多度均没有显著影响。在4种优势倒木中, 松属倒木数量与木腐真菌多度之间相关性极显著, 与真菌种类之间相关性显著, 而其他3种倒木相关性均不显著(表1)。进一步分析松属倒木不同特征与木腐真菌多度之间的关系, 发现在松属倒木的4个腐烂等级中, 腐烂2级的松属倒木数量与真菌多度和种类均具有极显著相关性, 多度的相关

系数最高, 为0.627, 物种的相关系数为0.561; 而其他3个腐烂等级的倒木与真菌多度和种类数没有显著相关性。在不同径级的松属倒木中, 0~2 cm的小枝和5~10 cm的树干与真菌种类数均具有极显著相关性, 5~10 cm的树干与真菌多度具有极显著相关性, 与直径大于10 cm的松属倒木的相关性却不显著(表2)。

2.3 优势寄主倒木木腐真菌的分布特征

对4类优势寄主倒木上的木腐真菌多样性进行比较, 发现松属倒木上的真菌数量和种类均是最多, 82份真菌隶属40种, 其Shannon多样性指数相对最低; 榛属倒木上记录了54份真菌34种, 相对最少; 云杉属倒木上真菌的多样性指数最高, 为3.46(表3)。

4类寄主倒木上生长的真菌种类具有明显的差异, 仅11个共有种。各自的独有种占有较大比例, 槭属倒木上13种, 占其所有种的36.1%; 榛属上14种, 占其所有种的41.2%; 而云杉属和松属倒木独有种分别是15种和13种, 占这两类倒木上所采集的物种种类数的38.5%和32.5% (图2)。

4种倒木上的优势真菌物种如表4所示, 榆属和槭属两类阔叶树倒木上的优势种较为一致, 包括三色拟迷孔菌(*Daedaleopsis tricolor*)、云芝(*Trametes versicolor*)和桦附毛孔菌(*Trichaptum pargamenum*), 而松属和云杉属两类针叶树倒木上相同的优势种有4种, 包括白囊耙齿菌(*Irpea lacteus*)、云芝、冷杉附毛孔菌(*Trichaptum abietinum*)和褐紫附毛孔菌(*T. fuscoviolaceum*), 针叶树和阔叶树倒木上的优势物种区别比较明显。云芝是固定样地中的主要优势种, 在4类倒木上均有分布且发生频次较高。

统计调查样方中4种优势倒木上木腐真菌子实体发生的概率, 发现随着调查面积的增加, 倒木上发生木腐真菌子实体的概率由大幅度波动到逐渐稳定, 当调查面积超过0.36 ha后, 其概率趋于一定值, 树种不同, 值不同。松属最低, 其倒木中仅有10.2%左右生长有真菌子实体, 且随着调查面积的增加有略微降低的趋势; 榆属最高, 倒木中约53.7%左右生长了子实体; 而槭属约为12.9%, 云杉属为13.4%左右(图3)。

表1 木腐真菌多度和种类与寄主倒木特征的相关性分析

Table 1 Correlation of wood-decaying fungal abundance and species with host wood characters

	倒木直径 Diameter of dead wood (cm)				倒木腐烂程度 Decaying degree of dead wood				寄主 Host			
	0~2	2~5	5~10	>10	1级 Class 1	2级 Class 2	3级 Class 3	4级 Class 4	松属 <i>Pinus</i>	槭属 <i>Acer</i>	云杉属 <i>Picea</i>	榛属 <i>Corylus</i>
多度 Abundance	0.459*	0.559**	0.572**	0.303	0.220	0.649**	0.364	0.145	0.564**	0.284	0.332	0.077
种类 Species	0.526**	0.564**	0.527**	0.363	0.013	0.606**	0.490*	0.251	0.566*	0.273	0.381	0.053

*P < 0.05, **P < 0.01.

表2 木腐真菌多度和种类与松属倒木特征的相关性

Table 2 Correlation of wood-decaying fungal abundance and species with pine wood characters

	倒木直径 Diameter of dead wood (cm)				倒木腐烂程度 Decaying degree of dead wood			
	0~2	2~5	5~10	>10	1级 Class 1	2级 Class 2	3级 Class 3	4级 Class 4
多度 Abundance	0.438*	0.401*	0.548**	0.226	0.061	0.627**	0.142	0.208
种类 Species	0.551**	0.366	0.510**	0.246	0.047	0.561**	0.223	0.292

*P < 0.05, **P < 0.01.

表3 丰林国家级自然保护区固定样地优势寄主倒木上的木腐真菌多样性

Table 3 Diversity of wood-decaying fungi on the dominant hosts in a permanent plot in Fenglin National Nature Reserve

	槭属 Acer	榛属 Corylus	云杉属 Picea	松属 Pinus
真菌多度 Fungal abundance	65	54	61	82
真菌种类数 Fungal species	36	34	39	40
Shannon多样性指数 Shannon diversity index	3.29	3.39	3.46	3.22

表4 丰林国家级自然保护区固定样地中优势寄主倒木上的木腐真菌优势种

Table 4 Dominant species of wood-decaying fungi on different dominant hosts in a permanent plot in Fenglin National Nature Reserve

	槭属 Acer	榛属 Corylus	松属 Pinus	云杉属 Picea
优势种	三色拟迷孔菌	三色拟迷孔菌	白囊耙齿菌	白囊耙齿菌
Dominant species	<i>Daedaleopsis tricolor</i>	<i>Daedaleopsis tricolor</i>	<i>Irpex lacteus</i>	<i>Irpex lacteus</i>
红缘拟层孔菌		云芝	缠结锈革菌	赭色齿耳菌
<i>Fomitopsis pinicola</i>		<i>Trametes versicolor</i>	<i>Hymenochaete intricata</i>	<i>Steccherinum ochraceum</i>
缠结锈革菌		桦附毛孔菌		绒毛韧革菌
<i>Hymenochaete intricata</i>		<i>Trichaptum pargamenum</i>	<i>Trametes versicolor</i>	<i>Stereum subtomentosum</i>
云芝			冷杉附毛孔菌	云芝
<i>Trametes versicolor</i>			<i>Trichaptum abietinum</i>	<i>Trametes versicolor</i>
桦附毛孔菌			褐紫附毛孔菌	冷杉附毛孔菌
<i>Trichaptum pargamenum</i>			<i>Trichaptum fuscoviolaceum</i>	<i>Trichaptum abietinum</i>
褐紫附毛孔菌				褐紫附毛孔菌
<i>Trichaptum fuscoviolaceum</i>				<i>Trichaptum fuscoviolaceum</i>

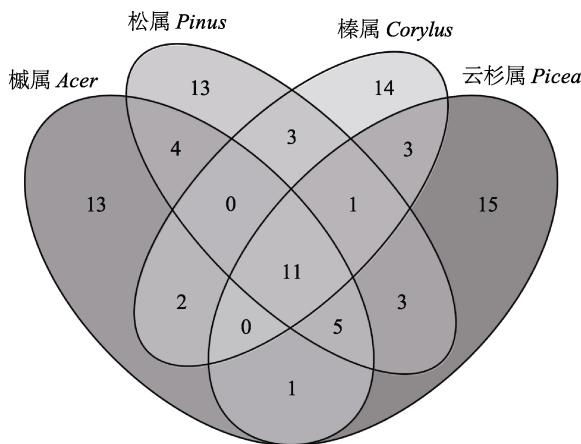


图2 丰林国家级自然保护区固定样地中不同优势倒木上的木腐真菌种类

Fig. 2 Wood-decaying fungi on different dominant hosts in a permanent plot in Fenglin National Nature Reserve

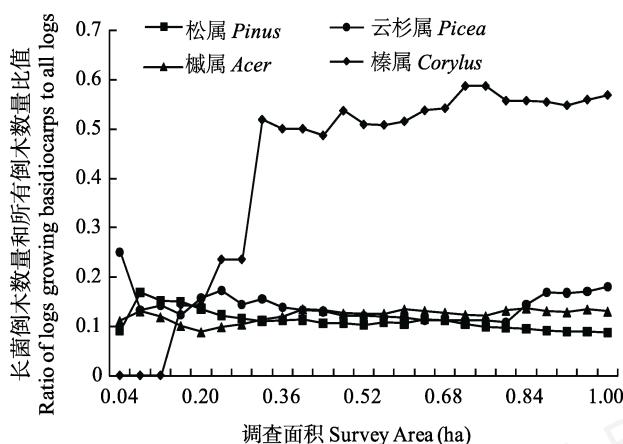


图3 样地中不同优势倒木上发生子实体的概率随调查面积的变化

Fig. 3 Change of dead wood growing basidiocarps to all dead wood of different dominant hosts with the investigating area arising in a permanent plot

3 讨论

本研究在丰林国家级自然保护区固定样地中 5 ha 的调查区域内, 记录真菌个体数 295 份 93 种, Shannon 多样性指数为 3.86, 推测丰林国家级自然保护区阔叶红松林中的木腐真菌多样性较高, 主要是由于本研究开展调查的固定样地处于丰林国家级自然保护区的核心地带, 林分保护良好, 人为干扰小, 倒木数量众多, 为木腐真菌的生长提供了适宜的环境和丰富的基质。

在特定的森林生态系统中, 木腐真菌的种类和数量与林分中的优势树种具有直接相关性。在丰林国家级自然保护区固定样地中, 优势树种松属、云杉属、槭属和榛属的倒木上生长了已记录真菌总数 88.81% 的木腐真菌。而不同的寄主倒木上其真菌种类组成也具有较大的差异, 能同时生长在这 4 类倒木上的真菌仅有 11 种, 各树种的特有真菌种类分布占到各自所有真菌种类的近 30% 左右, 表明林分树种类越丰富, 木腐真菌的种数越多。温带森林生态系统中优势树种的种数相对较少, 丰林国家级自然保护区阔叶红松林中优势树种主要有松属、云杉属、槭属和榛属, 而在长白山国家级自然保护区阔叶红松林中优势树种主要有槭属、椴属 (*Tilia*)、栎属 (*Quercus*) 和松属, 这 4 种优势树种上汇聚了该林分中 86.6% 的真菌个体(魏玉莲和李通, 2017)。相比而言, 亚热带和热带地区的森林生态系统中林分类型更为多样, 优势树种相对数量也更多, 因此林分中的木腐真菌数量和种类比温带森林生态系统更多(Zhou et al., 2011)。

前期研究发现, 在长白山自然保护区阔叶红松林中, 随着研究面积的增加, 木腐真菌的多度呈线性增长, 但真菌种数的增长则符合Logistic模型, 物种数量在0~4 ha的范围内增长迅速; 当面积达到4 ha时, 真菌种数已占到13 ha中的90%; 当调查面积超过4 ha后, 其种-面积增长曲线逐渐变缓, 增加的真菌种类数量减少(Wei et al, 2014)。可见, 在某一特定的林分中, 木腐真菌的种数并非无限增长, 其种类组成和数量受林分中树种种类的限制; 但真菌多度却随倒木数量的增加而增多, 两者之间呈线性关系。本研究结果显示, 这种线性关系即表现为在某种寄主的倒木中, 生长有子实体的倒木数量与该树种所有倒木数量的比值趋于一个常数。

在丰林国家级自然保护区固定样地中, 虽然松属倒木上仅有10.2%左右生长有木腐真菌的子实体, 且随着调查面积的增加有轻微降低的趋势, 但它作为阔叶红松林中的最优势树种, 其倒木上生长的真菌个体绝对数量却是最多的, 295份标本中有82份采集于红松倒木上, 占到所有子实体总数的27.8%; 而榛属倒木上生长子实体的比例最高, 约为53.7%, 子实体数量占总数的18.3%。由此可以看出, 并非所有的倒木上都能生长出真菌子实体, 究竟是什么原因在限制真菌子实体的发生? 子实体产生孢子是木腐真菌繁殖和扩散的主要途径, 我们推测在森林生态系统的真菌群落中存在一种调控机制, 限制真菌子实体的发生和孢子数量, 从而保证寄主倒木作为真菌生长的基质在较长时间范围内实现可持续发展, 因此尽管倒木数量较多, 但仅有一部分产生真菌子实体, 该设想还有待于进一步验证。

参考文献

- Berglund H, Edman M, Ericson L (2005) Temporal variation of wood fungi diversity in boreal old-growth forests: Implications for monitoring. *Ecological Applications*, 15, 970–982.
- Bi XH, Wei X, Deng X (2006) Ecological distribution and resource assessment of macrofungi in Korean pine virgin forest in Heilongjiang Province. *Chinese Journal of Forestry Science and Technology*, 31(5), 26–30. (in Chinese with English abstract) [毕湘红, 魏霞, 邓勋 (2006) 黑龙江省天然红松林大型真菌的生态分布与资源评价. 林业科技, 31(5), 26–30.]
- Chen JY, Bi LZ, Song GH, Zhang W, Wang QB, Liu YY, Jin GZ (2016) Characteristics of woody debris in mixed broad leaved-Korean pine forest plot in Fenglin National Nature Reserve in Xiao Hinggan Mountains, China. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 40(6), 76–84. (in Chinese with English abstract) [陈镜园, 毕连柱, 宋国华, 张伟, 王全波, 刘妍妍, 金光泽 (2016) 小兴安岭丰林阔叶红松林木质物残体的贮量特征分析. 南京林业大学学报(自然科学版), 40(6), 76–84.]
- Dai YC, Penttilä R (2006) Polypore diversity of Fenglin Nature Reserve, northeastern China. *Annales Botanici Fennici*, 43, 81–96.
- Harmon ME, Franklin JF, Swanson FJ, Sollins P, Gregory SV, Lattin JD, Anderson NH, Cline SP, Aumen NG, Sedell JR, Lienkaempere GW, Cromack K, Cummins KW (2004) Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research*, 34, 59–234.
- Heilmann-Clausen J, Christensen M (2004) Does size matter? On the importance of various dead wood fractions for fungal diversity in Danish beech forests. *Forest Ecology and Management*, 201, 105–117.
- Larsen MJ, Jurgenson MF, Harvey AE (1978) N₂ fixation associated with wood decayed by some common fungi in Western Montana. *Canadian Journal of Forest Research*, 8, 341–345.
- Larsen MJ, Jurgenson MF, Harvey AE (1982) N₂ fixation in brown-rotted soil wood in an inter-mountain Cedar-Hemlock ecosystem. *Forest Science*, 28, 292–296.
- Li Y, Li TH, Yang ZL, Bau T, Dai YC (2015) *Atlas of Chinese Macrofungal Resources*. Zhongyuan Farmers Press, Zhengzhou. (in Chinese) [李玉, 李泰辉, 杨祝良, 图力古尔, 戴玉成 (2015) 中国大型菌物资源图鉴. 中原农民出版社, 郑州.]
- Liu LX, Liu CZ, Mao ZJ (2011) Evaluation of forest ecosystem service functions in Fenglin Biosphere Nature Reserve, Heilongjiang Province. *Journal of Beijing Forestry University*, 33(3), 38–44. (in Chinese with English abstract) [刘林馨, 刘传照, 毛子军 (2011) 丰林世界生物圈自然保护区森林生态系统服务功能价值评估. 北京林业大学学报, 33(3), 38–44.]
- Renvall P (1995) Community structure and dynamics of wood-rotting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in northern Finland. *Karstenia*, 35, 1–51.
- Siiiton J (2001) Forest management, coarse woody debris and saprophytic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecological Bulletin*, 49, 11–41.
- Similä M, Kouki J, Mönkkönen M, Sippola AL, Huhta E (2006) Co-variation and indicators of species diversity: Can richness of forest-dwelling species be predicted in northern boreal forests? *Ecological Indicators*, 6, 686–700.
- Wang XY, Wei YL (2015) Floral composition and distribution characteristics of wood-decaying fungi in Dongling Mountain, Beijing. *Chinese Journal of Ecology*, 34, 2167–2172. (in Chinese with English abstract) [王小燕, 魏玉莲 (2015) 北京东灵山木腐菌主要种类的区系组成及分布特征. 生态学杂志, 34, 2167–2172.]
- Wei YL (2011) Polypore species diversity, floral composition,

- and distribution characteristics in Changbai Mountains, Northeast China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 22, 2711–2717. (in Chinese with English abstract) [魏玉莲 (2011) 长白山多孔菌物种多样性、区系组成及分布特征. *应用生态学报*, 22, 2711–2717.]
- Wei YL, Dai YC (2004) Ecological function of wood-inhabiting fungi in forest ecosystem. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 15, 1935–1938. (in Chinese with English abstract) [魏玉莲, 戴玉成 (2004) 木材腐朽菌在森林生态系统中的功能. *应用生态学报*, 15, 1935–1938.]
- Wei YL, Li T (2017) Community characters of wood-decaying fungi on dominant hosts in the broad-leaved Korean pine mixed forest in Changbai Mountain. *Chinese Journal of Ecology*, 36, 3209–3215. (in Chinese with English abstract) [魏玉莲, 李通 (2017) 长白山阔叶红松林优势树种的木腐真菌群落结构特征. *生态学杂志*, 36, 3209–3215.]
- Wei YL, Yuan HS, Wang XG, Qin WM (2014) Spatial distribution of wood-decaying fungi in an old-growth temperate forest. *Chiang Mai Journal of Science*, 41, 822–837.
- Zhang LY, Wei YL (2016) Species diversity and distribution characters of wood-decaying fungi in Fenglin Nature Reserve. *Chinese Journal of Ecology*, 35, 2745–2751. (in Chinese with English abstract) [张丽燕, 魏玉莲 (2016) 丰林自然保护区木材腐朽真菌发生规律及其物种多样性. *生态学杂志*, 35, 2745–2751.]
- Zhou LW, Hao ZQ, Wang Z, Wang B, Dai YC (2011) Comparison of ecological patterns of polypores in three forest zones in China. *Mycology*, 2, 260–275.

(责任编辑: 郭良栋 责任编辑: 闫文杰)



•研究报告•

大小兴安岭针叶树倒木上木腐真菌的物种多样性

崔宝凯¹ 袁海生² 周丽伟² 何双辉¹ 魏玉莲^{2*}

1(北京林业大学微生物研究所, 北京 100083)

2(中国科学院沈阳应用生态研究所, 中国科学院森林生态与管理重点实验室, 沈阳 110016)

摘要: 木腐真菌在森林生态系统中具有丰富的物种多样性, 并在倒木的降解过程中发挥重要的生态功能。针叶树是大小兴安岭森林生态系统的的优势树种, 因此研究针叶树倒木木腐真菌物种多样性和影响其物种分布的相关环境因子有助于揭示大小兴安岭森林生态系统物质循环的机理。本研究收集了近16年对大小兴安岭地区冷杉属(*Abies*)、落叶松属(*Larix*)、云杉属(*Picea*)和松属(*Pinus*) 4类针叶树倒木上1,561份木腐真菌标本的采集信息, 统计了物种种类及其腐朽类型, 并选取具有代表性的地点开展木腐真菌群落多样性及其与环境因子的相关性分析。结果显示, 大小兴安岭针叶树倒木木腐真菌有166种, 隶属于70属, 其中白腐真菌有111种, 占所有种类的66.9%, 褐腐真菌为55种, 占所有种类的33.1%。在4类针叶树倒木上均能生长的真菌种类有19种, 占所有种类的11.5%, 其中柔丝干酪孔菌(*Oligoporus sericeomollis*)是各类倒木上木腐真菌群落中的优势种。大兴安岭地区落叶松属为优势寄主, 其倒木上生长的木腐真菌种类数和个体数在4类倒木中均为最高; 而小兴安岭地区松属倒木上木腐真菌种类数和个体数比其他3类倒木高, 是该地区的优势寄主。对6个代表性地区木腐真菌群落的研究显示, 有11种真菌在6个地区均有分布, 小兴安岭地区木腐真菌多样性普遍高于大兴安岭地区; 聚类分析显示树种比地理位置对木腐真菌物种分布的影响更大。

关键词: 木腐真菌; 物种多样性; 针叶树; 大小兴安岭

Diversity of wood-decaying fungi in conifer trees of the Greater and Lesser Khinggan Mountains

Baokai Cui¹, Hai-Sheng Yuan², Liwei Zhou², Shuanghui He¹, Yulian Wei^{2*}

1 Institute of Microbiology, Beijing Forestry University, Beijing 100083

2 Key Laboratory of Forest Ecology and Management, Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016

Abstract: Wood-decaying fungi have rich species diversity and play an important role in the decomposition of fallen wood in forest ecosystems. Conifer trees are dominant in the forest ecosystems of the Greater and Lesser Khinggan Mountains. Therefore, it is necessary to determine wood-decaying fungal species diversity in conifers and which factors influence their distribution in order to understand substance cycling in the forest ecosystems of the Greater and Lesser Khinggan Mountains. Over 16 years, 1,561 samples of wood-decaying fungi were collected from conifer trees (including *Larix*, *Pinus*, *Abies* and *Picea*) in the Greater and Lesser Khinggan Mountains. The host and fungal species and their rotting types were recorded, and the relationship between the fungal species distribution and potential influencing factors was analyzed. The results showed that there were 166 species belonging to 70 fungal genera found in the conifer wood of the Greater and Lesser Khinggan Mountains. This included 111 white-rot species (66.9%) and 55 brown-rot species (33.1%). Among the 166 fungal species, 19 species (11.5%) grew on all conifers. In the Greater Khinggan Mountains, larch was the dominant host, with the highest number of species and individuals of wood-decaying fungi found there. In contrast, pine was the dominant host in the Lesser Khinggan Mountains. This study of six typical sites showed that the biodiversity of wood-decaying fungi was higher in the Lesser Khinggan Mountains than the Greater Khinggan Mountains, with only 11 species occurring in all six sites. Further, the

研究报告

收稿日期: 2019-02-26; 接受日期: 2019-04-25

基金项目: 科技部科技基础性工作专项(2014FY210400)和国家自然科学基金(31870018)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: weiyulianer@sina.com

tree species had greater influence on the distribution of wood-decaying fungi than the site locations.

Key words: wood-decaying fungi; diversity; conifers; the Greater and Lesser Khinggan Mountains

森林中倒木的降解对于生态系统的碳氮循环和土壤形成以及生物多样性的维持具有重要的作用(Jonsson et al, 2005)。木腐真菌是倒木上一类非常重要的腐生生物类群, 可通过分泌各种水解酶分解倒木中的纤维素、半纤维素和木质素, 促进森林生态系统物质循环, 为其他生物提供栖息地和食物, 并能帮助林分进行天然更新等(Krajick, 2001; Moore et al, 2004)。木腐真菌大部分种类属于高等担子菌, 目前该类真菌的分类学研究已开展了200余年, 如Ryvarden等系统地报道了欧洲、北美洲和亚洲的多孔类担子菌种类(Gilbertson & Ryvarden, 1986, 1987; Ryvarden & Gilbertson, 1993a, b; Núñez & Ryvarden, 2000, 2001), 中国目前已报道的木腐真菌约有2,000余种(戴玉成和庄剑云, 2010; Dai, 2011, 2012)。

大小兴安岭位于中国东北部, 是中国最重要的林业基地之一, 是地带性顶极和同纬度森林植物种质资源多样性最为丰富的地区, 也是《中国生物多样性保护战略与行动计划》(2011–2030)规定的生物多样性保护优先区域。大兴安岭地区是我国仅有的寒温带地区, 森林覆盖率为64.59%, 属于东西伯利亚北方明亮针叶林的一部分, 是在气候寒冷、具有多年冻土的环境条件下形成的。该区树种组成简单, 兴安落叶松(*Larix gmelinii*)占有绝对优势。小兴安岭林区是我国的重要林区之一, 对调节东北平原和华北平原气候, 缓解全球气候变暖, 都具有不可或缺的生态功能, 其水平地带性植被是以红松(*Pinus koraiensis*)为建群种的针阔混交林, 主要形成3个演替系列, 即中生系列、旱生系列和湿生系列。植物区系属长白植物区系小兴安岭亚区, 拥有一些古老、原始成分, 具有较高的生物多样性。

大小兴安岭林区作为我国最重要的森林资源库, 也是我国东北地区木腐真菌的重要分布地区。针叶树是大小兴安岭地区极为重要的建群树种, 针叶树倒木的降解对于该地区森林生态系统物质循环具有决定性作用, 研究大小兴安岭地区针叶树倒木上的木腐真菌物种组成和影响其分布的相关环境因子可为揭示该地区森林生态系统中物质循环

的内在机理提供科学依据。关于大小兴安岭地区的木腐真菌物种多样性已有学者开展了一些研究, 包括物种区系组成、种群结构、分布特征和发生规律等(余长军等, 2004; Dai & Penttilä, 2006; 崔宝凯和余长军, 2011; 张丽燕和魏玉莲, 2016)。针叶树倒木作为木腐真菌重要的生长基质, 其真菌种类数量很多。2003年, 戴玉成、魏玉莲等陆续报道了中国红松倒木上至少有102种木腐真菌(Dai & Wei, 2003; 魏玉莲, 2011), 落叶松属(*Larix*)倒木上有107种(武斌和魏玉莲, 2013), 而云杉属(*Picea*)倒木上有71种(Dai et al, 2003)。但上述研究均侧重于某一方面, 对大小兴安岭地区所有针叶树倒木上的木腐真菌总体情况目前尚不清楚。

有研究显示, 寄主种类、地理位置等因素对木腐真菌种类分布有着重要影响(Lindblad, 2001; Ódor et al, 2006; Gilbert et al, 2008)。而大小兴安岭分属于寒温带和北温带, 其中针叶树的分布范围也比较广泛, 那么在大小兴安岭地区, 同一地点不同针叶树倒木上的真菌种类是否相同? 不同区域同一种针叶树倒木上的木腐真菌种类有无差异? 寄主种类和地理位置如何影响木腐真菌种类分布? 为解决上述问题, 本研究收集了自2002年起在大小兴安岭地区野外采集并记录的真菌标本信息, 统计落叶松属、松属(*Pinus*)、云杉属和冷杉属(*Abies*) 4类针叶树倒木上的木腐真菌种类, 综合分析不同寄主倒木上真菌种类的组成差异及其成因; 选取具有代表性的研究地点, 采用聚类分析的手段对不同地点、不同寄主倒木上木腐真菌物种组成进行相似度比较, 分析寄主种类和地理位置对木腐真菌种类分布的影响, 以期揭示大小兴安岭木腐真菌群落的多样性形成机制。

1 研究区域概况

大兴安岭($50^{\circ}05' \text{--} 53^{\circ}33' \text{ N}$, $121^{\circ}11' \text{--} 127^{\circ}01' \text{ E}$)北起黑龙江畔, 南至西拉木伦河上游谷地, 呈东北–西南走向。林区属寒温带大陆性季风气候, 冬季寒冷干燥而漫长。年平均最高气温为 5°C , 1月平均最高气温 -19.5°C ; 年平均最低气温 -10.5°C , 1月平均

最低气温 -30.5°C 。无霜期80–110 d, 冰冻期达6–7个月, 最大积雪深度30 cm。大兴安岭林区降水自东向西递减, 年降水量为438–530 mm, 是中国面积最大的林区, 木材贮量占中国的一半, 主要树种有兴安落叶松、红皮云杉(*Picea koraiensis*)、白桦(*Betula platyphylla*)等^①。

小兴安岭($45^{\circ}50' \text{--} 51^{\circ}10' \text{ N}, 125^{\circ}20' \text{--} 131^{\circ}20' \text{ E}$)位于黑龙江省的东北部, 北部及东北部以黑龙江为界, 与俄罗斯隔江相望, 西北部大致以黑河市的爱辉区和嫩江县与大兴安岭相连, 东部突入三江平原, 东南部隔松花江谷地与张广才岭相望, 西南部与嫩江平原相连。受海洋暖湿气流和西伯利亚冷空气的双重影响, 小兴安岭地区四季分明, 气候湿润, 属于明显的北温带大陆季风气候区, 冬长夏短, 夏季温热多雨, 冬季严寒干燥, 南、北坡气候差异较大。年平均气温仅在 -1 到 1°C 之间, 最热月(7月)平均气温在 $20\text{--}22^{\circ}\text{C}$, 极端最高气温可达 38°C , 最冷月(1月)气温为 -23 至 -28°C , 极端最低气温可达 -45°C 。无霜期100–120 d。主要树种有红松、兴安落叶松、冷杉、红皮云杉、白桦、栎树、椴树等^①。

2 研究方法

2.1 野外调查

2002–2018年对大小兴安岭林区开展了连续17年的野外调查, 包括该地区的自然保护区、国家森林公园、林场等。调查时详细记录木腐真菌的采集地点、寄主树种等, 并对木腐真菌子实体及其生境

拍照, 采集标本带回实验室进行鉴定。

为查明地理位置和寄主倒木种类对木腐真菌群落组成的影响, 在大兴安岭和小兴安岭分别选取3个具有代表性的地点(表1), 统计不同地点4类针叶树倒木上木腐真菌的种类组成。

2.2 分类鉴定

依托相差显微镜(Nikon80i, Japan), 根据标本的子实体形态特征、菌丝结构、孢子和其他一些主要分类性状对标本进行鉴定。对通过形态和微观结构依然不能确定的种类, 采用分子生物学手段, 使用Phire® Plant Direct PCR Kit (Finnzymes, Finland)试剂盒, 从标本中提取DNA, 通过PCR获取ITS (PCR扩增和测序引物: ITS2、ITS4和ITS5)、LSU-rDNA (PCR和测序引物: LR0R、LR3R、LR3和LR7)等基因片段进行测序。同时从GenBank中获取相关的可信序列, 运用ClustalX 2.0软件对上述分子序列进行比对, 用ModelTest软件基于corrected Akaike information criterion标准预测其最适合的进化分析模型和参数。根据得出的最适进化模型和参数, 运用PAUP 4.0b10、MrBayes 3.2和PhyML 3.0软件分别采用最大简约法、贝叶斯法和最大似然法构建系统发育树, 最终结合形态特征确定该物种种类。

2.3 生态习性确定

根据对木腐真菌标本的鉴定结果, 参考相关文献确定腐朽类型(白腐或褐腐) (Ryvarden & Gilbertson, 1993a, b; Núñez & Ryvarden, 2000, 2001)。

表1 大小兴安岭代表性地点位置及林分特征

Table 1 Location and forest type of six typical sites of the Greater and Lesser Khinggan Mountains

山脉 Mountain	地点 Site	经度 Longitude (E)	纬度 Latitude (N)	林分类型 Forest type
大兴安岭 Greater Khinggan Mountain	阿尔山森林公园 A'ershan Forest Park	119°28'–121°23'	46°39'–47°39'	寒温带阔叶落叶松林 Cold temperate broad-leaved larch forest
	呼中自然保护区 Huzhong Nature Reserve	122°39'–124°21'	51°14'–52°25'	寒温带原始针叶林 Cold temperate coniferous forest
	根河林场 Genhe Forest Farm	120°12'–122°55'	50°20'–52°30'	寒温带原始针叶林 Cold temperate coniferous forest
小兴安岭 Lesser Khinggan Mountain	丰林自然保护区 Fenglin Nature Reserve	128°58'–129°15'	48°02'–48°12'	温带阔叶红松林 Temperate broad-leaved Korean pine forest
	宁安林场 Ning'an Forest Farm	128°7'–130°0'	44°27'–48°31'	温带阔叶红松林 Temperate broad-leaved Korean pine forest
	联营林场 Lianying Forest Farm	129°39'–130°47'	47°32'–48°23'	温带阔叶红松林 Temperate broad-leaved Korean pine forest

^①夏祥友 (2016) 森林经营对东北林区主要森林类型蓄水保土功能的影响. 硕士学位论文, 东北林业大学, 哈尔滨.

2.4 数据统计分析

统计大小兴安岭地区冷杉属、落叶松属、云杉属和松属倒木上采集的所有木腐真菌标本的数量和种类，应用Jaccard指数对不同地点不同倒木上的木腐真菌种类进行聚类分析，采用Excel表格完成数据分析，采用Shannon多样性指数、Simpson多样性指数和Pielou均匀度指数进行多样性分析，采用R软件(Version 3.1.2)的Vegan软件包计算，聚类图绘制采用R软件完成。

3 结果

3.1 大小兴安岭地区4种针叶树倒木上木腐真菌种类

本研究采集了1,561份标本，经鉴定共有166种，分属于70个属。其中白腐真菌共有111种，占所有种类的66.9%，褐腐真菌为55种，占总数的33.1%（附录1）。

不同针叶树倒木上生长的木腐真菌种类组成有较大差异，落叶松属倒木上生长的木腐真菌种类最多，共有103种；其次是松属，有92种；云杉属有63种；冷杉属最少，为48种。综合不同寄主倒木上的木腐真菌种群进行相似度分析，发现大小兴安岭地区一些真菌种类专性生长于单一寄主倒木上，具有较为单一的生态位，其中落叶松属上的种类最多，有42种，占落叶松属倒木上生长种类数的39.4%，大兴安岭地区9种，小兴安岭地区19种，大小兴安岭地区均有分布的是13种；其次是松属，有34种，占松属倒木上木腐真菌种类数的37.4%，其中大兴安岭地区8种，小兴安岭地区17种，大小兴安岭地区均有分布的9种。相比而言，在大小兴安岭地区，单一生长在冷杉属和云杉属倒木上的种类相对较少，冷杉属为5种，云杉属有7种。而在4类针叶树倒木上均能生长的种类有19种，占所有种类的11.5%，是寄主范围比较广泛的种类（图1）。

比较4类针叶树倒木上褐腐真菌的种类组成，发现共有种类为11种，占共有种类总数的57.9%，分别是厚层淀粉伏孔菌(*Amyloporia crassa*)、黄淀粉伏孔菌(*A. xantha*)、异形薄孔菌(*Antrodia heteromorpha*)、红缘拟层孔菌(*Fomitopsis pinicola*)、玫瑰红层孔菌(*Rhodofomes rosea*)、喜干褐褶菌(*Gloeophyllum protractum*)、深褐褶菌(*G. sepiarium*)、骨干酪孔菌(*Oligoporus obductus*)、柔丝干酪孔菌(*O. sericeomollis*)、软帕氏孔菌(*Parmastomyces mollissimus*)、

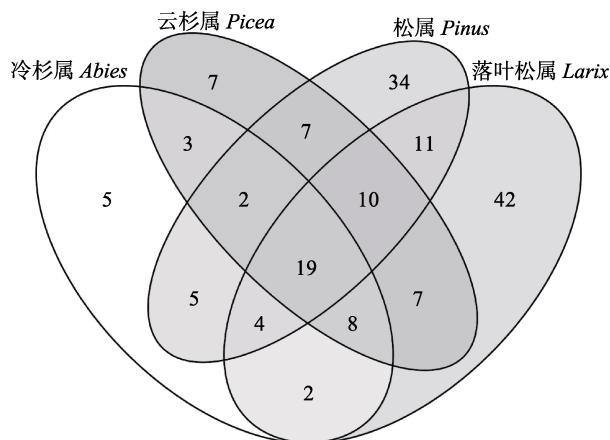


图1 大小兴安岭不同针叶树倒木上木腐真菌种类

Fig. 1 Wood-decaying fungi on different conifers in the Greater and Lesser Khinggan Mountains

白褐波斯特孔菌(*Postia leucomallella*)，这些真菌是大小兴安岭地区针叶树上分布最为广泛的物种，一些种类也是不同寄主倒木上的优势真菌(个体数超过该类寄主倒木上真菌总数的10%)，如落叶松附毛孔菌既专性寄生于落叶松倒木上，也是该类倒木上的优势种；而柔丝干酪孔菌在4类倒木上均有分布，其数量也比较多(表2)。

3.2 大小兴安岭代表性地点木腐真菌群落多样性

对采集于大小兴安岭6个代表性地点的1,049份标本进行多样性分析，结果显示丰林的Shannon多样性指数和Simpson指数均为最高，而阿尔山地区无论是多样性指数还是均匀度指数都最低。呼中自然保护区采集的标本数为134份，仅比根河林场少2份(136份)，但物种数却少了13种，多样性指数也低于根河林场(表3)。

对上述6个代表性地点的木腐真菌按照不同寄主进行归类，丰林自然保护区红松倒木上生长的木腐真菌种类数量最多，有51种；其次是宁安地下森林，有45种。丰林与根河的落叶松倒木上木腐真菌的种类最多，均为41种，其次是宁安地下森林中的落叶松倒木，真菌数量为38种。寒温带针叶林的3个地点(根河、阿尔山和呼中)中，落叶松倒木上的真菌种类数量明显高于本地区其他树种，而3个温带针阔混交林(联营、丰林和宁安)中红松倒木上的真菌数量均为最多，高于其他3个树种，落叶松倒木上的真菌数量次之。相比而言，云杉属和冷杉属倒木上的木腐真菌种类数量比较低，表现出明显的寄主差异性(图2)。

表2 大小兴安岭6个代表性地点4类针叶树倒木上的优势木腐真菌种类

Table 2 Dominant wood-decaying fungal species on four conifers in 6 typical sites of the Greater and Lesser Khinggan Mountains

优势种 Dominant species	寄主 Host			
	云杉属 <i>Picea</i>	冷杉属 <i>Abies</i>	落叶松属 <i>Larix</i>	松属 <i>Pinus</i>
黄淀粉伏孔菌 <i>Amyloporia xantha</i>		+	+	+
狭檐薄孔菌 <i>Antrodia serialis</i>	+			+
威兰薄孔菌 <i>Antrodia vaillantii</i>		+		
哈蒂嗜蓝孢孔菌 <i>Fomitiporia hartigii</i>	+			
红缘拟层孔菌 <i>Fomitopsis pinicola</i>			+	+
白膏新小薄孔菌 <i>Neoantrodiella gypsea</i>	+			+
深褐褶菌 <i>Gloeophyllum sepiarium</i>			+	
东方异担子菌 <i>Heterobasidion orientale</i>	+			
柔丝干酪孔菌 <i>Oligoporus sericeomollis</i>	+	+	+	+
软帕氏孔菌 <i>Parmastomycetes mollissimus</i>	+			+
紫衫帕氏孔菌 <i>Parmastomycetes taxi</i>		+		
落叶松木层孔菌 <i>Phellinus laricis</i>	+			
灰蓝波斯特孔菌 <i>Postia caesia</i>		+		
粉红层孔菌 <i>Rhodofomes cajanderi</i>	+			
玫瑰红层孔菌 <i>Rhodofomes rosea</i>			+	
落叶松附毛孔菌 <i>Trichaptum laricinum</i>			+	

表3 大小兴安岭6个代表性地点4类针叶树倒木上木腐真菌物种多样性

Table 3 Diversity of wood-decaying fungi on four conifers in 6 typical sites of the Greater and Lesser Khinggan Mountains

地点 Sites	多度 Abundance	物种数 No. of species	Shannon多样性指数 Shannon diversity index	Simpson多样性指数 Simpson diversity index	Pielou均匀度指数 Pielou evenness index
根河 Genhe	136	70	4.02	0.98	0.95
阿尔山 A'ershan	223	40	3.04	0.93	0.82
呼中 Huzhong	134	57	3.74	0.96	0.93
联营 Lianying	83	50	3.74	0.97	0.96
丰林 Fenglin	284	88	4.10	0.98	0.92
宁安 Ning'an	189	80	4.07	0.98	0.93

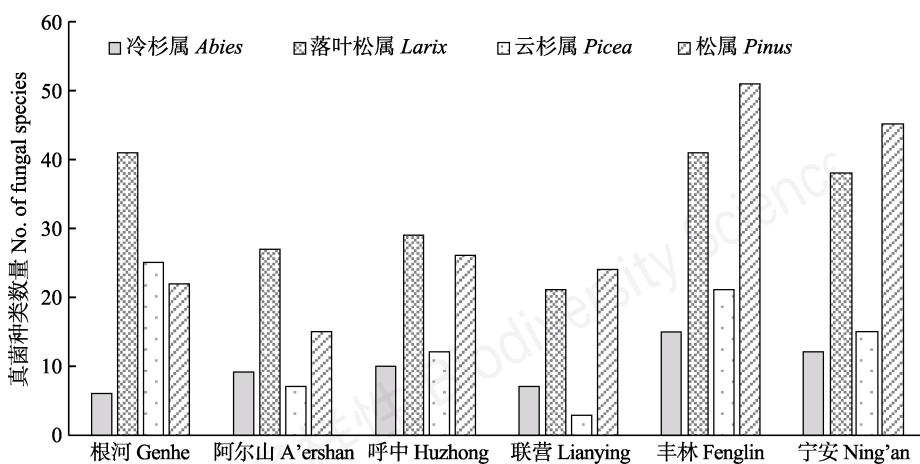


图2 大小兴安岭6个代表性地点4种针叶树倒木上木腐真菌的物种数量

Fig. 2 Species number of wood-decaying fungi on four conifers in 6 typical sites of the Greater and Lesser Khinggan Mountains

在上述6个代表性地点所采集的标本中，有些种类分布极为广泛，如异形薄孔菌、狭檐薄孔菌(*Antrodia serialis*)、黄淀粉伏孔菌、粉红层孔菌(*Rhodofomes cajanderi*)、红缘拟层孔菌、香褐褶菌(*Gloeophyllum odoratum*)、深褐褶菌、淡黄丝齿菌(*Hyphodontia flavipora*)、骨干酪孔菌、硫小木层孔菌(*Phellinidium sulphurascens*)、褐紫附毛孔菌(*Trichaptum fuscoviolaceum*)等11种在6个地区均有记录；而鲜黄拟变孔菌(*Anomoloma flavissimum*)、林氏二丝孔菌(*Diplomitoporus lindbladii*)、粉红层孔菌、玫瑰红层孔菌、芳香皱皮孔菌(*Ischnoderma benzoinum*)、皱纹孔菌(*Junghuhnia collabens*)、柔丝干酪孔菌、软帕氏孔菌、落叶松木层孔菌(*Phellinus laricis*)、松木层孔菌(*P. pini*)、灰蓝波斯特孔菌(*Postia caesia*)、脆波斯特孔菌(*P. fragilis*)、常见干皮孔菌(*Skeletocutis vulgaris*)、落叶松附毛孔菌(*Trichaptum laricinum*)等14种也广泛分布于5个地区。

根据各样点所采集的标本数量统计其优势种类，发现上述广泛分布于各样点的种类其出现频次也较高(表4)，是该地区的优势种，如黄淀粉伏孔菌、柔丝干酪孔菌等；但也有个别种类仅分布于特定地区，如帕拉斯小薄孔菌(*Antrodiella pallasii*)只采集

于联营林场。

不同地区不同树种上木腐真菌的聚类分析结果显示(图3)，24个木腐真菌群落之间有3个显著的集合，云杉属集合、落叶松属集合和松属集合。云杉属集合中均为云杉属倒木上的真菌群落，首先聚在一起的plot19和plot11是丰林云杉和呼中云杉，随后是阿尔山云杉(plot7)和联营云杉(plot15)，从地点上来看分别隶属于小兴安岭和大兴安岭地区；而落叶松属集合中主要是落叶松倒木上的真菌群落，但出现了来自阿尔山冷杉的特殊群落；松属集合全部是红松倒木上的真菌群落，小兴安岭宁安红松(plot24)和大兴安岭呼中红松(plot12)首先聚到一起，而丰林红松和根河红松倒木上的真菌群落组成与其也有较高的相似性。上述结果可见寄主种类对木腐真菌群落组成的影响超过了地理位置。

地理位置对真菌群落的组成也具有较为明显的影响。大兴安岭地区的呼中冷杉(plot9)和阿尔山红松(plot8)倒木上的木腐真菌群落具有更高的相似性；小兴安岭地区的宁安冷杉(plot21)和联营红松(plot16)倒木上的木腐真菌物种组成更为接近；阿尔山的冷杉(plot5)和根河的落叶松(plot2)聚在一起。

可见在大小兴安岭地区，决定木腐真菌群落组

表4 大小兴安岭6个代表性地点针叶树倒木上木腐真菌的优势物种

Table 4 Dominant wood-decaying fungal species on four conifers in 6 typical sites of the Greater and Lesser Khinggan Mountains

优势种 Dominant species	代表性地点 Typical sites						
	根河 Genhe	阿尔山 A'ershan	呼中 Huzhong	联营 Lianying	丰林 Fenglin	宁安 Ning'an	
黄淀粉伏孔菌 <i>Amyloporia xantha</i>	*	*	*	*	*	*	*
狭檐薄孔菌 <i>Antrodia serialis</i>	*			*			
帕拉斯小薄孔菌 <i>Antrodiella pallasii</i>				*			
红缘拟层孔菌 <i>Fomitopsis pinicola</i>				*	*		
深褐褶菌 <i>Gloeophyllum sepiarium</i>	*	*					
淡黄丝齿菌 <i>Hyphodontia flavipora</i>	*						
白膏新小薄孔菌 <i>Neoantrodiella gypsea</i>						*	
骨干酪孔菌 <i>Oligoporus obductus</i>			*				
柔丝干酪孔菌 <i>Oligoporus sericeomollis</i>	*	*			*	*	
软帕氏孔菌 <i>Parmastomyces mollissimus</i>						*	
微酸多年卧孔菌 <i>Perenniporia subacida</i>	*						*
落叶松木层孔菌 <i>Phellinus laricis</i>	*	*					
黑线木层孔菌 <i>Phellinus nigrolimitatus</i>	*						
冷杉附毛孔菌 <i>Trichaptum abietinum</i>	*				*		
褐紫附毛孔菌 <i>Trichaptum fuscoviolaceum</i>			*		*		
落叶松附毛孔菌 <i>Trichaptum laricinum</i>	*	*	*				

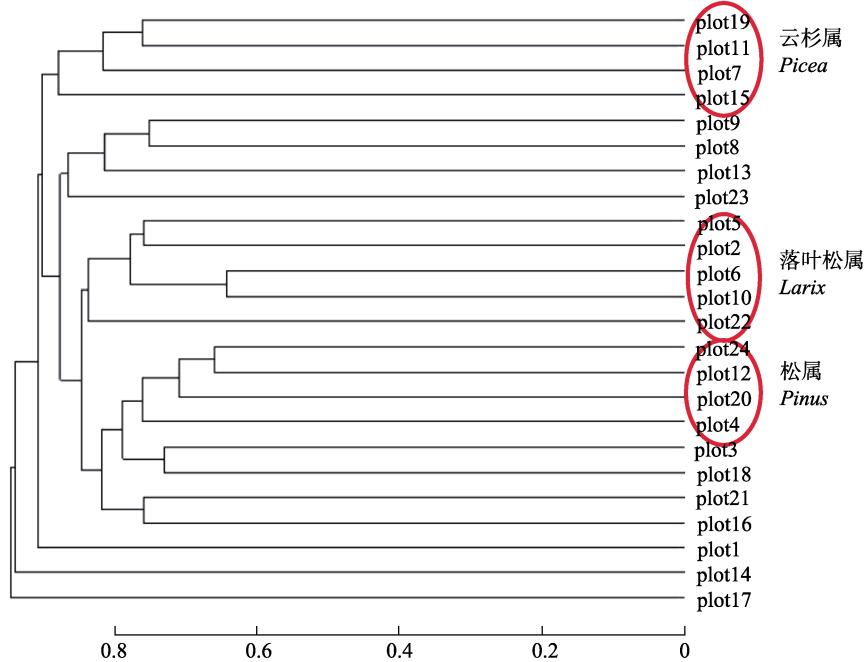


图3 大小兴安岭地区针叶树倒木上木腐真菌群落聚类树状图。plot1: 根河冷杉; plot2: 根河落叶松; plot3: 根河云杉; plot4: 根河红松; plot5: 阿尔山冷杉; plot6: 阿尔山落叶松; plot7: 阿尔山云杉; plot8: 阿尔山红松; plot9: 呼中冷杉; plot10: 呼中落叶松; plot11: 呼中云杉; plot12: 呼中红松; plot13: 联营冷杉; plot14: 联营落叶松; plot15: 联营云杉; plot16: 联营红松; plot17: 丰林冷杉; plot18: 丰林落叶松; plot19: 丰林云杉; plot20: 丰林红松; plot21: 宁安冷杉; plot22: 宁安落叶松; plot23: 宁安云杉; plot24: 宁安红松。

Fig. 3 Dendrogram of wood-decaying fungal communities on different conifers in the Greater and Lesser Khinggan Mountains. plot1, Genhe-*Abies*; plot2, Genhe-*Larix*; plot3, Genhe-*Picea*; plot4, Genhe-*Pinus*; plot5, A'ershan-*Abies*; plot6, A'ershan-*Larix*; plot7, A'ershan-*Picea*; plot8, A'ershan-*Pinus*; plot9, Huzhong-*Abies*; plot10, Huzhong-*Larix*; plot11, Huzhong-*Picea*; plot12, Huzhong-*Pinus*; plot13, Lianying-*Abies*; plot14, Lianying-*Larix*; plot15, Lianying-*Picea*; plot16, Lianying-*Pinus*; plot17, Fenglin-*Abies*; plot18, Fenglin-*Larix*; plot19, Fenglin-*Picea*; plot20, Fenglin-*Pinus*; plot21, Ning'an-*Abies*; plot22, Ning'an-*Larix*; plot23, Ning'an-*Picea*; plot24, Ning'an-*Pinus*.

成的首要因素是寄主种类，其次是地理位置。

4 讨论

木腐真菌是以木材为生长基质的一类大型真菌，能够全部或部分降解木材中的木质素、纤维素和半纤维素。依据其降解方式的不同，可以分为白色腐朽和褐色腐朽。不同的木腐真菌类型具有不同的生态功能，白色腐朽真菌产生纤维素酶和木质素酶，能够分解木材细胞壁的所有成分，木材丧失维持强度的纤维结构直至深度腐烂，呈现浅色的柔软片状或纤维状，木材被彻底降解，其残留物在森林土壤中不稳定，最终与土壤彻底融合，从而实现森林生态系统的物质循环。而褐色腐朽则是有选择的降解木材中的纤维素和半纤维素，不能降解木质素，其残留物为褐色立方体小块，其结构在土壤中非常稳定，是森林土壤重要的有机组成部分，能够改善土壤结构(Ryvarden & Melo, 2014)。木腐真菌中

大多数种类为白腐真菌，只有10%左右的真菌引起褐色腐朽，且一些褐腐真菌倾向于生长在针叶树倒木上，林分中针叶树对褐腐真菌的生长具有至关重要的影响。有研究显示，我国从西北到东南的不同森林类型中白腐真菌在各地木腐真菌中所占比例呈上升趋势，而褐腐真菌的比例总体呈下降趋势，其主要原因是阔叶树在林分中的比例由北到南逐渐增加，而针叶树在林分中的比例逐渐降低(王小燕和魏玉莲, 2015a)。在阔叶树为建群树种的林分中白腐真菌的比例非常高，如北京东灵山景区的倒木上白腐真菌占所有种类的93.3% (王小燕和魏玉莲, 2015b); 辽东山区森林生态系统中倒木上白腐真菌占所有种类的88%左右(张丽燕和魏玉莲, 2016)，而在红松为建群树种的林分中褐腐真菌的比例有了很大提高，如丰林自然保护区阔叶红松林中的褐腐真菌为29.9% (张丽燕和魏玉莲, 2016)，长白山自然保护区阔叶红松林中的褐腐真菌为25.6% (魏玉莲,

2011), 均显著高于阔叶树为建群种的林分类型。本文研究结果显示, 大小兴安岭地区针叶树倒木上的褐腐真菌比例达到了33%, 表明褐腐真菌在该森林生态系统物质循环中占据着比较重要的地位, 而它们对倒木的降解残留物对于大小兴安岭森林生态系统土壤结构组成和功能特性也具有较为重要的影响。

大兴安岭地处寒温带, 优势树种以落叶松为主, 伴生树种仅有白桦、杨树等, 而小兴安岭地处温带, 红松占据了林分中的优势地位, 伴生有槭属(*Acer*), 榉属, 桦属, 榆属(*Ulmus*)以及栎属(*Quercus*)等树种。林分中树种类数是影响木腐真菌种类数量的最重要因素之一, 因此, 大兴安岭和小兴安岭针叶树倒木上的木腐真菌种类组成具有较大的差异, 大兴安岭地区由于林分树种比较少, 所以针叶树倒木上真菌种类数较少。而从大兴安岭到小兴安岭, 随着林分中伴生树种的增加, 倒木上真菌物种数量也逐渐增多, 从仅生长在大兴安岭的20种到大小兴安岭均有分布的27种, 最后再到小兴安岭的41种。因此, 在研究地点和寄主对真菌群落影响的结果中, 树种表现出更明显的作用。

大小兴安岭地区的针叶树倒木上白腐真菌共有111种, 褐腐真菌为55种, 木腐真菌种类非常丰富, 它们在大小兴安岭地区的森林生态系统中各自发挥着重要的生态功能, 白腐真菌将倒木较为彻底地分解, 实现森林生态系统的物质循环, 褐腐真菌的残留物改善林分土壤结构, 促进森林更新, 因此需要重视对木腐真菌的生物保护, 尽量减少对其生境的干扰。戴玉成等(2010)在野外调查17年的基础上, 确定了48种多孔类木腐真菌濒危物种, 它们绝大部分生长于原始森林的倒木和腐朽木上, 几乎不能在人为干扰的林分内生存。而近年来原始森林的砍伐和天然林的减少, 对木腐真菌的生境造成了巨大的破坏, 许多物种濒临灭绝, 因此, 对木腐真菌的保护也就是对森林的保护。

参考文献

- Cui BK, Yu CJ (2011) Fungal flora and population structure of polypores in the Great Xingan Mountains. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 3700–3709. (in Chinese with English abstract)
[崔宝凯, 余长军 (2011) 大兴安岭林区多孔菌的区系组成与种群结构. 生态学报, 31, 3700–3709.]
- Dai YC (2011) A revised checklist of corticioid and hydnoid fungi in China for 2010. *Mycoscience*, 52, 69–79.
- Dai YC (2012) Polypore diversity in China with an annotated checklist of Chinese polypores. *Mycoscience*, 53, 49–80.
- Dai YC, Cui BK, Yuan HS, Wei YL (2010) A red list of polypores in China. *Mycosistema*, 29, 164–171. (in Chinese with English abstract) [戴玉成, 崔宝凯, 袁海生, 魏玉莲 (2010) 中国濒危的多孔菌. 菌物学报, 29, 164–171.]
- Dai YC, Liu CJ, Xu CB (2003) Polypores on spruce in Northeast China. *Chinese Forest Science and Technology*, 2, 12–15.
- Dai YC, Penttilä R (2006) Polypore diversity of Fenglin Nature Reserve, northeastern China. *Annales Botanici Fennici*, 43, 81–96.
- Dai YC, Wei YL (2003) Polypores on *Pinus koraiensis* in China. *Mycosistema*, 22(Suppl.), 118–125.
- Dai YC, Zhuang JY (2010) Numbers of fungal species hitherto known in China. *Mycosistema*, 29, 625–628. (in Chinese with English abstract) [戴玉成, 庄剑云 (2010) 中国菌物已知种数. 菌物学报, 29, 625–628.]
- Gilbert GS, Gorospe J, Ryvarden L (2008) Host and habitat preferences of polypore fungi in Micronesian tropical flooded forests. *Mycological Research*, 112, 674–680.
- Gilbertson RL, Ryvarden L (1986) North American polypores. 1. *Fungiflora*, 1–433.
- Gilbertson RL, Ryvarden L (1987) North American polypores. 2. *Fungiflora*, 434–885.
- Jonsson BG, Krus N, Ranius T (2005) Ecology of species living on dead wood—lessons for dead wood management. *Silva Fennica*, 39, 289–309.
- Krajick K (2001) Defending deadwood. *Science*, 293, 1579–1581.
- Lindblad I (2001) Diversity of poroid and some corticoid wood-inhabiting fungi along the rainfall gradient in tropical forests, Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 17, 353–369.
- Moore JC, Berlow EL, Coleman DC, de Ruiter PC, Dong Q, Hastings A, Johnson NC, McCann KS, Melville K, Morin PJ, NadelhoVer K, Rosemond AD, Post DM, Sabo JL, Scow KM, Vanni MJ, Wall DH (2004) Detritus, tropic dynamics and biodiversity. *Ecology Letters*, 7, 584–600.
- Núñez M, Ryvarden L (2000) East Asian polypores. 1. *Fungiflora, Synopsis Fungurom*, 13, 1–169.
- Núñez M, Ryvarden L (2001) East Asian polypores. 2. *Fungiflora, Synopsis Fungurom*, 14, 170–522.
- Ódor P, Heilmann-Clausen J, Christensen M, Aude E, van Dort KW, Piltaver A, Siller I, Veerkamp MT, Walleyn R, Standover T, van Hees AFM, Kosec J, Matocce N, Kraigher H, Grebenc T (2006) Diversity of dead wood inhabiting fungi and bryophytes in seminatural beech forests in Europe. *Biological Conservation*, 131, 58–71.
- Ryvarden L, Gilbertson RL (1993a) European polypores 1. *Synopsis Fungurom*, 6, 1–387.
- Ryvarden L, Gilbertson RL (1993b) European polypores 2.

- Synopsis Fungurom, 7, 388–743.
- Ryvarden L, Melo I (2014) Poroid fungi of Europe. Synopsis Fungurom, 31, 1–455.
- Wang XY, Wei YL (2015a) Population difference of polypores in northwest and southeast of China. Chinese Journal of Applied Ecology, 26, 3160–3166. (in Chinese with English abstract) [王小燕, 魏玉莲 (2015a) 我国西北和东南地区多孔菌种群差异. 应用生态学报, 26, 3160–3166.]
- Wang XY, Wei YL (2015b) Floral composition and distribution characteristics of wood-decaying fungi in Dongling Mountain, Beijing. Chinese Journal of Ecology, 34, 2167–2172. (in Chinese with English abstract) [王小燕, 魏玉莲 (2015b) 北京东灵山木腐菌主要种类的区系组成及分布特征. 生态学杂志, 34, 2167–2172.]
- Wei YL (2011) Polypore species diversity, floral composition, and distribution characteristics in Changbai Mountains, Northeast China. Chinese Journal of Applied Ecology, 22, 2711–2717. (in Chinese with English abstract) [魏玉莲 (2011) 长白山多孔菌物种多样性、区系组成及分布特征. 应用生态学报, 22, 2711–2717.]
- Wu B, Wei YL (2013) Polypore diversity in main natural larch forests in China. Chinese Journal of Applied Ecology, 24, 3237–3242. (in Chinese with English abstract) [武斌, 魏玉莲 (2013) 中国主要天然落叶松林的多孔菌多样性. 应用生态学报, 24, 3237–3242.]
- Yu CJ, Dai YC, Wang ZQ (2004) A preliminary study on wood-inhabiting fungi on charred wood in Daxinganling forest areas. Chinese Journal of Applied Ecology, 15, 1781–1784. (in Chinese with English abstract) [余长军, 戴玉成, 王政权 (2004) 大兴安岭林区火烧迹地木腐菌主要类群的初步研究. 应用生态学报, 15, 1781–1784.]
- Zhang LY, Wei YL (2016) Species diversity and distribution characters of wood-decaying fungi in Fenglin Nature Reserve. Chinese Journal of Ecology, 35, 2745–2751. (in Chinese with English abstract) [张丽燕, 魏玉莲 (2016) 丰林自然保护区木材腐朽真菌发生规律及其物种多样性. 生态学杂志, 35, 2745–2751.]

(责任编辑: 郭良栋 责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

附录1 大小兴安岭地区针叶树倒木上木腐真菌名录

Appendix 1 Checklist of wood-decaying fungi on conifer trees in the Greater and Lesser Khinggan Mountains
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019053-1.pdf>

附录1 大小兴安岭地区针叶树倒木上木腐真菌名录

Appendix 1 Checklist of wood-decaying fungi on conifer trees in the Greater and Lesser Khingan Mountains

编号	物种	寄主	腐朽类型
No.	Species	Host	Rotting type
1.	北方黑囊孔菌 <i>Amylocystis lapponica</i>	落叶松属 <i>Larix</i> , 云杉属 <i>Picea</i> , 松属 <i>Pinus</i>	褐腐 Brown rot
2.	碳淀粉伏孔菌 <i>Amyloporia carbonica</i>	落叶松属 <i>Larix</i> , 松属 <i>Pinus</i>	褐腐 Brown rot
3.	厚层淀粉伏孔菌 <i>Amyloporia crassa</i>	冷杉属 <i>Abies</i> , 落叶松属 <i>Larix</i> , 云杉属 <i>Picea</i> , 松属 <i>Pinus</i>	褐腐 Brown rot
4.	兴安淀粉伏孔菌 <i>Amyloporia hingganensis</i>	云杉属 <i>Picea</i> , 松属 <i>Pinus</i>	褐腐 Brown rot
5.	斜孔淀粉伏孔菌 <i>Amyloporia sinuosa</i>	冷杉属 <i>Abies</i> , 松属 <i>Pinus</i>	褐腐 Brown rot
6.	锡特卡淀粉伏孔菌 <i>Amyloporia sitchensis</i>	落叶松属 <i>Larix</i> , 云杉属 <i>Picea</i> , 松属 <i>Pinus</i>	褐腐 Brown rot
7.	拟斜孔淀粉伏孔菌 <i>Amyloporia subsinuosa</i>	松属 <i>Pinus</i>	褐腐 Brown rot
8.	黄淀粉伏孔菌 <i>Amyloporia xantha</i>	冷杉属 <i>Abies</i> , 落叶松属 <i>Larix</i> , 云杉属 <i>Picea</i> , 松属 <i>Pinus</i>	褐腐 Brown rot
9.	鲜黄拟变孔菌 <i>Anomoloma flavissimum</i>	冷杉属 <i>Abies</i> , 落叶松属 <i>Larix</i> , 松属 <i>Pinus</i>	褐腐 Brown rot
10.	柔丝变孔菌 <i>Anomoporia bombycinia</i>	冷杉属 <i>Abies</i> , 落叶松属 <i>Larix</i> , 云杉属 <i>Picea</i>	褐腐 Brown rot
11.	肿丝变孔菌 <i>Anomoporia vesiculosa</i>	云杉属 <i>Picea</i>	褐腐 Brown rot
12.	白黄薄孔菌 <i>Antrodia albobrunnea</i>	云杉属 <i>Picea</i>	褐腐 Brown rot
13.	棉絮薄孔菌 <i>Antrodia gossypium</i>	松属 <i>Pinus</i>	褐腐 Brown rot
14.	异形薄孔菌 <i>Antrodia heteromorpha</i>	冷杉属 <i>Abies</i> , 落叶松属 <i>Larix</i> , 云杉属 <i>Picea</i> , 松属 <i>Pinus</i>	褐腐 Brown rot
15.	软薄孔菌 <i>Antrodia infirma</i>	松属 <i>Pinus</i>	褐腐 Brown rot
16.	狭檐薄孔菌 <i>Antrodia serialis</i>	落叶松属 <i>Larix</i> , 云杉属 <i>Picea</i> , 松属 <i>Pinus</i>	褐腐 Brown rot
17.	威兰薄孔菌 <i>Antrodia vaillantii</i>	冷杉属 <i>Abies</i>	褐腐 Brown rot
18.	变形薄孔菌 <i>Antrodia variiformis</i>	冷杉属 <i>Abies</i> , 松属 <i>Pinus</i>	褐腐 Brown rot
19.	浅黄小薄孔菌 <i>Antrodiella citrinella</i>	云杉属 <i>Picea</i> , 松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
20.	帕拉斯小薄孔菌	落叶松属 <i>Larix</i>	白腐 White rot

编号 No.	物种 Species	寄主 Host	腐朽类型 Rotting type
<i>Antrodiella pallasii</i>			
21.	鸟苏里小薄孔菌 <i>Antrodiella ussurii</i>	落叶松属 <i>Larix</i>	白腐 White rot
22.	黑木耳 <i>Auricularia americana</i>	云杉属 <i>Picea</i>	白腐 White rot
23.	烟管孔菌 <i>Bjerkandera adusta</i>	落叶松属 <i>Larix</i> , 松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
24.	褐栗孔菌 <i>Castanoporus castaneus</i>	落叶松属 <i>Larix</i> , 云杉属 <i>Picea</i> , 松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
25.	橙红拟蜡皱孔菌 <i>Ceraceomerulius rubicundus</i>	松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
26.	浅褐蜡孔菌 <i>Ceriporia excelsa</i>	松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
27.	浅黄拟蜡孔菌 <i>Ceriporiopsis gilvescens</i>	落叶松属 <i>Larix</i> , 松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
28.	霉拟蜡菌 <i>Ceriporiopsis mucida</i>	冷杉属 <i>Abies</i> , 落叶松属 <i>Larix</i>	白腐 White rot
29.	一色齿毛菌 <i>Cerrena unicolor</i>	落叶松属 <i>Larix</i>	白腐 White rot
30.	林氏灰孔菌 <i>Cinereomyces lindbladii</i>	落叶松属 <i>Larix</i> , 松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
31.	北方囊孔菌 <i>Climacocystis borealis</i>	云杉属 <i>Picea</i> , 松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
32.	橄榄粉革菌 <i>Coniophora olivacea</i>	松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
33.	遮孔隐孔菌 <i>Cryptoporus volvatus</i>	落叶松属 <i>Larix</i>	白腐 White rot
34.	三色拟迷孔菌 <i>Daedaleopsis tricolor</i>	落叶松属 <i>Larix</i>	白腐 White rot
35.	小孢软齿菌 <i>Dentipellis microspora</i>	落叶松属 <i>Larix</i> , 松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
36.	稀软齿菌 <i>Dentipellis separans</i>	松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
37.	污叉丝孔菌 <i>Dichomitus squalens</i>	冷杉属 <i>Abies</i> , 落叶松属 <i>Larix</i> , 云杉属 <i>Picea</i>	白腐 White rot
38.	黄二丝孔菌 <i>Diplomitoporus flavescens</i>	冷杉属 <i>Abies</i> , 云杉属 <i>Picea</i> , 松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
39.	林氏二丝孔菌 <i>Diplomitoporus lindbladii</i>	冷杉属 <i>Abies</i> , 落叶松属 <i>Larix</i> , 云杉属 <i>Picea</i>	白腐 White rot
40.	白垩拟黑耳 <i>Exidiopsis calcea</i>	松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot

编号	物种	寄主	腐朽类型
No.	Species	Host	Rotting type
41.	棉絮索孔菌 <i>Fibroporia gossypium</i>	松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
42.	哈蒂嗜蓝孢孔菌 <i>Fomitiporia hartigii</i>	云杉属 <i>Picea</i> , 松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
43.	药用拟层孔菌 <i>Fomitopsis officinalis</i>	冷杉属 <i>Abies</i> , 松属 <i>Pinus</i>	褐腐 Brown rot
44.	红缘拟层孔菌 <i>Fomitopsis pinicola</i>	冷杉属 <i>Abies</i> , 落叶松属 <i>Larix</i> , 云杉属 <i>Picea</i> , 松属 <i>Pinus</i>	褐腐 Brown rot
45.	铁杉灵芝 <i>Ganoderma tsugae</i>	冷杉属 <i>Abies</i> , 落叶松属 <i>Larix</i> , 松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
46.	弯孢胶化孔菌 <i>Gelatoporia subvermispora</i>	冷杉属 <i>Abies</i> , 落叶松属 <i>Larix</i> , 云杉属 <i>Picea</i> , 松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
47.	冷杉褐褶菌 <i>Gloeophyllum abietinum</i>	落叶松属 <i>Larix</i> , 云杉属 <i>Picea</i> , 松属 <i>Pinus</i>	褐腐 Brown rot
48.	炭生褐褶菌 <i>Gloeophyllum carbonarium</i>	冷杉属 <i>Abies</i> , 落叶松属 <i>Larix</i> , 云杉属 <i>Picea</i>	褐腐 Brown rot
49.	香褐褶菌 <i>Gloeophyllum odoratum</i>	落叶松属 <i>Larix</i> , 云杉属 <i>Picea</i> , 松属 <i>Pinus</i>	褐腐 Brown rot
50.	喜干褐褶菌 <i>Gloeophyllum protractum</i>	冷杉属 <i>Abies</i> , 落叶松属 <i>Larix</i> , 云杉属 <i>Picea</i> , 松属 <i>Pinus</i>	褐腐 Brown rot
51.	深褐褶菌 <i>Gloeophyllum sepiarium</i>	冷杉属 <i>Abies</i> , 落叶松属 <i>Larix</i> , 云杉属 <i>Picea</i> , 松属 <i>Pinus</i>	褐腐 Brown rot
52.	密褐褶菌 <i>Gloeophyllum trabeum</i>	落叶松属 <i>Larix</i> , 云杉属 <i>Picea</i>	褐腐 Brown rot
53.	二色半胶菌 <i>Gloeoporus dichrous</i>	落叶松属 <i>Larix</i>	白腐 White rot
54.	窄孢半胶菌 <i>Gloeoporus pannocinctus</i>	云杉属 <i>Picea</i>	白腐 White rot
55.	紫杉半胶菌 <i>Gloeoporus taxicola</i>	云杉属 <i>Picea</i> , 松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
56.	鲑色彩孔菌 <i>Hapalopilus salmonicolor</i>	云杉属 <i>Picea</i> , 松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
57.	珊瑚状猴头菌 <i>Hericium coralloides</i>	松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
58.	岛生异担子菌 <i>Heterobasidion insulare</i>	冷杉属 <i>Abies</i> , 松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
59.	东方异担子菌 <i>Heterobasidion orientale</i>	冷杉属 <i>Abies</i> , 云杉属 <i>Picea</i> , 松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
60.	小孔异担子菌 <i>Heterobasidion parviporum</i>	冷杉属 <i>Abies</i>	白腐 White rot
61.	匙形丝齿菌	松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot

编号	物种	寄主	腐朽类型
No.	Species	Host	Rotting type
<i>Hypodontia spathulata</i>			
62.	淡黄丝齿菌 <i>Hypodontia flavigera</i>	落叶松属 <i>Larix</i> , 松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
63.	舌状丝齿菌 <i>Hypodontia radula</i>	落叶松属 <i>Larix</i>	白腐 White rot
64.	白囊耙齿菌 <i>Irpea lactea</i>	冷杉属 <i>Abies</i> , 落叶松属 <i>Larix</i> , 云杉属 <i>Picea</i>	白腐 White rot
65.	芳香皱皮孔菌 <i>Ischnoderma benzoinum</i>	落叶松属 <i>Larix</i>	白腐 White rot
66.	皱纹氏孔菌 <i>Junguhnia collabens</i>	冷杉属 <i>Abies</i> , 落叶松属 <i>Larix</i> , 松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
67.	黄白容氏孔菌 <i>Junguhnia luteoalba</i>	落叶松属 <i>Larix</i>	白腐 White rot
68.	高山绚孔菌 <i>Laetiporus montanus</i>	落叶松属 <i>Larix</i> , 云杉属 <i>Picea</i> , 松属 <i>Pinus</i>	褐腐 Brown rot
69.	环沟劳里拉革菌 <i>Laurilia sulcata</i>	冷杉属 <i>Abies</i> , 落叶松属 <i>Larix</i>	白腐 White rot
70.	双色松革菌 <i>Laxitextum bicolor</i>	落叶松属 <i>Larix</i>	白腐 White rot
71.	柔软细孔菌 <i>Leptoporus mollis</i>	落叶松属 <i>Larix</i>	白腐 White rot
72.	胶皱孔菌 <i>Merulius tremelloides</i>	松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
73.	白膏新小薄孔菌 <i>Neoantrodiella gypsea</i>	冷杉属 <i>Abies</i> , 落叶松属 <i>Larix</i> , 云杉属 <i>Picea</i>	白腐 White rot
74.	香褐腐干酪孔菌 <i>Oligoporus balsameus</i>	松属 <i>Pinus</i>	褐腐 Brown rot
75.	莲座褐腐干酪孔菌 <i>Oligoporus floriformis</i>	云杉属 <i>Picea</i>	褐腐 Brown rot
76.	洛氏褐腐干酪孔菌 <i>Oligoporus lowei</i>	松属 <i>Pinus</i>	褐腐 Brown rot
77.	骨干酪孔菌 <i>Oligoporus obductus</i>	冷杉属 <i>Abies</i> , 落叶松属 <i>Larix</i> , 云杉属 <i>Picea</i> , 松属 <i>Pinus</i>	褐腐 Brown rot
78.	厚垣孢褐腐干酪孔菌 <i>Oligoporus rennyi</i>	松属 <i>Pinus</i>	褐腐 Brown rot
79.	柔丝干酪孔菌 <i>Oligoporus sericeomollis</i>	冷杉属 <i>Abies</i> , 落叶松属 <i>Larix</i> , 云杉属 <i>Picea</i> , 松属 <i>Pinus</i>	褐腐 Brown rot
80.	鳞片昂尼孔菌 <i>Onnia leporina</i>	冷杉属 <i>Abies</i>	白腐 White rot
81.	绒毛昂尼孔菌 <i>Onnia tomentosa</i>	落叶松属 <i>Larix</i> , 云杉属 <i>Picea</i> , 松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot

编号	物种	寄主	腐朽类型
No.	Species	Host	Rotting type
82.	皮生锐孔菌 <i>Oxyporus corticola</i>	冷杉属 <i>Abies</i> , 落叶松属 <i>Larix</i> , 云杉属 <i>Picea</i> , 松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
83.	长囊锐孔菌 <i>Oxyporus obducens</i>	落叶松属 <i>Larix</i>	白腐 White rot
84.	软帕氏孔菌 <i>Parmastomyces mollissimus</i>	冷杉属 <i>Abies</i> , 落叶松属 <i>Larix</i> , 云杉属 <i>Picea</i> , 松属 <i>Pinus</i>	褐腐 Brown rot
85.	紫衫帕氏孔菌 <i>Parmastomyces taxi</i>	冷杉属 <i>Abies</i> , 云杉属 <i>Picea</i>	褐腐 Brown rot
86.	纳雷姆多年卧孔菌 <i>Perenniporia narymica</i>	冷杉属 <i>Abies</i> , 云杉属 <i>Picea</i>	白腐 White rot
87.	微酸多年卧孔菌 <i>Perenniporia subacida</i>	冷杉属 <i>Abies</i> , 落叶松属 <i>Larix</i> , 云杉属 <i>Picea</i> , 松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
88.	薄多年卧孔菌 <i>Perenniporia tenuis</i>	松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
89.	栗褐暗孔菌 <i>Phaeolus schweinitzii</i>	落叶松属 <i>Larix</i> , 松属 <i>Pinus</i>	褐腐 Brown rot
90.	锈小木层孔菌 <i>Phellinidium ferrugineofuscum</i>	冷杉属 <i>Abies</i> , 云杉属 <i>Picea</i>	白腐 White rot
91.	硫小木层孔菌 <i>Phellinidium sulphurascens</i>	冷杉属 <i>Abies</i> , 落叶松属 <i>Larix</i> , 云杉属 <i>Picea</i> , 松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
92.	铁木层孔菌 <i>Phellinus ferreus</i>	云杉属 <i>Picea</i>	白腐 White rot
93.	锈木层孔菌 <i>Phellinus ferruginosus</i>	松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
94.	火木层孔菌 <i>Phellinus igniarius</i>	松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
95.	平滑木层孔菌 <i>Phellinus laevigatus</i>	落叶松属 <i>Larix</i>	白腐 White rot
96.	落叶松木层孔菌 <i>Phellinus laricis</i>	冷杉属 <i>Abies</i> , 落叶松属 <i>Larix</i> , 云杉属 <i>Picea</i> , 松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
97.	黑线木层孔菌 <i>Phellinus nigrolimitatus</i>	冷杉属 <i>Abies</i> , 落叶松属 <i>Larix</i> , 云杉属 <i>Picea</i> , 松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
98.	松木层孔菌 <i>Phellinus pini</i>	冷杉属 <i>Abies</i> , 落叶松属 <i>Larix</i> , 云杉属 <i>Picea</i> , 松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
99.	硫木层孔菌 <i>Phellinus sulphurascens</i>	冷杉属 <i>Abies</i>	白腐 White rot
100.	山野木层孔菌 <i>Phellinus yamanoi</i>	冷杉属 <i>Abies</i> , 落叶松属 <i>Larix</i> , 云杉属 <i>Picea</i>	白腐 White rot
101.	射脉革菌 <i>Phlebia radiata</i>	松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
102.	胶质射脉革菌	松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot

编号	物种	寄主	腐朽类型
No.	Species	Host	Rotting type
<i>Phlebia tremellosa</i>			
103.	血红变色卧孔菌 <i>Physisporinus sanguinolentus</i>	松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
104.	透明变色卧孔菌 <i>Physisporinus vitreus</i>	冷杉属 <i>Abies</i>	白腐 White rot
105.	褐多孔菌 <i>Polyporus badius</i>	云杉属 <i>Picea</i>	白腐 White rot
106.	蒙古栎多孔菌 <i>Polyporus mongolicus</i>	落叶松属 <i>Larix</i>	白腐 White rot
107.	桑多孔菌 <i>Polyporus mori</i>	落叶松属 <i>Larix</i>	白腐 White rot
108.	喇叭多孔菌 <i>Polyporus tubaeformis</i>	冷杉属 <i>Abies</i> , 松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
109.	粉软卧孔菌 <i>Poriodontia subvinosa</i>	落叶松属 <i>Larix</i> , 松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
110.	阿穆波斯特孔菌 <i>Postia amurensis</i>	落叶松属 <i>Larix</i> , 云杉属 <i>Picea</i> , 松属 <i>Pinus</i>	褐腐 Brown rot
111.	灰蓝波斯特孔菌 <i>Postia caesia</i>	冷杉属 <i>Abies</i> , 落叶松属 <i>Larix</i> , 松属 <i>Pinus</i>	褐腐 Brown rot
112.	白垩波斯特孔菌 <i>Postia calcarea</i>	落叶松属 <i>Larix</i>	褐腐 Brown rot
113.	蜡波斯特孔菌 <i>Postia ceriflua</i>	落叶松属 <i>Larix</i> , 云杉属 <i>Picea</i>	褐腐 Brown rot
114.	脆波斯特孔菌 <i>Postia fragilis</i>	云杉属 <i>Picea</i> , 松属 <i>Pinus</i>	褐腐 Brown rot
115.	胶囊波斯特孔菌 <i>Postia gloeocystidiata</i>	松属 <i>Pinus</i>	褐腐 Brown rot
116.	油斑波斯特孔菌 <i>Postia guttulata</i>	落叶松属 <i>Larix</i> , 云杉属 <i>Picea</i> , 松属 <i>Pinus</i>	褐腐 Brown rot
117.	爱尔兰波斯特孔菌 <i>Postia hibernica</i>	松属 <i>Pinus</i>	褐腐 Brown rot
118.	奶油波斯特孔菌 <i>Postia lactea</i>	松属 <i>Pinus</i>	褐腐 Brown rot
119.	白褐波斯特孔菌 <i>Postia leucomallella</i>	冷杉属 <i>Abies</i> , 落叶松属 <i>Larix</i> , 云杉属 <i>Picea</i> , 松属 <i>Pinus</i>	褐腐 Brown rot
120.	鲑色波斯特孔菌 <i>Postia placenta</i>	落叶松属 <i>Larix</i>	褐腐 Brown rot
121.	苦波斯特孔菌 <i>Postia stipitica</i>	落叶松属 <i>Larix</i> , 云杉属 <i>Picea</i>	褐腐 Brown rot
122.	亚鲑色波斯特孔菌 <i>Postia subplacenta</i>	松属 <i>Pinus</i>	褐腐 Brown rot

编号	物种	寄主	腐朽类型
No.	Species	Host	Rotting type
123.	亚弯边波斯特孔菌 <i>Postia subundosa</i>	落叶松属 <i>Larix</i>	褐腐 Brown rot
124.	灰白波斯特孔菌 <i>Postia tephroleuca</i>	落叶松属 <i>Larix</i>	褐腐 Brown rot
125.	弯边波斯特孔菌 <i>Postia undosa</i>	落叶松属 <i>Larix</i>	褐腐 Brown rot
126.	虎掌刺银耳 <i>Pseudohydnum gelatinosum</i>	落叶松属 <i>Larix</i>	白腐 White rot
127.	光亮小红孔菌 <i>Pycnoporellus fulgens</i>	落叶松属 <i>Larix</i>	褐腐 Brown rot
128.	束状管菌 <i>Rectipilus fasciculatus</i>	落叶松属 <i>Larix</i>	白腐 White rot
129.	粉红层孔菌 <i>Rhodofomes cajanderi</i>	冷杉属 <i>Abies</i> , 落叶松属 <i>Larix</i> , 云杉属 <i>Picea</i>	褐腐 Brown rot
130.	玫瑰红层孔菌 <i>Rhodofomes rosea</i>	冷杉属 <i>Abies</i> , 落叶松属 <i>Larix</i> , 云杉属 <i>Picea</i> , 松属 <i>Pinus</i>	褐腐 Brown rot
131.	藏红硬孔菌 <i>Rigidoporus crocatus</i>	落叶松属 <i>Larix</i> , 云杉属 <i>Picea</i>	白腐 White rot
132.	翘鳞肉齿菌 <i>Sarcodon imbricatus</i>	落叶松属 <i>Larix</i>	白腐 White rot
133.	裂褶菌 <i>Schizophyllum commune</i>	落叶松属 <i>Larix</i>	白腐 White rot
134.	扇索状干腐菌 <i>Serpula himantoides</i>	落叶松属 <i>Larix</i>	白腐 White rot
135.	柔软干皮孔菌 <i>Sidera lenis</i>	松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
136.	变型干皮孔菌 <i>Skeletocutis amorphia</i>	落叶松属 <i>Larix</i>	白腐 White rot
137.	双泡干皮孔菌 <i>Skeletocutis biguttulata</i>	落叶松属 <i>Larix</i>	白腐 White rot
138.	歪孢干皮孔菌 <i>Skeletocutis brevispora</i>	落叶松属 <i>Larix</i>	白腐 White rot
139.	肉灰干皮孔菌 <i>Skeletocutis carneogrisea</i>	落叶松属 <i>Larix</i>	白腐 White rot
140.	薄干皮孔菌 <i>Skeletocutis kuehneri</i>	松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
141.	紫干皮孔菌 <i>Skeletocutis lilacina</i>	松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
142.	白干皮孔菌 <i>Skeletocutis nivea</i>	松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
143.	黄白干皮孔菌 <i>Skeletocutis ochroalba</i>	松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot

编号	物种	寄主	腐朽类型
No.	Species	Host	Rotting type
144.	香味干皮孔菌 <i>Skeletocutis odora</i>	松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
145.	纸干皮孔菌 <i>Skeletocutis papyracea</i>	松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
146.	星状干皮孔菌 <i>Skeletocutis stellae</i>	松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
147.	拟常见干皮孔菌 <i>Skeletocutis subvulgaris</i>	松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
148.	常见干皮孔菌 <i>Skeletocutis vulgaris</i>	落叶松属 <i>Larix</i> , 松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
149.	炫彩齿耳菌 <i>Steccherinum laeticolor</i>	落叶松属 <i>Larix</i>	白腐 White rot
150.	赭色齿耳菌 <i>Steccherinum ochraceum</i>	落叶松属 <i>Larix</i>	白腐 White rot
151.	扁刺齿耳 <i>Steccherinum rawakense</i>	落叶松属 <i>Larix</i>	白腐 White rot
152.	绒毛韧革菌 <i>Stereum subtomentosum</i>	落叶松属 <i>Larix</i>	白腐 White rot
153.	疣革菌 <i>Thelephora terrestris</i>	落叶松属 <i>Larix</i>	白腐 White rot
154.	毛栓孔菌 <i>Trametes hirsuta</i>	落叶松属 <i>Larix</i> , 松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
155.	赭栓孔菌 <i>Trametes ochracea</i>	落叶松属 <i>Larix</i> , 松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
156.	毡毛栓孔菌 <i>Trametes velutina</i>	落叶松属 <i>Larix</i>	白腐 White rot
157.	云芝栓孔菌 <i>Trametes versicolor</i>	落叶松属 <i>Larix</i> , 云杉属 <i>Picea</i>	白腐 White rot
158.	白糙孢孔菌 <i>Trechispora candidissima</i>	落叶松属 <i>Larix</i> , 云杉属 <i>Picea</i>	白腐 White rot
159.	软糙孢孔菌 <i>Trechispora mollusca</i>	落叶松属 <i>Larix</i>	白腐 White rot
160.	冷杉附毛孔菌 <i>Trichaptum abietinum</i>	落叶松属 <i>Larix</i> , 松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
161.	紫色附毛孔菌 <i>Trichaptum biforme</i>	落叶松属 <i>Larix</i>	白腐 White rot
162.	褐紫附毛孔菌 <i>Trichaptum fuscoviolaceum</i>	冷杉属 <i>Abies</i> , 落叶松属 <i>Larix</i> , 云杉属 <i>Picea</i> , 松属 <i>Pinus</i>	白腐 White rot
163.	落叶松附毛孔菌 <i>Trichaptum laricinum</i>	落叶松属 <i>Larix</i> , 云杉属 <i>Picea</i>	白腐 White rot
164.	桦附毛孔菌	落叶松属 <i>Larix</i>	白腐 White rot

崔宝凯, 袁海生, 周丽伟, 何双辉, 魏玉莲. 大小兴安岭针叶树倒木上木腐真菌的物种多样性. 生物多样性, 2019, 27 (8): 887–895. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2019053>

编号 物种 No. Species	寄主 Host	腐朽类型 Rotting type
<i>Trichaptum pargamenum</i>		
165. 加拿大干酪菌 <i>Tyromyces canadensis</i>	落叶松属 <i>Larix</i>	白腐 White rot
<i>Tyromyces chionaeus</i>		
166. 薄皮干酪菌 <i>Tyromyces chionaeus</i>	落叶松属 <i>Larix</i>	白腐 White rot



•研究报告•

小兴安岭两种林地的黏菌物种多样性

赵凤云¹ 李 玉¹ Tom Hsiang² 刘淑艳^{1*}

1 (吉林农业大学食用菌教育部工程研究中心, 长春 130118, 中国)
2 (Environmental Sciences, University of Guelph, Guelph N1G 2W1, Ontario, Canada)

摘要: 黏菌广泛分布于森林生态系统中, 并在生态系统的物质循环过程中发挥重要的功能。为了探讨黏菌在小兴安岭森林中的物种多样性及其分布, 本文对该地区的汤旺河兴安石林森林公园和胜山国家级自然保护区系统开展黏菌多样性调查研究。在2个地区共采集黏菌标本248份, 基于形态学特征共鉴定出4目8科17属44种黏菌, 其中 *Craterium dictyosporum*、垂头绒泡菌(*Physarum album*)和*Reticularia splendens* var. *jurana*等10个种为黑龙江省首次报道。多样性分析结果显示, 汤旺河兴安石林森林公园针阔混交林的黏菌物种多样性(36种)高于胜山国家级自然保护区红松(*Pinus koraiensis*)林内的黏菌物种多样性(25种), 其中两地间共有的黏菌有17种, 黏菌物种组成的相似性(C_s)为55.7%。绿绒泡菌(*Physarum viride*)是针阔混交林内的优势种, 蛇形半网菌(*Hemitrichia serpula*)是红松林内的优势种。研究结果表明植被类型对黏菌的物种组成和多样性有着重要的影响。

关键词: 黏菌纲; 绒泡菌目; 新记录; 分类学

Species diversity of myxomycetes in two forests of the Lesser Khinggan Mountains, China

Fengyun Zhao¹, Yu Li¹, Tom Hsiang², Shuyan Liu^{1*}

1 Engineering Research Center of Chinese Ministry of Education for Edible and Medicinal Fungi, Jilin Agricultural University, Changchun 130118, China

2 Environmental Sciences, University of Guelph, Guelph N1G 2W1, Ontario, Canada

Abstract: Myxomycetes are widely distributed in forest ecosystems and play an important role in nutrient cycling. The diversity and distribution of myxomycetes in two forests of the Lesser Khinggan Mountains, China were examined in Tangwanghexing'anshilin Forest Park and Shengshan National Nature Reserve. A total of 248 samples of myxomycetes were collected and identified to 44 species belonging to 17 genera of eight families in four orders based on morphological characteristics. Ten new species were recorded in Heilongjiang Province, such as *Craterium dictyosporum*, *Physarum album* and *Reticularia splendens* var. *jurana*. The species diversity of myxomycetes was higher in Tangwanghexing'anshilin Forest Park (36 species) than in Shengshan National Nature Reserve (25 species). Among the 44 species, 17 species were found in both sites and the composition similarity (C_s) was 55.7%. *Physarum viride* was the most dominant species in mixed coniferous and broad-leaved forests. *Hemitrichia serpula* was the most dominant species in *Pinus koraiensis* forest. This study suggests that vegetation type has an important influence on the species composition and diversity of myxomycetes.

Key words: Myxomycetes; Physarales; new record; taxonomy

黏菌是世界性普遍分布的生物类群(Martin & Alexopoulos, 1969; 李玉, 2007; Poulain et al, 2011), 只要条件适宜, 地球上有植物残体的地方都可以有

黏菌的存在, 它是生态系统中的重要分解者之一(Schnittler & Stephenson, 2000; Rojas & Stephenson, 2012; Takahashi & Hada, 2012; Fiore-Donno et al,

2016)。黏菌多喜欢生长在潮湿的森林, 但也出现在一些较为极端的环境中(Martin & Alexopoulos, 1969; 李玉, 2007; Fiore-Donno et al, 2012)。大量研究表明不同地理环境和气候条件导致黏菌的物种组成和多样性存在差异。影响黏菌物种组成和多样性的因素有温度、湿度、林型、海拔高度和土壤pH值等(Ronkier & Ronkier, 2009; Kamono et al, 2013; Schnittler et al, 2015), 其中林型是重要的影响因素之一, 不同林型内黏菌的物种组成和多样性具有较大差异(Ndiritu et al, 2009; Wrigley de Basanta et al, 2010; Takahashi & Hada 2012; Takahashi, 2013)。从气候带来看, 近些年来的研究主要集中在热带和亚热带森林内黏菌的物种组成和多样性分析(Stephenson et al, 2004; 宋天鹏和陈双林, 2014; Dagamac et al, 2015)。在国内, 北温带地区黏菌的物种多样性研究主要是在长白山(杨乐等, 2004; 图力古尔等, 2005)、华北和西北地区(戴群等, 2013; Schnittler et al, 2013)。而对中国的北方地区, 特别是大小兴安岭地区黏菌的物种多样性的研究还未见报道。本文选择位于小兴安岭地区的汤旺河兴安石林森林公园和胜山国家级自然保护区为代表, 研究其黏菌的物种组成和多样性, 同时比较红松(*Pinus koraiensis*)林和针阔混交林两种林型内黏菌的物种组成、多样性及相似性, 以期为进一步研究和评价中国北温带地区黏菌物种多样性奠定基础。

1 研究地点与样品采集

汤旺河兴安石林森林公园($48^{\circ}23' \text{--} 48^{\circ}29' \text{ N}$, $126^{\circ}15' \text{--} 127^{\circ}30' \text{ E}$)位于黑龙江省伊春市, 属于小兴安岭山脉, 海拔 $354\text{--}703 \text{ m}$ 。园内植被十分丰富, 以红松针叶、阔叶混交的原始林为主, 分布着大量云杉(*Picea asperata*)、落叶松(*Larix gmelinii*)和白桦(*Betula platyphylla*)等。胜山国家级自然保护区($49^{\circ}25' \text{--} 49^{\circ}40' \text{ N}$, $126^{\circ}27' \text{--} 127^{\circ}02' \text{ E}$)位于黑龙江省黑河市, 地处小兴安岭西北坡, 毗邻大兴安岭林区, 为大小兴安岭生物交错过渡带。该保护区平均海拔 450 m , 相对高度为 $100\text{--}200 \text{ m}$, 最高峰海拔 753.5 m ; 保护区内生物多样性程度较高, 红松是其重点保护物种, 是我国红松分布最北部界线。小兴安岭属北温带大陆季风气候区, 四季分明, 气候比较湿润, 为黏菌的生长提供了良好的环境条件。

本研究选择针阔混交林(汤旺河兴安石林森林公园)和红松林(胜山国家级自然保护区)两种林型, 对其中的黏菌物种组成和多样性进行调查研究。在针阔混交林区和红松林区各设置3个调查样地, 每个样地面积为 $20 \text{ m} \times 20 \text{ m}$ 。2014年、2016年和2017年对汤旺河兴安石林森林公园共进行了3次调查; 2014年和2015年对胜山国家级自然保护区共进行了2次调查。

2 形态学分类鉴定

通过体式显微镜镜检后, 去掉无法鉴定到种以及质量有问题的标本, 剩余的标本参与本次研究。

用微距相机对采集到的标本进行子实体照相(SONY, 镜头SEL30M35)。在解剖镜(SONY, SLT-A33)下对标本的子实体类型、颜色、大小等特征进行观察并记录。制作显微装片后, 在显微镜(LEICA, DM2000)下对孢丝、假孢丝、石灰质、石灰结、囊轴、孢子等特征进行观察、照相、测量和记录。黏菌的鉴定按照 Martin 和 Alexopoulos (1969) 以及 Poulain等(2011)的分类系统。

3 数据分析

相对多度(relative abundance, RA): 定义为通过采集获得某种黏菌的样本数占全部黏菌样本数的百分比。物种多样性指数(H')使用Shannon-Wiener公式计算(马克平和刘玉明, 1994): $H' = -\sum P_i \ln P_i$, 式中 P_i 为物种*i*在整个群落中所占的比例。相似性系数(C_S)采用Sorenson公式计算(马克平等, 1995): $C_S = 2j/(a+b)$, 其中, a 为A地的物种数, b 为B地的物种数, j 为两地共有物种数。物种组成对比的韦恩(Venn)图的绘制和修饰在Microsoft Office PowerPoint中完成。

4 结果

在汤旺河兴安石林森林公园和胜山国家级自然保护区共采集黏菌标本248份, 通过形态学方法共鉴定黏菌4目8科17属44种(表1)。团毛菌目(Trichiales) 16种, 绒泡菌目(Physarales) 15种, 无丝菌目(Liceales) 8种, 发网菌目(Stemonitales) 5种。其中 *Craterium dictyosporum*、垂头绒泡菌(*Physarum album*)和 *Reticularia splendens* var. *jurana* 等10个种是首次报道的黑龙江新记录种(表1, 图1)。

表1 汤旺河兴安石林森林公园和胜山国家级自然保护区44种黏菌相对多度

Table 1 Relative abundance of 44 myxomycetes species collected from Tangwanghexing'anshilin Forest Park and Shengshan National Nature Reserve

属 Genus	种名 Species	相对多度 Relative abundance (%)	
		汤旺河 Tangwanghe	胜山 Shengshan
线膜菌属 <i>Reticularia</i>	<i>Reticularia splendens</i> var. <i>jurana</i> *	4.92	2.38
筛菌属 <i>Cibraria</i>	灯笼菌 <i>Cibraria cancellatum</i> var. <i>cancellatum</i>	2.46	—
	锈红筛菌 <i>Cibraria ferruginea</i> *	0.82	—
	皱杯筛菌 <i>Cibraria personit</i> *	0.82	—
	紫筛菌 <i>Cibraria purpurea</i>	1.34	—
粉瘤菌属 <i>Lycogala</i>	粉瘤菌 <i>Lycogala epidendrum</i>	7.34	11.11
	小粉瘤菌 <i>Lycogala exiguum</i>	1.34	1.59
	筒菌 <i>Tubifera ferruginosa</i> *	3.28	—
双皮菌属 <i>Diderma</i>	球形双皮菌 <i>Diderma globosum</i>	0.82	—
钙皮菌属 <i>Didymium</i>	小钙皮菌 <i>Didymium minus</i> *	0.82	—
	鳞钙皮菌 <i>Didymium squamulosum</i>	2.46	0.79
	<i>Craterium dictyosporum</i> *	1.34	3.17
高杯菌属 <i>Craterium</i>	白头高杯菌 <i>Craterium leucocephalum</i>	—	1.59
	高杯菌 <i>Craterium minutum</i>	1.34	—
	煤绒菌属 <i>Fuligo</i>	—	1.59
光果菌属 <i>Leocarpus</i>	光果菌 <i>Leocarpus fragilis</i>	0.82	0.79
绒泡菌属 <i>Physarum</i>	垂头绒泡菌 <i>Physarum album</i> *	6.56	3.97
	两瓣绒泡菌 <i>Physarum bivalve</i>	0.82	—
	灰绒泡菌 <i>Physarum cinereum</i>	0.82	0.79
	全白绒泡菌 <i>Physarum globuliferum</i>	—	2.38
	淡黄绒泡菌 <i>Physarum melleum</i>	—	0.79
	小绒泡菌 <i>Physarum pusillum</i>	—	1.59
	绿绒泡菌 <i>Physarum viride</i>	17.21	3.97
	发网菌属 <i>Stemonitis</i>	—	—
拟发网菌属 <i>Stemonitopsis</i>	锈发网菌 <i>Stemonitis axifera</i>	6.56	—
	褐发网菌 <i>Stemonitis fusca</i>	3.28	—
	草生发网菌 <i>Stemonitis herbarica</i>	1.34	—
	美发网菌 <i>Stemonitis splendens</i>	0.82	1.59
被网菌属 <i>Arcyodes</i>	香蒲拟发网菌 <i>Stemonitopsis typhina</i>	2.46	—
团网菌属 <i>Arcyria</i>	<i>Arcyodes incarnate</i> *	0.82	—
	灰团网菌 <i>Arcyria cinerea</i>	9	7.14
	锈色团网菌 <i>Arcyria ferruginea</i>	—	0.79
	瑞士团网菌 <i>Arcyria helvetica</i> *	3.28	0.79
	小红团网菌 <i>Arcyria minuta</i>	—	0.79
	膜纹团网菌 <i>Arcyria stipata</i>	—	5.56
变毛菌属 <i>Metatrichia</i>	暗红变毛菌 <i>Metatrichia vesparium</i>	1.34	10.32
半网菌属 <i>Hemitrichia</i>	细柄半网菌 <i>Hemitrichia calyculata</i>	3.28	3.17
	棒形半网菌 <i>Hemitrichia clavata</i>	0.82	1.59
	蛇形半网菌 <i>Hemitrichia serpula</i>	0.82	16.28
	光丝团毛菌 <i>Trichia affinis</i> *	1.34	15.08
团毛菌属 <i>Trichia</i>	栗褐团毛菌 <i>Trichia botrytis</i>	0.82	—
	长尖团毛菌 <i>Trichia decipiens</i>	3.28	—
	网孢团毛菌 <i>Trichia favoginea</i>	1.34	—
	环壁团毛菌 <i>Trichia varia</i>	0.82	—
	疣壁团毛菌 <i>Trichia verrucosa</i>	0.82	—

* 表示黑龙江省新记录种 * New record species in Heilongjiang Province

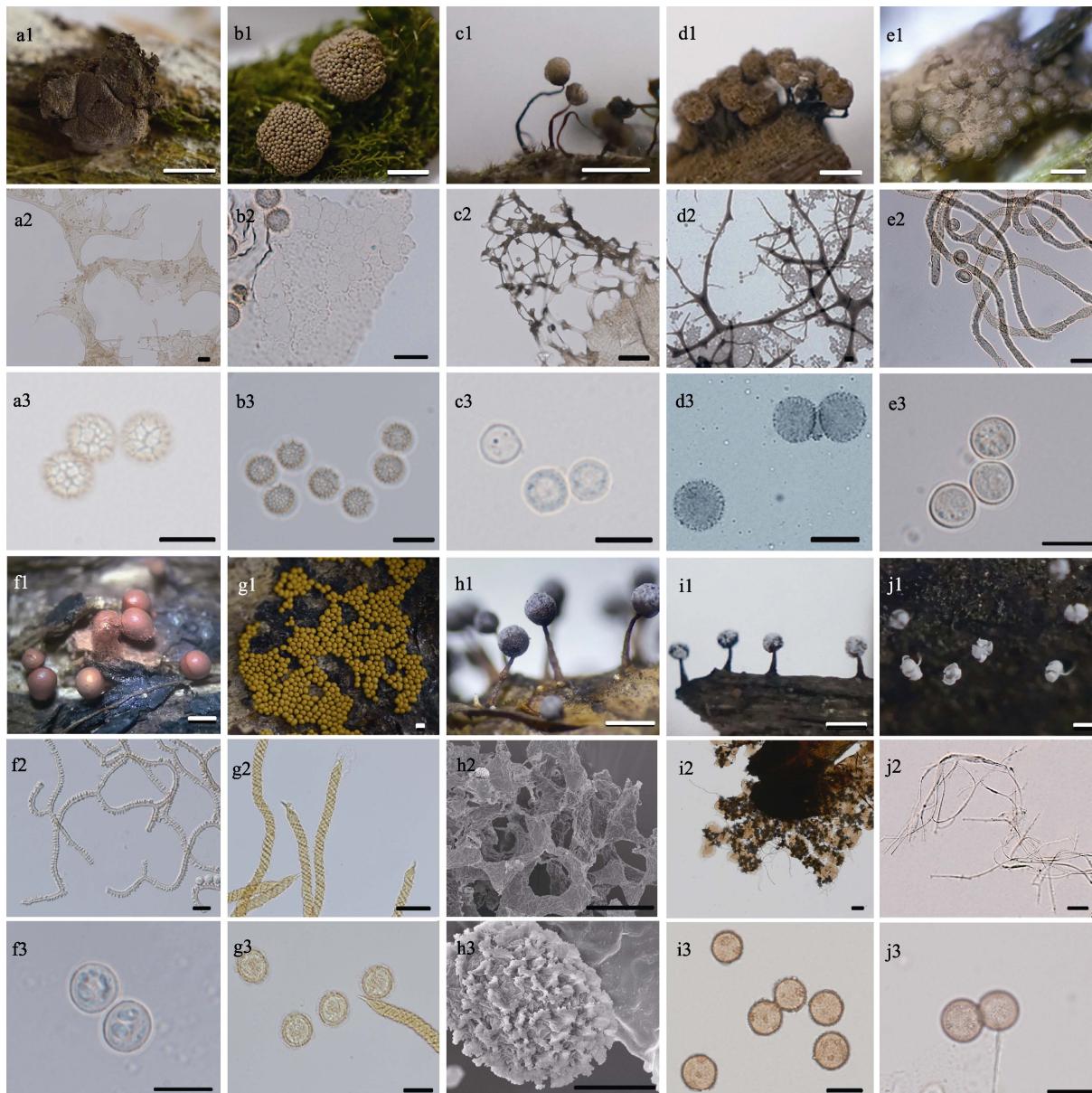


图1 10个黑龙江省新记录种的形态特征组图。a1–a3: *Reticularia splendens* var. *jurana*; b1–b3: 简菌; c1–c3: *Cibraria persoonii*; d1–d3: 锈红筛菌; e1–e3: *Arcyodes incarnata*; f1–f3: 瑞士团网菌; g1–g3: *Trichia affinis*; h1–h3: *Craterium dictyosporum*; i1–i3: 小钙皮菌; j1–j3: 垂头绒泡菌。标尺: a1, h1 = 5 mm; b1, f1 = 2 mm; c1, g1, i1, j1 = 1 mm; d1, e1 = 0.5 mm; b2, h2 = 50 μm; c2 = 25 μm; h3 = 5 μm; 其他 = 10 μm。

Fig. 1 Morphological characteristics of 10 new record species in Heilongjiang Province. a1–a3, *Reticularia splendens* var. *jurana*; b1–b3, *Tubifera ferruginosa*; c1–c3, *Cibraria persoonii*; d1–d3, *Cibraria ferruginea*; e1–e3, *Arcyodes incarnata*; f1–f3, *Arcyria helvetica*; g1–g3, *Trichia affinis*; h1–h3, *Craterium dictyosporum*; i1–i3, *Didymium minus*; j1–j3, *Physarum album*. Bars: a1, h1 = 5 mm; b1, f1 = 2 mm; c1, g1, i1, j1 = 1 mm; d1, e1 = 0.5 mm; b2, h2 = 50 μm; c2 = 25 μm; h3 = 5 μm; Others = 10 μm.

4.1 汤旺河兴安石林森林公园黏菌的物种组成特征

在汤旺河兴安石林森林公园采集标本122份, 通过形态学鉴定共获得黏菌4目8科16属36种(表1)。其中团毛菌目13种, 绒泡菌目10种, 无丝菌目8种, 发网菌目5种(表2)。

在这36种中, 绿绒泡菌(*Physarum viride*)是优势种, 相对多度达到17.21%。其中相对多度在5%–10%之间的物种有灰团网菌(*Arcyria cinerea*, 9.00%)、粉瘤菌(*Lycogala epidendrum*, 7.34%)、垂头绒泡菌(6.56%)和锈发网菌(*Stemonitis axifera*, 6.56%) (表1); 相对多度在3%–5%之间的物种有瑞

表2 红松林(胜山)和针阔混交林(汤旺河)两种林型内黏菌物种数、相对多度和物种多样性指数

Table 2 Species number, relative abundance and diversity index of myxomycetes in *Pinus koraiensis* forest (Shengshan) and Mixed forest (Tangwanghe)

目 Order	红松林 <i>Pinus koraiensis</i> forest			针阔混交林 Mixed forest		
	科数 No. of family	属数 No. of genus	种数 No. of species	科数 No. of family	属数 No. of genus	种数 No. of species
无丝菌目 Liceales	2	2	3	3	4	8
绒泡菌目 Physarales	2	5	11	2	5	10
发网菌目 Stemonitales	1	1	1	1	2	5
团毛菌目 Trichiales	2	4	10	2	5	13
合计 Total	7	12	25	8	16	36
相对多度 Relative abundance		56.82%			81.82%	
Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index		2.72			3.06	

土团网菌(*Arcyria helvetica*, 3.28%)、细柄半网菌(*Hemitrichia calyculata*, 3.28%)、*Reticularia splendens* var. *jurana* (4.92%)、褐发网菌(*Stemonitis fusca*, 3.28%)、长尖团毛菌(*Trichia decipiens*, 3.28%)和筒菌(*Tubifera ferruginosa*, 3.28%); 相对多度在1%–3%之间的物种有*Craterium dictyosporum* (1.34%)、灯笼菌(*Cibraria cancellatum* var. *cancellatum*, 2.46%)和鳞钙皮菌(*Didymium squamulosum*, 2.46%)等11个种; 而相对多度小于1%的物种有栗褐团毛菌(*Trichia botrytis*)、环壁团毛菌(*T. varia*)、疣壁团毛菌(*T. verrucosa*)等14个种(表1)。汤旺河兴安石林森林公园黏菌物种多样性指数为3.06(表2)。

4.2 胜山国家级自然保护区黏菌的物种组成特征

在胜山国家级自然保护区采集标本126份, 通过形态学鉴定共获得黏菌4目7科12属25种(表1)。其中无丝菌目3种, 团毛菌目10种, 绒泡菌目11种, 发网菌目1种(表2)。

在这25个种中, 蛇形半网菌(*Hemitrichia serpula*)是优势种, 相对多度达到16.28%, 其次是光丝团毛菌(*Trichia affinis*, 15.08%), 粉瘤菌(11.11%)和暗红变毛菌(*Metatrachia vesparium*, 10.32%)。其中相对多度在5%–10%之间的物种有朦纹团网菌(*Arcyria stipata*, 5.56%)和灰团网菌(7.14%); 相对多度在3%–5%之间的物种有*Craterium dictyosporum* (3.17%)、细柄半网菌(3.17%)、垂头绒泡菌(3.97%)和绿绒泡菌(3.97%); 相对多度在1%–3%之间的物种有白头高杯菌(*Craterium leucocephalum*, 1.59%)、煤绒菌(*Fuligo septica*, 1.59%)和棒形半网菌(*Hemitrichia clavata*, 1.59%)等8个种; 锈色团网菌(*Arcyria ferruginea*)、*A. helvetica*、*A. minuta*等其余7个种为稀有种, 相对多度小于1% (表1)。胜山国家级自然保护区黏菌物种多样性指数为2.72(表2)。

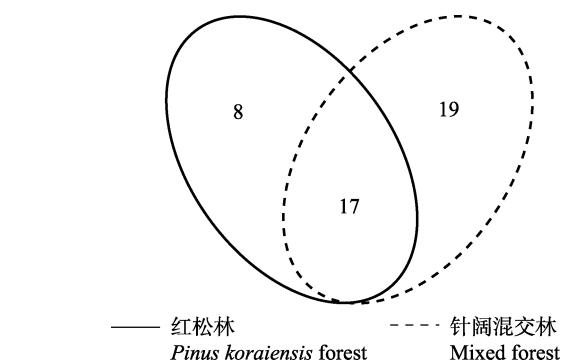


图2 红松林和针阔混交林两种林型内黏菌物种组成对比的韦恩图

Fig. 2 Venn diagram of species comparison of myxomycetes in *Pinus koraiensis* forest and mixed forest

ferruginea)、*A. helvetica*、*A. minuta*等其余7个种为稀有种, 相对多度小于1% (表1)。胜山国家级自然保护区黏菌物种多样性指数为2.72(表2)。

4.3 两种林型内黏菌的物种组成和多样性

通过比较针阔混交林(汤旺河兴安石林森林公园)和红松林(胜山国家级自然保护区)两个林型内的物种多样性, 进一步分析多种植被林型和单一植被林型内黏菌的物种组成差异。

在44种黏菌中, 紫筛菌(*Cibraria purpurea*)、香蒲拟发网菌(*Stemonitopsis typhina*)和环壁团毛菌等19种仅在针阔混交林内被发现(表1, 图2)。锈色团网菌、全白绒泡菌(*Physarum globuliferum*)和煤绒菌等8种仅在红松林内被发现(表1, 图2)。对比两种林型内的黏菌物种多样性指数, 发现针阔混交林内的多样性指数比红松林内的多样性指数略高, 表明含有多种植被的林型比单一植被林型内的黏菌物种相对丰富。

4.4 两种林型内黏菌的物种组成相似性

针阔混交林和红松林内发生的黏菌在目级水平上一致, 均以绒泡菌目和团毛菌目为主, 且都在10种以上, 其余的物种数在10种以下(表2)。针阔混交林内特有的种有19个, 红松林内特有的种有8个, 两种林型内共有物种17个(表1, 图2)。17个共有物种分别占针阔混交林内黏菌种数的47.2%和红松林内黏菌种数的68.0%, 两种林型内的物种组成相似性(C_s)为55.7%, 表明两地黏菌物种组成相似性差异较大。

5 讨论

黏菌在世界上普遍分布, 多数喜欢生长在潮湿的森林里, 有时也生长在极端环境下(Mandeel & Blackwell, 2008; Fiore-Donno et al, 2012)。本研究选择位于小兴安岭的汤旺河兴安石林森林公园和胜山国家级自然保护区为研究地, 分析了中国北部温带地区不同林型内的黏菌物种多样性。结果表明: 汤旺河兴安石林森林公园内黏菌物种多样性指数为3.06, 胜山国家级自然保护区黏菌物种多样性指数为2.72, 在不考虑研究地大小等因素的影响时, 对比已经报道的物种多样性指数(Stephenson et al, 1999; Rojas & Stephenson, 2008; 戴群等, 2013; 宋天鹏和陈双林, 2014), 发现本文两个研究地的黏菌物种均很丰富。

针阔混交林内的多样性指数比红松林内的多样性指数略高, 表明针阔混交林比红松林内的黏菌物种相对丰富, 与目前大多数研究一致。例如对吉林长白山黏菌多样性的研究表明, 针阔混交林的物种多样性指数比单一的针叶林和高山岳桦(*Betula ermanii*)林的物种多样性指数高(陈双林和李玉, 2009)。图力古尔等(2005)对长白山的研究结果表明, 与松树类(*Pinus* spp.)、栎树类(*Quercus* spp.)和槭树类(*Acer* spp.)等林型的黏菌物种组成相比, 水曲柳(*Fraxinus mandschurica*) + 蒙古栎(*Quercus mongolica*) + 红松林群落中的黏菌多样性最丰富。

但也有研究表明单一植被林型内的黏菌物种也很丰富。例如: 朱鹤等(2013)对内蒙古樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)林下的黏菌进行了资源调查, 发现虽然林型较单一, 但是黏菌的物种分布还是较丰富的; Schnittler等(2013)在新疆天山的杨树(*Populus* spp.)林内发现了53种黏菌, 同样证

明了单一林型的黏菌物种组成丰富。

本研究中两种林型内的黏菌物种组成相似性(C_s)为55.7%, 显示植被类型对黏菌的物种组成和多样性有着重要的影响, 这与前人的研究结果较一致(戴群等, 2013; Takahashi, 2013)。

在本次研究获得的44种黏菌中, 有*Craterium dictyosporum*、垂头绒泡菌和*Reticularia splendens* var. *jurana*等10个种是黑龙江首次报道, 为黑龙江省新记录种。

参考文献

- Bau T, Yang L, Li Y (2005) Ecological diversity of myxomycetes in *Pinus koraiensis* broad-leaved mixed forests of Changbai Mountains. *Acta Ecologica Sinica*, 25, 3133–3140. (in Chinese with English abstract) [图力古尔, 杨乐, 李玉 (2005) 长白山红松阔叶林黏菌生态多样性. 生态学报, 25, 3133–3140.]
- Chen SL, Li Y (2009) A survey on species diversity of myxomycetes from Changbai Mountains in China. In: The 9th Cross-Straight Symposium on Mycology and the 2nd Symposium on Edible and Medicinal Fungi. Taiwan in China. (in Chinese with English abstract) [陈双林, 李玉 (2009) 中国长白山黏菌物种多样性调查. 见: 2009年海峡两岸第九届真菌暨第二届食药用菌学术研讨会. 中国台北.]
- Dagamac NHA, Rea-Maminta MAD, Batungbacal NS, Jung SH, Bulang CRT, Cayago AGR, dela Cruz TEE (2015) Diversity of plasmodial slime molds (myxomycetes) in coastal, mountain, and community forests of Puerto Galera, Oriental Mindoro, the Philippines. *Journal of Asia-Pacific Biodiversity*, 8, 322–329.
- Dai Q, Yan SZ, Yao HQ, Chen SL (2013) Myxomycete diversity in hilly forests of East China. *Biodiversity Science*, 21, 507–513. (in Chinese with English abstract) [戴群, 闫淑珍, 姚慧琴, 陈双林 (2013) 华东丘陵林地黏菌的物种多样性. 生物多样性, 21, 507–513.]
- Fiore-Donno AM, Kamono A, Meyer M, Schnittler M, Fukui M, Cavalier-Smith T (2012) 18S rDNA phylogeny of *Lamproderma* and allied genera (Stemonitales, Myxomycetes, Amoebozoa). *PLoS ONE*, 7, e35359.
- Fiore-Donno AM, Weinert J, Wubet T, Bonkowski M (2016) Metacommunity analysis of amoeboid protists in grassland soils. *Scientific Reports*, 6, 19068.
- Kamono A, Meyer M, Cavalier-Smith T, Fukui M, Fiore-Donno AM (2013) Exploring slime mould diversity in high-altitude forests and grasslands by environmental RNA analysis. *FEMS Microbiology Ecology*, 84, 98–109.
- Li Y (2007) *Flora Fungotum Sinicorum* (Myxomycetes I, II). Science Press, Beijing. (in Chinese) [李玉 (2007) 中国真菌志(黏菌卷I, II). 科学出版社, 北京.]
- Ma KP, Liu YM (1994) Measurement of biotic community

- diversity. I. α diversity (Part 2). Chinese Biodiversity, 2, 231–239. (in Chinese) [马克平, 刘玉明 (1994) 生物群落多样性的测度方法. I. α 多样性的测度方法(下). 生物多样性, 2, 231–239.]
- Ma KP, Liu CR, Liu YM (1995) Measurement of biotic community diversity. II. β diversity. Chinese Biodiversity, 3, 38–43. (in Chinese) [马克平, 刘灿然, 刘玉明 (1995) 生物群落多样性的测度方法. II. β 多样性的测度方法. 生物多样性, 3, 38–43.]
- Mandeel QA, Blackwell M (2008) Rare or rarely collected? *Comatricha mirabilis* from the desert of Bahrain. Mycologia, 100, 742–745.
- Martin GW, Alexopoulos CJ (1969) The Myxomycetes. University of Iowa, Iowa.
- Ndiritu GG, Spiegel FW, Stephenson SL (2009) Distribution and ecology of the assemblages of myxomycetes associated with major vegetation types in Big Bend National Park, USA. Fungal Ecology, 2, 168–183.
- Poulain M, Meyer M, Bozonnet J (2011) Les Myxomycètes. Fédération Mycologique et Botanique Dauphiné-Savoie, France.
- Rojas C, Stephenson SL (2008) Myxomycete ecology along an elevation gradient on Cocos Island, Costa Rica. Fungal Diversity, 29, 117–127.
- Rojas C, Stephenson SL (2012) Rapid assessment of the distribution of myxomycetes in a southwestern Amazon forest. Fungal Ecology, 5, 726–733.
- Ronikier A, Ronikier M (2009) How ‘alpine’ are nivicolous myxomycetes? A worldwide assessment of altitudinal distribution. Mycologia, 101, 1–16.
- Schnittler M, Erastova DA, Shchepin ON, Heinrich E, Novozhilov YK (2015) Four years in the Caucasus—Observations on the ecology of nivicolous myxomycetes. Fungal Ecology, 14, 105–115.
- Schnittler M, Novozhilov YK, Carvajal E, Spiegel FW (2013) Myxomycete diversity in the Tarim basin and eastern Tian-Shan, Xinjiang Prov., China. Fungal Diversity, 59, 91–108.
- Schnittler M, Stephenson SL (2000) Myxomycete biodiversity in four different forest types in Costa Rica. Mycologia, 92, 626–637.
- Song TP, Chen SL (2014) Species diversity of myxomycetes in Huanglian Mountain National Nature Reserve of Yunnan Province, China. Journal of Ecology and Rural Environment, 30, 458–463. (in Chinese with English abstract) [宋天鹏, 陈双林 (2014) 黄连山自然保护区黏菌的物种多样性. 生态与农村环境学报, 30, 458–463.]
- Stephenson SL, Landolt JC, Moore DL (1999) Protostelids, dictyostelids, and myxomycetes in the litter microhabitat of the Luquillo experimental forest, Puerto Rico. Mycological Research, 103, 209–214.
- Stephenson SL, Schnittler M, Lado C (2004) Ecological characterization of a tropical myxomycete assemblage—Maquipucuna Cloud Forest Reserve, Ecuador. Mycologia, 96, 488–497.
- Takahashi K (2013) Myxomycete distribution varies among leaf litters of different vegetation in a local secondary forest of warm-temperate western Japan. Mycoscience, 54, 368–377.
- Takahashi K, Hada Y (2012) Seasonal occurrence and distribution of myxomycetes on different types of leaf litter in a warm temperate forest of western Japan. Mycoscience, 53, 245–255.
- Wrigley de Basanta D, Lado D, Estrada-Torres C, Stephenson LS (2010) Biodiversity of myxomycetes in subantarctic forests of Patagonia and Tierra del Fuego, Argentina. Nova Hedwigia, 90, 45–79.
- Yang L, Bau T, Li Y (2004) Floristic diversity of myxomycetes in Changbai Mountains. Journal of Fungal Research, 2, 31–34. (in Chinese) [杨乐, 图力古尔, 李玉 (2004) 长白山黏菌区系多样性研究. 菌物研究, 2, 31–34.]
- Zhu H, Li S, Song XX, Zhao YJ, Wang Q, Li Y (2013) A report on myxomycetes from Inner Mongolia forest of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* Litv. Journal of Northeast Forestry University, 41, 124–128. (in Chinese with English abstract) [朱鹤, 李姝, 宋晓霞, 赵雨霁, 王琦, 李玉 (2013) 内蒙古樟子松林黏菌资源报道. 东北林业大学学报, 41, 124–128.]

(责任编辑: 郭良栋 责任编辑: 黄祥忠)



•研究报告•

大小兴安岭可培养细菌的资源多样性

刘君¹ 王宁² 崔岱宗² 卢磊² 赵敏^{2*}

1(内蒙古大兴安岭林业科学技术研究所, 内蒙古牙克石 022150)

2(东北林业大学生命科学学院, 哈尔滨 150040)

摘要: 细菌作为微生物中的重要组成部分, 在有机质的形成与分解、维持生态系统平衡、促进动植物发育等多方面都有着重要作用。2014–2017年, 我们采用常见培养基分离纯培养法及16S rRNA基因序列分析方法对大小兴安岭地区土壤可培养细菌的群落结构和多样性进行了调查研究。结果表明: 从大小兴安岭地区的17个自然保护区不同生境的土壤中分离获得3,180个菌株, 隶属于24属120种。其中, 芽孢杆菌属(*Bacillus*)的种数和株数最多, 分别为38种和2,419株, 是大小兴安岭地区可培养细菌的绝对优势类群(占总株数的76.1%); 其次是短杆菌属(*Brevibacterium*)(13.0%)。大兴安岭地区的物种数、Simpson多样性指数和Shannon-Wiener指数高于小兴安岭地区。优势类群芽孢杆菌属的枯草芽孢杆菌(*B. subtilis*)、苏云金芽孢杆菌(*B. thuringiensis*)、巨大芽孢杆菌(*B. megaterium*)等有重要的生产及科学价值。

关键词: 大兴安岭; 小兴安岭; 细菌多样性; 纯培养; 16S rRNA; 芽孢杆菌属

Diversity of bacterial resources in the Greater and Lesser Khinggan Mountains

Jun Liu¹, Ning Wang², Daizong Cui², Lei Lu², Min Zhao^{2*}

1 Inner Mongolia Daxing'anling Forestry Science and Technology Research Institute, Yakeshi, Inner Mongolia 022150

2 College of Life Sciences, Northeast Forestry University, Harbin 150040

Abstract: As an important part of all microorganisms, bacteria play a vital role in the formation and decomposition of organic matter, the maintenance of ecosystem balance and the promotion of both animal and plant development. Here, the community structure and population diversity of culturable soil bacteria in the Greater and Lesser Khinggan Mountains were studied from 2014 to 2017 using the culture-dependent 16S rRNA sequencing method. Three thousand one hundred eighty bacterial strains were isolated from different habitats across 17 nature reserves in the Greater and Lesser Khinggan Mountains. Twenty-four genera and 120 species were identified from the specimens. Among them, *Bacillus* had the largest number of species and strains, 38 and 2,419, respectively. *Bacillus* was the dominant genus (76.1%) for this culture of bacteria from the Greater and Lesser Khinggan Mountains, followed by *Brevibacterium* (13.0%). The species number, Simpson diversity index and Shannon-Wiener index were higher in the Greater Khinggan Mountains than the Lesser Khinggan Mountains. The subsequent analysis of the dominant genus of *Bacillus* showed that *B. subtilis*, *B. thuringiensis* and *B. megaterium* were important for the local economy and future scientific research.

Key words: the Great Khinggan Mountains; the Lesser Khinggan Mountains; bacterial diversity; pure culture; 16S rRNA; *Bacillus*

作为生态系统中的重要组分, 微生物在自然界的物质与能量循环、生态系统的演替以及生物多样性的维持中发挥着重要的生态功能(郭良栋, 2012)。

细菌在营养元素循环利用、改善生态环境、有机质的分解、植物的生长发育及病虫害防治等很多方面都有着重要作用(柳春林等, 2012)。细菌群落结构差

收稿日期: 2019-07-01; 接受日期: 2019-09-03

基金项目: 科技部科技基础性工作专项(2014FY210400)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: 82191513@163.com

异是反映区域生态差异及变化规律的有效指标, 可用于对生态系统功能进行科学合理的评估。隋心等(2015)通过对施氮小叶章(*Deyeuxia angustifolia*)湿地的细菌多样性进行研究, 来预测大气氮沉降对土壤微生物的影响。罗菲等(2011)研究发现野生稻种的根际有着丰富的可促进植物生长的资源性细菌。细菌可以吸收固定环境中的重金属离子, 在抗金属污染方面也发挥着重要的作用(Stefanowicz et al., 2010)。因此, 对某一特定区域的生态系统进行细菌多样性研究有着重要的意义。

大小兴安岭地区位于我国最北部, 是我国面积最大的原始林区, 森林覆盖率高达66.54%, 大小河流1,500多条, 含有多种生态功能区(森林、湿地、草甸、草原等)。大小兴安岭地区位于温带和寒温带的过渡地带, 其特殊的地理位置及自然条件使得这一区域有着丰富的生物资源。受过度砍伐、土地开发及全球气候变暖等多种因素影响, 大小兴安岭地区的生物物种及遗传多样性都产生了较大的变化; 其中细菌由于对环境有较强依赖性和敏感性, 其种类多样性及数量会受到更大的影响。

本文采用稀释平板法对大小兴安岭地区的17个自然保护区内不同生境下的土壤细菌进行分离纯化, 对其进行形态学和16S rDNA鉴定和系统发育分析。拟通过对该地区细菌多样性的系统调查, 进一步了解其细菌资源现状, 为我国东北地区菌类资源的开发、保护和可持续利用以及科学合理地制定保护和利用自然资源的政策提供参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

在大小兴安岭地区内沿着两大山脉选取具有典型代表性的16个国家级自然保护区及1个省级自然保护区作为研究地点(116°71'–129°39' E, 52°46'–43°37' N), 各保护区的主要植被有: 阔叶林(蒙古栎(*Quercus mongolica*)、白桦(*Betula platyphylla*)、黑桦(*B. dahurica*)等)、针叶林(红松(*Pinus koraiensis*)、樟子松(*P. sylvestris* var. *mongolica*)、落叶松(*Larix gmelinii*)等)、湿地、季节性湿地、草地、草甸等。具体生境调查概况见表1。

1.2 研究方法

1.2.1 采样方法

在2014–2017年, 以大小兴安岭地区的国家级

自然保护区为中心, 对林区、草原、湿地等生境, 分季节按照不同林地类型进行土壤样品采集。按照行地面积大小确定采样点数并随机布点, 取样深度为0–10 cm, 每个点取0.5 kg左右土样。将多点所取样品充分混合, 取混合土样装入无菌袋中, 低温保存并带回。在实验室内去除样品中石块、较粗的根系等杂物, 并过2 mm筛子, 4°C冷藏, 随即进行细菌培养分离, 剩余土壤样品–20°C冰箱保存。

1.2.2 细菌分离鉴定

采用稀释平板法从土壤中分离培养细菌: 将样品制备成不同梯度的土壤稀释液后分别涂布于4种不同培养基(营养肉汤、血液琼脂、牛肉膏蛋白胨、豆粉)平皿上(郝士海, 1992), 每个梯度3个重复, 37°C恒温培养1–4 d; 待菌落长出后进行纯化分离, 直至镜检为单一形态为止。对所得单一菌株进行命名并制成终浓度20%甘油菌, –20°C保存以备鉴定和测定。

将分离得到的菌株进行液体培养, 并进行菌液基因组DNA提取, 16S rDNA基因序列扩增选用通用引物27F (5'-AGAGTTGATCCTGGCTCAG-3') 和1492R (5'-GGTACCTTGTACGACTT-3'), PCR扩增产物经1%凝胶电泳检测并回收, 回收产物送至苏州金唯智生物科技有限公司进行测序。

1.2.3 统计分析

序列经DNAMAN 6.0拼接后, 在NCBI网站(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>)分别进行Blast比对, 确定分离菌株种类; 基于大小兴安岭各样地菌株所属类群及细菌分离来源, 计算不同样地土壤细菌的多样性指数(孔凡洲等, 2012)。

$$\text{Simpson指数}(D): D = 1 - \sum P_i^2 \quad (1)$$

$$\text{Shannon-Wiener指数}(H): H = -\sum P_i \ln P_i \quad (2)$$

$$\text{Pielou 均匀度指数}(E): E = H/\ln S \quad (3)$$

其中, $P_i = N_i/N$, N_i 是第*i*属的菌株数; N 为全部属的菌株数之和; S 为群落中的总物种数。

2 结果

2.1 大小兴安岭地区可培养细菌群落结构

采用纯化培养方法, 对大小兴安岭地区内17个自然保护区环境土样中的细菌进行划线分离培养, 共获得3,180株细菌纯培养物。菌株的16S rDNA序列信息显示, 这些菌株归属于24属120种。24个属

表1 大小兴安岭地区样地概况

Table 1 Survey of the sample plots in the Greater and Lesser Khinggan Mountains

保护区 Nature reserve	位置 Location	样地类型 Plot type
大兴安岭 The Greater Khinggan Mountains		
呼中国家级自然保护区 Huzhong National Nature Reserve	122°96' E 51°94' N	白桦、百里香、杜香、花楸、黑豆树、接骨木、落叶松、鹿蹄草、毛赤杨、山杨、小叶章、钻天柳等 <i>Betula platyphylla</i> , <i>Thymus mongolicus</i> , <i>Ledum palustre</i> , <i>Sorbus pohuashanensis</i> , <i>Vaccinium uliginosum</i> , <i>Sambucus williamsii</i> , <i>Larix gmelinii</i> , <i>Pyrola calliantha</i> , <i>Alnus sibirica</i> , <i>Populus davidiana</i> , <i>Deyeuxia angustifolia</i> , <i>Chosenia arbutifolia</i> , etc.
汗马国家级自然保护区 Hanma National Nature Reserve	122°40' E 51°61' N	稗草、赤杨、杜香、风毛菊、黑豆树、鹿蹄草、落叶松、云杉、偃松、榆树、钻天柳、珍珠梅等 <i>Echinocloa crusgalli</i> , <i>Alnus japonica</i> , <i>Ledum palustre</i> , <i>Saussurea japonica</i> , <i>Vaccinium uliginosum</i> , <i>Pyrola incarnata</i> , <i>Larix gmelinii</i> , <i>Picea asperata</i> , <i>Pinus pumila</i> , <i>Ulmus pumila</i> , <i>Chosenia arbutifolia</i> , <i>Sorbaria sorbifolia</i> , etc.
红花尔基樟子松国家级自然保护区 Honghuaerji <i>Pinus sylvestris</i> National Nature Reserve	119°98' E 48°25' N	草木樨、刺儿菜、旱柳、黄芩、龙牙菜、鹿蹄草、千屈菜、绣线菊、樟子松等 <i>Melilotus officinalis</i> , <i>Cirsium setosum</i> , <i>Salix matsudana</i> , <i>Scutellaria baicalensis</i> , <i>Agrimonia pilosa</i> , <i>Pyrola calliantha</i> , <i>Lythrum salicaria</i> , <i>Spiraea salicifolia</i> , <i>Pinus sylvestris</i> var. <i>mongolica</i> , etc.
赛罕乌拉国家级自然保护区 Saihanwula National Nature Reserve	118°69' E 44°22' N	翠雀、地榆、黑桦、柳兰、柳穿鱼、柳叶风毛菊、狼牙委陵菜、蒙古栎、牛蒡、蛇床、山马兰、山芍药、羊蹄、野火球等 <i>Delphinium grandiflorum</i> , <i>Sanguisorba officinalis</i> , <i>Betula dahurica</i> , <i>Epilobium angustifolium</i> , <i>Linaria vulgaris</i> , <i>Saussurea salicifolia</i> , <i>Potentilla cryptotaeniae</i> , <i>Quercus mongolica</i> , <i>Arctium lappa</i> , <i>Cnidium monnieri</i> , <i>Kalimeris lautureana</i> , <i>Paeonia obovata</i> , <i>Rumex japonicus</i> , <i>Trifolium lupinaster</i> , etc.
达里诺尔国家级自然保护区 Dalinoer National Nature Reserve	116°71' E 43°37' N	白叶蒿、干枝梅、芦苇、野豌豆、野韭菜、问荆等 <i>Artemisia leucophylla</i> , <i>Armeniaca mume</i> , <i>Phragmites australis</i> , <i>Vicia sepium</i> , <i>Acorus tatarinowii</i> , <i>Equisetum arvense</i> , etc.
双河国家级自然保护区 Shuanghe National Nature Reserve	125°32' E 52°46' N	白桦、百里香、草甸、春榆、稠李、杜香、风毛菊、落叶松、柳兰、鹿蹄草、毛赤杨、暖木条莢蒾、越桔、小叶章、钻天柳、珍珠梅、樟子松等 <i>Betula platyphylla</i> , <i>Thymus mongolicus</i> , Meadow, <i>Ulmus davidiana</i> , <i>Padus racemosa</i> , <i>Ledum palustre</i> , <i>Saussurea japonica</i> , <i>Larix gmelinii</i> , <i>Epilobium angustifolium</i> , <i>Pyrola calliantha</i> , <i>Alnus sibirica</i> , <i>Viburnum burejaeticum</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Deyeuxia angustifolia</i> , <i>Chosenia arbutifolia</i> , <i>Sorbaria sorbifolia</i> , <i>Pinus sylvestris</i> var. <i>mongolica</i> , etc.
南瓮河国家级自然保护区 Nanwenghe National Nature Reserve	125°11' E 51°29' N	白桦、胡枝子、柳兰、落叶松、毛赤杨、毛榛、土庄绣线菊、蚊子草、玉竹等 <i>Betula platyphylla</i> , <i>Lespedeza bicolor</i> , <i>Epilobium angustifolium</i> , <i>Larix gmelinii</i> , <i>Alnus sibirica</i> , <i>Corylus mandshurica</i> , <i>Spiraea pubescens</i> , <i>Filipendula palmata</i> , <i>Polygonatum odoratum</i> , etc.
科尔沁国家级自然保护区 Horchin National Nature Reserve	121°62' E 44°95' N	草问荆、大果榆、黄芩、合掌消、旋覆花等 <i>Equisetum pratense</i> , <i>Ulmus macrocarpa</i> , <i>Scutellaria baicalensis</i> , <i>Cynanchum amplexicaule</i> , <i>Inula japonica</i> , etc.
图牧吉国家级自然保护区 Tumuji National Nature Reserve	123°04' E 46°24' N	白叶蒿、灰绿藜、狗尾草、山杏、野豌豆、野韭菜、问荆等 <i>Artemisia leucophylla</i> , <i>Chenopodium glaucum</i> , <i>Setaria viridis</i> , <i>Armeniaca sibirica</i> , <i>Vicia sepium</i> , <i>Acorus tatarinowii</i> , <i>Equisetum arvense</i> , etc.
辉河国家级自然保护区 Huihe National Nature Reserve	118°52' E 48°36' N	查干山湿地、稠李、沙地樟子松林、特莫呼珠季节性湿地等 <i>Chagan Mountain Wetland</i> , <i>Padus racemosa</i> , <i>Pinus sylvestris</i> var. <i>mongolica</i> in sandy land, <i>Temohuzhu</i> seasonal wetland, etc.
小兴安岭 The Lesser Khinggan Mountains		
逊别拉河自然保护区 Xunbiela River Nature Reserve	127°70' E 49°40' N	白桦、落叶松、蒙古栎、硕桦、榆树、樟子松、钻天柳等 <i>Betula platyphylla</i> , <i>Larix gmelinii</i> , <i>Quercus mongolica</i> , <i>Betula costata</i> , <i>Ulmus pumila</i> , <i>Pinus sylvestris</i> var. <i>mongolica</i> , <i>Chosenia arbutifolia</i> , etc.
五大连池国家级自然保护区 Wudalianchi National Nature Reserve	126°07' E 48°38' N	白桦、黑桦、落叶松、蒙古栎、青杨、硕桦、樟子松等 <i>Betula platyphylla</i> , <i>B. dahurica</i> , <i>Larix gmelinii</i> , <i>Quercus mongolica</i> , <i>Populus cathayana</i> , <i>Betula costata</i> , <i>Pinus sylvestris</i> var. <i>mongolica</i> , etc.
胜山国家级自然保护区 Shengshan National Nature Reserve	127°74' E 49°53' N	白桦、暴马丁香、落叶松、毛赤杨、青杨、山梨、硕桦、樟子松等 <i>Betula platyphylla</i> , <i>Syringa reticulata</i> var. <i>amurensis</i> , <i>Larix gmelinii</i> , <i>Alnus sibirica</i> , <i>Populus cathayana</i> , <i>Pyrus ussuriensis</i> , <i>Betula costata</i> , <i>Pinus sylvestris</i> var. <i>mongolica</i> , etc.
乌伊岭国家级自然保护区 Wuyiling National Nature Reserve	129°26' E 48°36' N	白桦、赤杨、红松、冷杉、落叶松、湿地、山槐、云杉等 <i>Betula platyphylla</i> , <i>Alnus japonica</i> , <i>Pinus koraiensis</i> , <i>Abies fabri</i> , <i>Larix gmelinii</i> , Wetland, <i>Albizia kalkora</i> , <i>Picea asperata</i> , etc.
丰林国家级自然保护区 Fenglin National Nature Reserve	129°11' E 48°06' N	白桦、冷杉、落叶松、红松、忍冬、硕桦、山桃、色木槭、云杉等 <i>Betula platyphylla</i> , <i>Abies fabri</i> , <i>Larix gmelinii</i> , <i>Pinus koraiensis</i> , <i>Lonicera japonica</i> , <i>Betula costata</i> , <i>Amygdalus davidiana</i> , <i>Acer mono</i> , <i>Picea asperata</i> , etc.
凉水国家级自然保护区 Liangshui National Nature Reserve	128°90' E 47°18' N	白桦、阔叶混交林、云杉、针叶混交林等 <i>Betula platyphylla</i> , Broadleaf mixed forest, <i>Picea asperata</i> , Coniferous mixed forest, etc.
大亮子河国家森林公园 Daliangzihai National Forest Park	129°39' E 47°00' N	白桦、草地、黑桦、红松、落叶松、蒙古栎、硕桦、毛榛、毛赤杨、榆树、针阔混交林等 <i>Betula platyphylla</i> , Grassland, <i>Betula dahurica</i> , <i>Pinus koraiensis</i> , <i>Larix gmelinii</i> , <i>Quercus mongolica</i> , <i>Betula costata</i> , <i>Corylus mandshurica</i> , <i>Alnus sibirica</i> , <i>Ulmus pumila</i> , Coniferous-broadleaf mixed forest, etc.

分别是：气单胞菌属(*Aeromonas*)、不动杆菌属(*Acinetobacter*)、柠檬酸杆菌属(*Citrobacter*)、芽孢杆菌属(*Bacillus*)、短芽孢杆菌属(*Brevibacillus*)、短杆菌属(*Brevibacterium*)、布丘氏菌属(*Buttiauxella*)、纤维菌属(*Cellulosimicrobium*)、异常球菌属(*Deinococcus*)、脱硫孤菌属(*Desulfovibrio*)、肠杆菌属(*Enterobacter*)、泛菌属(*Erwinia*)、假单胞杆菌属(*Fictibacillus*)、类肠杆菌属(*Lelliottia*)、赖氨酸芽孢杆菌属(*Lysinibacillus*)、类芽孢杆菌属(*Paenibacillus*)、嗜冷芽孢杆菌属(*Psychrobacillus*)、假单胞菌属(*Pseudomonas*)、红球菌属(*Rhodococcus*)、土壤芽孢杆菌属(*Solibacillus*)、链霉菌属(*Streptomyces*)、沙雷氏菌属(*Serratia*)、葡萄球菌属(*Staphylococcus*)和绿芽孢杆菌属(*Viridibacillus*)。其中，芽孢杆菌属的种数和株数最多，分别为38种和2,419株，是大小兴安岭地区可培养细菌的绝对优势类群(占总菌株数的76.1%)，

其次是短杆菌属(13.0%)。

2.2 大小兴安岭地区可培养细菌多样性指数

在小兴安岭各保护区中，凉水地区的Simpson多样性指数、Shannon-Wiener指数和Pielou均匀度指数最大，分别为0.626、1.282和0.659(表2)。在大兴安岭各保护区中，汗马、呼中、南瓮河、辉河地区的Simpson多样性指数、Shannon-Wiener指数和Pielou均匀度指数要高于其他保护区；红花尔基的Simpson多样性指数、Shannon-Wiener指数和Pielou均匀度指数均最小，分别为0.219、0.486和0.302(表3)。整体上看，大兴安岭地区的Simpson多样性指数和Shannon-Wiener指数高于小兴安岭地区。

2.3 大小兴安岭芽孢杆菌属系统发育分析

本研究共分离到2,419株芽孢杆菌属菌株，占分离总菌株数的76.1%，由此可见，芽孢杆菌属为大小兴安岭地区土壤微生物中的优势菌属。阿耶波

表2 小兴安岭地区细菌多样性

Table 2 Bacterial diversity in the Lesser Khinggan Mountains

样地 Sample area	物种数 No. of species	Simpson 指数 Simpson index	Shannon-Wiener指数 Shannon-Wiener index	Pielou指数 Pielou index
逊别拉河自然保护区 Xunbielahe Nature Reserve	19	0.382	0.629	0.454
五大连池国家级自然保护区 Wudalianchi National Nature Reserve	18	0.288	0.650	0.404
胜山国家级自然保护区 Shengshan National Nature Reserve	15	0.405	0.694	0.431
乌伊岭国家级自然保护区 Wuyiling National Nature Reserve	15	0.322	0.601	0.547
丰林国家级自然保护区 Fenglin National Nature Reserve	39	0.251	0.652	0.297
凉水国家级自然保护区 Liangshui National Nature Reserve	21	0.626	1.282	0.659
大亮子河国家森林公园 Da Liangzihe National Forest Park	26	0.220	0.537	0.258
小兴安岭地区 The Lesser Khinggan Mountains	61	0.326	0.833	0.300

表3 大兴安岭地区细菌多样性

Table 3 Bacterial diversity in the Greater Khinggan Mountains

样地 Sample area	物种数 Species	Simpson指数 Simpson index	Shannon-Wiener指数 Shannon-Wiener index	Pielou指数 Pielou index
达里诺尔国家级自然保护区 Dalinor National Nature Reserve	16	0.310	0.559	0.403
汗马国家级自然保护区 Hanma National Nature Reserve	18	0.558	1.101	0.566
红花尔基樟子松林国家级自然保护区 Honghuaerji <i>Pinus sylvestris</i> National Nature Reserve	14	0.219	0.486	0.302
呼中国家级自然保护区 Huzhong National Nature Reserve	11	0.504	0.805	0.732
科尔沁国家级自然保护区 Horqin National Nature Reserve	38	0.413	0.865	0.416
南瓮河国家级自然保护区 Nanwenghe National Nature Reserve	28	0.540	1.200	0.521
赛罕乌拉国家级自然保护区 Saihanwula National Nature Reserve	9	0.318	0.552	0.502
双河国家级自然保护区 Shuanghe National Nature Reserve	24	0.427	0.958	0.492
图牧吉国家级自然保护区 Tumuji National Nature Reserve	25	0.395	0.638	0.460
辉河国家级自然保护区 Huihe National Nature Reserve	33	0.518	0.972	0.467
大兴安岭地区 The Greater Khinggan Mountains	92	0.441	0.967	0.323

多氏芽孢杆菌(*B. aryabhattai*)占芽孢杆菌属菌种总数的17.2%)和蜡样芽孢杆菌(*B. cereus*) (11.5%)为大小兴安岭芽孢杆菌属的优势种; 巨大芽孢杆菌(*B. megaterium*)、解淀粉芽孢杆菌(*B. amyloliquefaciens*)、枯草芽孢杆菌、苏云金芽孢杆菌、炭疽杆菌(*B. anthracis*)、蕈状芽孢杆菌(*B. mycoides*)、酸快生

芽孢杆菌(*B. acidiceler*)、简单芽孢杆菌(*B. simplex*)、短小芽孢杆菌(*B. pumilus*)、沙福芽孢杆菌(*B. safensis*)、地衣芽孢杆菌(*B. licheniformis*)、堀越氏芽孢杆菌(*B. horikoshii*)、假蕈状芽孢杆菌(*B. pseudomycooides*)和抗根结线虫芽孢杆菌(*B. toyonensis*)为常见种(表4)。

表4 大小兴安岭芽孢杆菌菌株鉴定结果

Table 4 Identification of *Bacillus* in the Greater and Lesser Khinggan Mountains

代表菌株	Strain	中文名称 Chinese name	相似序列 Similar sequences	相似度 Similarity	登录号 Login number
5-BH16		枯草芽孢杆菌	<i>Bacillus subtilis</i> (NR_102783.1)	100%	MH484225
5-L3		平流层芽孢杆菌	<i>Bacillus stratosphericus</i> (NR_118441.1)	99%	MH484226
CJ-21		胍胶降解菌	<i>Bacillus paralicheniformis</i> (NR_137421.1)	100%	MH484227
CL-2		堀越氏芽孢杆菌	<i>Bacillus horikoshii</i> (NR_040852.1)	99%	MH484228
D-GZ8		坚强芽孢杆菌	<i>Bacillus firmus</i> (NR_112635.1)	99%	MH484229
J-GW6		莫海威芽孢杆菌	<i>Bacillus mojavensis</i> (NR_118290.1)	99%	MH484230
J-GW18		解淀粉芽孢杆菌	<i>Bacillus amyloliquefaciens</i> (NR_117946.1)	99%	MH484231
J-ZH13		假蕈状芽孢杆菌	<i>Bacillus pseudomycooides</i> (NR_113991.1)	99%	MH484232
K-CQ18		病研所芽孢杆菌	<i>Bacillus idriensis</i> (NR_043268.1)	100%	MH484233
K-DY17		盐敏芽孢杆菌	<i>Bacillus halmapalus</i> (NR_026144.1)	98%	MH484234
K-SX3		蚯蚓芽孢杆菌	<i>Bacillus eiseniae</i> (NR_108906.1)	98%	MH484235
K-HZ4		农研所芽孢杆菌	<i>Bacillus niabensis</i> (NR_043334.1)	99%	MH484236
K-RB10		植物内芽孢杆菌	<i>Bacillus endophyticus</i> (NR_025122.1)	99%	MH484237
L-FH4		抗根结线虫芽孢杆菌	<i>Bacillus toyonensis</i> (NR_121761.1)	100%	MH484238
L-FH15		炭疽芽孢杆菌	<i>Bacillus anthracis</i> (NR_074453.1)	100%	MH484239
N-BH9		短小芽孢杆菌	<i>Bacillus pumilus</i> (NR_074977.1)	99%	MH484240
N-BH14			<i>Bacillus luciferensis</i> (NR_025511.1)	99%	MH484241
N-CD5		特基拉芽孢杆菌	<i>Bacillus tequilensis</i> (NR_104919.1)	99%	MH484242
R-BH3		萎缩芽孢杆菌	<i>Bacillus atrophaeus</i> (NR_024689.1)	99%	MH484243
T-HH14		蕈状芽孢杆菌	<i>Bacillus mycoides</i> (NR_113990.1)	99%	MH484244
T-HS1		蜡样芽孢杆菌	<i>Bacillus cereus</i> (NR_074540.1)	99%	MH484245
T-HS9		巨大芽孢杆菌	<i>Bacillus megaterium</i> (NR_117473.1)	99%	MH484246
TJ-4		嗜硼芽孢杆菌	<i>Bacillus boroniphilus</i> (NR_041275.1)	99%	MH484247
TJ-7		咸海鲜芽孢杆菌	<i>Bacillus jeotgali</i> (NR_025060.1)	99%	MH484248
TJ-12		漳州芽孢杆菌	<i>Bacillus zhangzhouensis</i> (NR_148786.1)	99%	MH484249
TJ-18		黄海芽孢杆菌	<i>Bacillus marisflavi</i> (NR_118437.1)	99%	MH484250
T-KH1		阿耶波多氏芽孢杆菌	<i>Bacillus aryabhattai</i> (NR_115953.1)	100%	MH484251
TS-12		钻特省芽孢杆菌	<i>Bacillus drentensis</i> (NR_114085.1)	99%	MH484252
T-YS3		简单芽孢杆菌	<i>Bacillus simplex</i> (NR_114919.1)	99%	MH484253
T-YS29			<i>Bacillus cytotoxicus</i> (NR_074914.1)	98%	MH484254
V-CY6		海泥芽孢杆菌	<i>Bacillus oceanisediminis</i> (NR_117285.1)	99%	MH484255
W-LSH2		死谷芽孢杆菌	<i>Bacillus vallismortis</i> (KF419122.1)	99%	MH484256
WY-BH37		沙福芽孢杆菌	<i>Bacillus safensis</i> (NR_113945.1)	99%	MH484257
WY-YS35		空气芽孢杆菌	<i>Bacillus aerius</i> (NR_118439.1)	99%	MH484258
X-FH3		烟酸芽孢杆菌	<i>Bacillus niaci</i> (NR_113777.1)	99%	MH484259
X-L14		酸快生芽孢杆菌	<i>Bacillus acidiceler</i> (NR_043774.1)	99%	MH484260
X-YS8		苏云金芽孢杆菌	<i>Bacillus thuringiensis</i> (NR_102506.1)	100%	MH484261
Z-MCY1		地衣芽孢杆菌	<i>Bacillus licheniformis</i> (NR_118996.1)	99%	MH484262

3 讨论

3.1 大小兴安岭细菌群落结构及多样性

土壤微生物是陆地生态系统的重要组成部分, 是地球化学循环的主要驱动者(Felicia et al, 2018; Ren et al, 2018; Sun & Brain, 2019)。土壤微生物群落对环境因素的响应机制较复杂, 可能受气候, 土壤理化性质、地上动物及人类活动等多种因素影响(Carnovale et al, 2018)。从微生物群落多样性的生态格局来看, 地上植被类型是影响土壤细菌群落多样性的重要因子; 土壤微生物的群落组成和活动与植物群落多样性、生态系统多样性有着密切联系(丁新景等, 2017; Vezzani et al, 2018)。许璐等(2017)对库姆塔格沙漠北界阿奇克谷地可培养细菌群落的分布特征研究发现, 土壤环境中的细菌生物量及群落多样性与植被群落组成的多样性成正相关。苏洁等(2018)研究认为北极新奥尔松地区不同类型土壤及沉积物的可培养细菌群落结构多样性也存在差异。对塔吉克斯坦不同类型的可培养细菌多样性研究发现, 其主要优势菌属为芽孢杆菌属, 不同土地类型间的细菌多样性差异较大(谢汶芝等, 2016)。本文为了最大程度地了解大小兴安岭的可培养细菌群落结构, 分离鉴定了该区域内具有典型代表性的生态系统内的可培养细菌资源(表1); 通过16S rDNA序列Blast比对发现, 各生境间群落结构差异不大, 共得到24属120种细菌; 芽孢杆菌属为绝对优势类群, 其次是短杆菌属。

统计分析发现, 大兴安岭地区的细菌多样性高于小兴安岭地区, 这可能是由于除森林生态系统、湿地外, 大兴安岭地区有更多的生境类型且分布较广, 例如草地、沙地、季节性湿地等。从表3可知, 大兴安岭地区红花尔基的Simpson和Shannon-Wiener多样性指数均显著低于其他几个保护区, 这可能是因为该地区主要优势植被类型为樟子松林, 林型单一, 林下植被较少。此外, 汗马、南瓮河、辉河、呼中地区的植被多样性相对较高, 其多样性指数也较高, 说明细菌多样性与植被类型的关系密切。

在微生物多样性的研究中, 纯培养方法是一种重要的技术手段, 可用于直接获得菌种资源、微生物的基因序列、形态、生理特性、代谢功能等信息(Pham & Kim, 2012), 但纯培养方法具有一定的局限性, 不能完全地反映出地域或生境之间微生物群

落结构和多样性的差异。苏进进等(2011)对可可西里土壤细菌纯培养与免培养的结果进行对比发现, 土壤中的一些优势菌并没有有效分离出来。王光华等(2016)研究发现, 不易培养的土壤酸杆菌在各种生境中都有分布, 大约占细菌总量的20%–50%。今后的土壤细菌多样性调查工作还需要针对特定微生物设计特定培养基以及与多种方法相结合, 弥补传统培养方法的不足, 更全面地了解各种生境下的细菌多样性。

3.2 大小兴安岭地区优势类群

芽孢杆菌是一类好氧或兼性厌氧并能产生抗逆性芽孢的细菌, 能在极端条件下生存, 在多种生境中广泛分布。赵雅慧等(2018)对山口红树林根际土壤细菌多样性调查发现, 芽孢杆菌纲的产酶菌株数最为丰富, 芽孢杆菌属为红树林根际土壤的优势属。成都地区芽孢杆菌属的常见种为巨大芽孢杆菌、蜡样芽孢杆菌、球形芽孢杆菌(*Bacillus sphaericus*)、短小芽孢杆菌和环状芽孢杆菌(*B. circulans*)(唐志燕等, 2005)。本研究中, 阿耶波多氏芽孢杆菌和蜡样芽孢杆菌为大小兴安岭芽孢杆菌属的优势类群。可见, 地域和生境的差异对细菌群落分布有着重要的影响。

芽孢杆菌作为重要的菌物资源, 所包含的很多特殊功能菌种可用于降解土壤中难溶的磷、钾化合物, 治理原油污染, 防治植物病害, 食品加工等(Datta et al, 2018; Fira et al, 2018; He et al, 2019)。在本研究分离鉴定的大小兴安岭可培养细菌中, 芽孢杆菌属为绝对优势类群, 共有38种, 菌种类较丰富, 其中有多种菌种具有较高的实用价值。如枯草芽孢杆菌对番茄有促生长作用(谢越盛等, 2016); 其产生的蛋白酶是重要的工业原料, 可用于加工生产洗涤剂、乳制品、制药等(Suberu et al, 2019)。解淀粉芽孢杆菌对棉花烟草条纹病毒有很强的拮抗作用, 还可以促进棉花的生长(Vinodkumar et al, 2018)。苏云金芽孢杆菌、巨大芽孢杆菌、蜡状芽孢杆菌对鳞翅目、鞘翅目、双翅目类昆虫及松材线虫等病虫害有很好的灭杀作用, 是有效的生物农药(Mannaa & Kim, 2018; Wei et al, 2018; 张婉君等, 2019)。地衣芽孢杆菌、巨大芽孢杆菌和短小芽孢杆菌可用于降解有机物、修复土壤、促进植物生长等(赵树民等, 2017; Jayalatha et al, 2019; Xie et al, 2019)。某些Bt菌株产出的蛋白晶体对人类癌细胞具

有抑制作用(Domanska et al, 2019)。甲基营养芽孢杆菌产生的吲哚乙酸对玉米的生长有着显著促进作用(武利勤等, 2016)。可见, 芽孢杆菌属的细菌在工业、农业、医学等领域有着重要的作用及广泛的应用价值。大小兴安岭地区内可培养芽孢杆菌属细菌多样性较丰富, 通过系统发育分析发现, 还有多种芽孢杆菌属的细菌与上述有实用价值的菌种有着较近的亲缘关系, 也可作为重要生物资源用于深入的科学的研究和工业生产。

参考文献

- Carnovale D, Bissett A, Thrall PH, Baker G (2018) Plant genus (*Acacia* and *Eucalyptus*) alters soil microbial community structure and relative abundance within revegetated shelterbelts. *Applied Soil Ecology*, 133, 1–11.
- Datta P, Tiwari P, Pandey LM (2018) Isolation and characterization of biosurfactant producing and oil degrading *Bacillus subtilis* MG495086 from formation water of Assam oil reservoir and its suitability for enhanced oil recovery. *Biore-source Technology*, 270, 439–448.
- Ding XJ, Jing RY, Huang YL, Chen BJ, Ma FY (2017) Bacterial structure and diversity of rhizosphere and bulk soil of *Robinia pseudoacacia* forests in Yellow River Delta. *Scientia Silvae Sinicae*, 54, 1293–1298. (in Chinese with English abstract) [丁新景, 敬如岩, 黄雅丽, 陈博杰, 马风云 (2017) 黄河三角洲刺槐根际与非根际细菌结构及多样性. *林业科学*, 54, 1293–1298.]
- Domanska B, Fortea E, West MJ, Schwartz JL, Crickmore N (2019) The role of membrane-bound metal ions in toxicity of a human cancer cell-active pore-forming toxin Cry41Aa from *Bacillus thuringiensis*. *Toxicon*, 167, 123–133.
- Felicia G, Paola I, Anna A, Flavia DN (2018) Structure and activity of soil microbial communities in three Mediterranean forests. *Applied Soil Ecology*, 130, 280–287.
- Fira D, Dimkić I, Berić T, Lozo J, Stank S (2018) Biological control of plant pathogens by *Bacillus* species. *Journal of Biotechnology*, 285, 44–55.
- Guo LD (2012) Progress of microbial species diversity research in China. *Biodiversity Science*, 20, 572–580. (in Chinese with English abstract) [郭良栋 (2012) 中国微生物物种多样性研究进展. *生物多样性*, 20, 572–580.]
- Hao SH (1992) *Modern Bacteriological Culture Medium and Biochemical Test Manual*. China Science and Technology Press, Beijing. (in Chinese) [郝士海 (1992) 现代细菌学培养基和生化试验手册. 中国科学技术出版社, 北京.]
- He GQ, Dong Y, Huang J, Wang XJ, Zhang SY, Wu CD, Yao J, Zhou RQ (2019) Alteration of microbial community for improving flavor character of Daqu by inoculation with *Bacillus velezensis* and *Bacillus subtilis*. *LWT-Food Science and Technology*, 111, 1–8.
- Jayalatha NA, Devatha CP (2019) Degradation of triclosan from domestic wastewater by biosurfactant produced from *Bacillus licheniformis*. *Molecular Biotechnology*, 61, 674–680.
- Kong FZ, Yu RC, Xu ZJ, Zhou MJ (2012) Application of Excel in calculation of biodiversity indices. *Marine Sciences*, 36(4), 57–62. (in Chinese with English abstract) [孔凡洲, 于仁成, 徐子钧, 周名江 (2012) 应用Excel软件计算生物多样性指数. *海洋科学*, 36(4), 57–62.]
- Liu CL, Zuo WY, Zhao ZY, Qiu LH (2012) Bacterial diversity of different successional stage forest soils in Dinghushan. *Acta Microbiologica Sinica*, 52, 1489–1496. (in Chinese with English abstract) [柳春林, 左伟英, 赵增阳, 邱礼鸿 (2012) 鼎湖山不同演替阶段森林土壤细菌多样性. *微生物学报*, 52, 1489–1496.]
- Luo F, Wang Y, Zeng QG, Yan RM, Zhang ZB, Zhu D (2011) Progress of microbial species diversity research in China. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 19, 476–484. (in Chinese with English abstract) [罗菲, 汪涯, 曾庆桂, 颜日明, 张志斌, 朱笃 (2011) 东乡野生稻根际可培养细菌多样性及其植物促活性分析. *生物多样性*, 19, 476–484.]
- Manna M, Kim KD (2018) Biocontrol activity of volatile-producing *Bacillus megaterium* and *Pseudomonas protegens* against *Aspergillus* and *Penicillium* spp. predominant in stored rice grains: Study II. *Mycobiology*, 46, 52–63.
- Pham VHT, Kim J (2012) Cultivation of unculturable soil bacteria. *Trends in Biotechnology*, 30, 475–484.
- Ren C, Zhang W, Zhong Z, Han X, Yang G, Feng Y, Ren G (2018) Differential responses of soil microbial biomass, diversity, and compositions to altitudinal gradients depend on plant and soil characteristics. *Science of the Total Environment*, 610, 750–758.
- Stefanowicz AM, Niklinska M, Kapusta P, Szarek-Lukaszewska G (2010) Pine forest and grassland differently influence the response of soil microbial communities to metal contamination. *Science of the Total Environment*, 408, 6134–6141.
- Su J, Han JL, Ming HX, Zhao XH, Shi Y, Guan DM, Fan JF (2018) Distribution and diversity of culturable bacteria in soils and sediments from Ny-Alesund, Arctic. *Marine Environmental Science*, 37, 274–280. (in Chinese with English abstract) [苏洁, 韩俊丽, 明红霞, 赵小慧, 石岩, 关道明, 樊景凤 (2018) 北极新奥尔松地区土壤及沉积物中可培养细菌多样性及分布特征分析. *海洋环境科学*, 37, 274–280.]
- Su JJ, Zhang YQ, Sun Y, Jin R, Zhao LL, Wang Y, Chen J, Su J, Yu LY (2011) Diversity of culturable and un-culturable bacteria in soil samples from Hoh Xil, China. *Microbiology China*, 38, 1132–1139. (in Chinese with English abstract) [苏进进, 张玉琴, 孙莹, 靳蓉, 赵莉莉, 王宇, 陈杰, 苏静, 余利岩 (2011) 可可西里土壤样品中细菌多样性的分析. *微生物学通报*, 38, 1132–1139.]
- Suberu Y, Akande I, Samuel T, Lawal A, Olaniran A (2019) Optimization of protease production in indigenous *Bacillus*

- species isolated from soil samples in Lagos, Nigeria using response surface methodology. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 18, 101011.
- Sun S, Brian DB (2019) Changes in microbial functional genes within the soil metagenome during forest ecosystem restoration. *Soil Biology and Biochemistry*, 135, 163–172.
- Sui X, Zhang RT, Zhong HX, Xu N, Wang JF, Liu YZ, Yuan HF, Ni HW (2015) Study on bacterial diversity of *Deyeuxia angustifolia* wetland by application of high-throughput sequencing technology in Sanjiang Plain. *Soil*, 47, 919–925. (in Chinese with English abstract) [隋心, 张荣涛, 钟海秀, 许楠, 王继丰, 刘应竹, 袁海峰, 倪红伟 (2015) 利用高通量测序对三江平原小叶章湿地土壤细菌多样性的研究. 土壤, 47, 919–925.]
- Tang ZY, Gong GS, Liu P, Shao BL, Zhang SR (2005) A preliminary study of soil *Bacillus* in the suburbs of Chengdu. *Journal of Southwest Agricultural University (Natural Science)*, 27, 188–192. (in Chinese with English abstract) [唐志燕, 龚国淑, 刘萍, 邵宝林, 张世熔 (2005) 成都市郊区土壤芽孢杆菌的初步研究. 西南农业大学学报(自然科学版), 27, 188–192.]
- Vezzani FM, Anderson C, Meenken E, Gillespie R, Peterson M, Beare MH (2018) The importance of plants to development and maintenance of soil structure, microbial communities and ecosystem functions. *Soil Tillage Research*, 175, 139–149.
- Vinodkumar S, Nakkeeran S, Renukadevi P, Mohankumar S (2018) Diversity and antiviral potential of rhizospheric and endophytic *Bacillus* species and phyto-antiviral principles against tobacco streak virus in cotton. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 267, 42–51.
- Wang GH, Liu JJ, Yu ZH, Wang XZ, Jin J, Liu XB (2016) Research progress of acidobacteria ecology in soils. *Biotechnology Bulletin*, 32(2), 14–20. (in Chinese with English abstract) [王光华, 刘俊杰, 于镇华, 王新珍, 金剑, 刘晓冰 (2016) 土壤酸杆菌门细菌生态学研究进展. 生物技术通报, 32(2), 14–20.]
- Wei H, Yuan S, Zhang W (2018) The toxicity of *Bacillus thuringiensis* strains h3 from oceans and Ly30 from insect larvae against Diamondback Moth (*Lepidoptera*), *Culex pipiens pallens* and *Musca domestica* (*Diptera*), *Blattella germanica* (*Coleoptera*). *Journal of Nanjing Normal University (Natural Science Edition)*, 41(3), 109–115.
- Wu LQ, Gu HK, Wang Q, Shang HZ, Liu GJ, Bao F (2016) Antagonistic efficacy and growth-promoting effect of *Bacillus methylotrophicus* isolated from *Dendrobium huoshanense*. *Biotechnology Bulletin*, 32(8), 200–206. (in Chinese with English abstract) [武利勤, 顾海科, 王青, 尚宏忠, 刘桂君, 包放 (2016) 石斛内生甲基营养芽孢杆菌的拮抗和促生作用研究. 生物技术通报, 32(8), 200–206.]
- Xie WZ, Luo M, Han J, Tie ZC, Yang WX, Bayemureduve PB, Kaldirove KG (2016) Diversity of culturable bacteria in soil sample from Hartlon, Tajikistan. *Arid Land Geography*, 39, 144–153. (in Chinese with English abstract) [谢汶芝, 罗明, 韩剑, 铁展畅, 杨伟翔, 巴依木热杜夫·PB, 卡迪洛夫·KG (2016) 塔吉克斯坦哈特隆州土壤可培养细菌多样性分析. 干旱区地理, 39, 144–153.]
- Xie YS, Xu Q, Wang DC, Wang N, Wang C, Jiang CH, Guo JH (2016) Screening of plant growth-promoting *Bacillus subtilis* JC01 producing volatile organic compound. *Microbiology China*, 43, 2187–2196. (in Chinese with English abstract) [谢越盛, 许泉, 王大成, 王宁, 王超, 蒋春号, 郭坚华 (2016) 植物根际促生枯草芽孢杆菌JC01筛选. 微生物学通报, 43, 2187–2196.]
- Xie ZC, Chu YK, Zhang WJ, Lang DY, Zhang XH (2019) *Bacillus pumilus* alleviates drought stress and increases metabolite accumulation in *Glycyrrhiza uralensis* Fisch. *Environmental and Experimental Botany*, 158, 99–106.
- Xu L, Cao XL, Wang SY, Sun L, Li LB (2017) The diversity of cultivable bacteria of soil in Aqik Valley, the north boundary of Kumtag Desert. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 31, 342–349. (in Chinese with English abstract) [许璐, 曹晓璐, 王士燕, 孙磊, 李潞滨 (2017) 库姆塔格沙漠北界阿奇克谷地土壤可培养细菌多样性. 核农学报, 31, 342–349.]
- Zhang WJ, Wu XQ, Wang YH (2019) Nematicidal activity of bacteria against *Bursaphelenchus xylophilus* and its fermentation and culture characteristics. *Biotechnology Bulletin*, 35(7), 76–82. (in Chinese with English abstract) [张婉君, 吴小芹, 王亚会 (2019) 松材线虫拮抗细菌的杀线活性及其发酵培养特性. 生物技术通报, 35(7), 76–82.]
- Zhao SM, Li XD, Yu FB, Bao YL, Shen Y, Zhang M, Lin MS, Wang BX, Lin HP (2017) Effect of *Bacillus megaterium* LY02 on phytoremediation of heavy metal from contaminated soil by *Lolium perenne* L. *Journal of Soil and Water Conservation*, 31, 340–344. (in Chinese with English abstract) [赵树民, 李晓东, 虞方伯, 鲍雅莉, 沈颖, 张媚, 林马水, 王冰璇, 林海萍 (2017) 巨大芽孢杆菌LY02对黑麦草修复重金属污染土壤的影响. 水土保持学报, 31, 340–344.]
- Zhao YH, Zhang SL, Wu JF, Huang XJ, Wu S, Zhang Z, Yang LF, Long H, Xuan JC, Jiang MG (2018) Screening the diversity and activity of culturable bacteria isolated from mangrove rhizosphere soil at Shankou. *Acta Oceanologica Sinica*, 40, 138–151. (in Chinese with English abstract) [赵雅慧, 张舒琳, 吴家法, 黄新静, 吴霜, 张政, 杨立芳, 龙寒, 禤金彩, 姜明国 (2018) 山口红树林根际土壤可培养细菌多样性及其活性筛选. 海洋学报, 40, 138–151.]

(责任编辑: 东秀珠 责任编辑: 黄祥忠)



•研究报告•

小兴安岭大亮子河国家森林公园不同生境下土壤细菌多样性和群落结构

刘君¹ 王宁² 崔岱宗² 卢磊² 赵敏^{2*}

1(内蒙古大兴安岭林业科学技术研究所, 内蒙古牙克石 022150)

2(东北林业大学生命科学学院, 哈尔滨 150040)

摘要: 土壤细菌是森林生态系统的一个重要组成成分, 是生态系统中物质循环和能量流动的重要参与者, 细菌群落组成和生物多样性是反映土壤生态功能的重要指标。本文利用高通量测序技术分析了大亮子河国家森林公园内红松(*Pinus koraiensis*)林、落叶松(*Larix gmelinii*)林、蒙古栎(*Quercus mongolica*)林、枫桦(*Betula costata*)林、针阔混交林、灌木林和草甸等7种不同生境土壤细菌群落组成和多样性的差异性, 探讨该地区土壤细菌群落对不同生境的响应, 为地区森林生态系统的经营管理及生态系统稳定性的维护提供科学理论基础。在门的水平上, 各生境的细菌群落组成基本一致, 其中变形菌门(*Proteobacteria*)、放线菌门(*Actinobacteria*)、酸杆菌门(*Acidobacteria*)和疣微菌门(*Verrucomicrobia*)在7种生境土壤中相对丰度均大于10.0%, 是细菌中的优势菌门。在属的水平上, 共测得245个菌属, 各样地共有属118个, 占总属数的48.2%, 占总相对丰度的97.8%; 优势菌属分别为*Spartobacteri_genera_incertae_sedis*、*Gaiella*、*Gp16*、*Gp4*, 占总相对丰度的47.0%, *Spartobacteri_genera_incertae_sedis*在7种生境土壤中丰度均最高。7种生境下的土壤细菌多样性和土壤理化因子存在着显著的差异, 红松林的土壤细菌群落多样性和丰富度均高于其他生境。土壤pH是大亮子河森林公园影响土壤细菌多样性的关键因子。

关键词: 小兴安岭; 高通量测序; 不同生境; 细菌多样性; 土壤pH

Community structure and diversity of soil bacteria in different habitats of Da Liangzihe National Forest Park in the Lesser Khinggan Mountains

Jun Liu¹, Ning Wang², Daizong Cui², Lei Lu², Min Zhao^{2*}

1 Inner Mongolia Daxing'anling Forestry Science and Technology Research Institute, Yakeshi, Inner Mongolia 022150

2 College of Life Sciences, Northeast Forestry University, Harbin 150040

Abstract: Soil bacteria are important participants in the material cycling and energy flows in forest ecosystems. Therefore, the composition and biodiversity of bacterial communities are major indicators of soil ecological function. The aim of this study was to investigate the structure and diversity of bacterial communities across seven different habitats (i.e. *Pinus koraiensis*, *Larix gmelinii*, *Quercus mongolica*, *Betula costata*, coniferous-broad-leaved mixed forests, shrubs and meadows) in Da liangzihe National Forest Park by using high throughput sequencing technology. At the phylum level, the bacterial community composition was basically the same in all habitats, with *Proteobacteria*, *Actinobacteria*, *Acidobacteria* and *Verrucomicrobia* dominating the bacterial phyla by having relative abundance of more than 10%. At the genus level, 245 genera were identified, with 118 common genera accounting for 48.2% of all genera and 97.8% of the total relative abundance. The dominant genera, *Spartobacteri_genera_incertae_sedis*, *Gaiella*, *Gp16* and *Gp4*, made up 47.0% of the total relative abundance. *Spartobacteri_genera_incertae_sedis* was the most abundant genus in every habitat. In addition, the soil bacterial diversity and the soil physicochemical factors differed significantly among the habitats. Both the diversity and richness of the soil bacterial community were higher in *Pinus koraiensis* than the other habitats. Soil pH was found to be a key factor affecting soil bacterial community diversity in Da Liangzihe National Forest Park.

收稿日期: 2019-07-25; 接受日期: 2019-09-19

基金项目: 科技部科技基础性工作专项(2014FY210400)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: 82191513@163.com

Key words: the Lesser Khinggan Mountains; high throughput sequencing; different habitats; bacterial diversity; soil pH

土壤微生物在生物地球化学循环中起着极其重要的作用(Margesin et al, 2009; Sáenz de Miera et al, 2014), 其多样性影响植物与土壤环境之间的作用, 它们的分布特征及与土壤环境之间的复杂关系对植物地上部分的生长有着重要的影响(Chabré et al, 2003; Gömöryóá et al, 2009)。土壤细菌是森林生态系统中植物多样性和生产力的重要驱动者, 地上植物的生长和地下细菌群落之间有着密切联系。细菌可促进土壤中植被凋落物、小动物残体等有机物质的分解并转化为营养物质, 提高土壤供肥能力, 改善土壤环境; 细菌种类越丰富、生物量越大, 土壤细菌活性就越强, 对土壤营养循环的贡献就可能越大, 从而在促进植物生长中的作用越明显(Berg et al, 2014; 丁新景等, 2017)。

森林植被类型的变化对土壤细菌群落多样性有着直接影响, 而土壤细菌则是森林植被参与生态系统循环过程的重要推动者, 两者之间有着紧密的联系(Prescott & Grayston, 2013)。柳春林等(2012)研究表明, 鼎湖山的针叶林、阔叶林、针阔混交林的土壤细菌在种群构成上差异显著, 但大类组成较相似, 均为酸杆菌占绝对优势, 变形菌次之。Stone等(2015)研究认为植被类型是土壤微生物多样性的主要驱动者, 植物多样性越高, 土壤微生物的营养来源越丰富, 微生物的种类就越多。Santonja等(2018)研究发现森林生态系统的树种多样性控制着土壤中凋落物输入的种类, 从而对土壤细菌的多样性产生很强的级联效应。因此, 森林生态系统中生境的构成成分不同, 可能会对土壤微生物群落结构组成及优势菌群有着重要影响。

大亮子河国家森林公园地处小兴安岭南麓, 分布着面积较大的阔叶红松(*Pinus koraiensis*)林, 生物多样性丰富, 是东北地区研究生物多样性及维持机制的一个重要区域(宋厚娟等, 2014)。近年来, 多位学者对该地区的森林植物群落组成、多样性变化等进行了深入研究, 但对土壤中微生物群落结构多样性的研究仍较缺乏(张海军等, 2011; 王全波等, 2015)。基于此, 本研究选定大亮子河国家森林公园为研究样地, 利用 Illumina Hiseq PE250 测序技术,

分析了大亮子河国家森林公园内7种不同生境下的土壤细菌群落组成和多样性的分布规律, 探讨了该地区细菌群落结构与生境的共存机制, 以期为该地区森林生态系统的保护及经营管理提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 研究样地和土样采集

大亮子河国家森林公园位于小兴安岭东南部汤原县红松母树林场境内, 地理位置为 $46^{\circ}57' - 47^{\circ}03' N$, $129^{\circ}37' - 129^{\circ}45' E$, 属于中温带大陆季风气候, 全年气温在 $-34^{\circ}C$ 到 $34^{\circ}C$ 之间。年降水量在650 mm左右, 日照时数每年2,500 h, 无霜期一般90–100 d, 年平均积温2,100°C。土壤类型以暗棕壤为主, 还包括沼泽土、草甸土等, 总面积为7,171 ha。该区系分区属于泛北极植物区, 中国-日本植物亚区东北地区, 长白植物亚区小兴安岭南部区。原生植被是以红松为主的针阔混交林, 其余大部分经采伐破坏已演替为多种类型并存的阔叶林(张海军等, 2011; 王全波等, 2015)。

2015年7月, 我们在大亮子河国家森林公园内选择7种不同生境作为研究样地, 分别是红松林、蒙古栎(*Quercus mongolica*)林、枫桦(*Betula costata*)林、落叶松(*Larix gmelinii*)林、针阔混交林、灌木林和草甸。各类型样地面积如下: 乔木林为 $20 m \times 20 m$, 灌木林 $5 m \times 5 m$, 草甸 $2 m \times 2 m$ 。每种生境设置3个重复样地, 样地间隔20 m。样地内按S型随机布点, 共设置10个 $15 cm \times 15 cm$ 小样方。去除地表凋落物层, 在样方内采集0–10 cm土壤样品, 每次分别在每块样地内将采集到的同处理土样混合均匀, 去掉土壤中可见植物根系和动植物残体作为该样地的样品。将采回的土样带回实验室后, 立即过2 mm土壤筛, 一部分保存在 $-80^{\circ}C$ 冰箱中用于分子生物学研究, 测定细菌的群落结构多样性, 另一部分风干后用于理化性质的测定。

1.2 土壤理化测定

土壤理化性质采用常规方法(鲁如坤, 2000), 土壤pH值采用1:2.5水土比电位法测定; 土壤含水率采用烘干恒重法; 土壤有机碳用Multi N/C 2100s

分析仪测定; 土壤水解性氮用碱解扩散法测定; 土壤有效磷用碳酸氢钠浸提-钼锑抗比色法测定; 土壤有效钾用乙酸铵-火焰光度法测定。

1.3 Illumina Hiseq PE250测序

样品基因组总DNA的提取使用PowerSoil DNA试剂盒(MoBio Laboratories, USA), 再用1%琼脂糖凝胶电泳检测抽提。

16S rDNA扩增选择区域为V3-V4区, 使用的通用引物为F341和R806。在通用引物的5'端加上适合HiSeq2500 PE250测序的index序列和接头序列, 完成特异性引物的设计。正向引物: 5'-ACTCCTA-CGGGRSGCAGCAG-3' (F341); 反向引物: 5'-GG-ACTACVVGGGTATCTAAC-3' (R806)。

以稀释后的基因组DNA为模板, 使用KAPA HiFi Hotstart ReadyMix PCR kit高保真酶进行PCR, 确保扩增的准确性和高效性。用2%琼脂糖凝胶电泳检测PCR产物, 并用AxyPrep DNA凝胶回收试剂盒(Axygen公司)切胶回收。回收后, 利用Thermo NanoDrop 2000紫外微量分光光度计和2%琼脂糖凝胶电泳进行文库质检。文库质检合格后, 使用Qubit进行文库定量, 并根据每个样品的数据量要求, 进行相应比例的混合。使用Illumina HiSeq PE250进行上机测序(上海锐翌基因科技有限公司)。

1.4 数据分析

1.4.1 序列优化与数据统计

对16S rDNA高变区(V3-V4区)进行测序; 通过Pandaseq软件利用重叠关系将双末端测序得到的成对Reads拼接成一条序列, 得到高变区的长Reads。然后使用内部撰写的程序对拼接后的Reads进行如下处理, 获取CleanReads: (1)去除平均质量值低于20的Reads; (2)去除Reads含N碱基数超过3个的Reads; (3)Reads长度范围为220–500 nt。统计Clean Reads的长度分布和数量。

1.4.2 OTUs聚类

为便于物种多样性分析, 将长Reads聚类为OTUs (operational taxonomic units)。首先把拼接的长Reads中的singletons (对应Reads只有一条的序列)过滤掉, 因为singletons可能由于测序错误造成, 故将这部分序列去除, 不加入聚类分析, 利用Usearch软件在0.97相似度下进行聚类, 对聚类后的序列进行嵌合体过滤后, 得到用于物种分类的OTU, 每个OTU被认为可代表一个物种。

1.4.3 稀释性曲线和多样性指数

对优化序列进行随机抽样, 以抽到的序列数与它们所能代表OTU的数目构建稀释性曲线。稀释性曲线图中, 当曲线趋向平坦时, 说明取样的数量合理, 更多的取样也可能只产生少量新的OTU, 反之则表明继续取样还可能产生较多新的OTU。

利用QIIME软件, 从97%相似水平上测定微生物群落的 α 多样性指数, 土壤微生物群落的丰富度用Chao指数表示, 多样性用Shannon指数和Simpson指数表示, 测序深度指数用Coverage表示。 β 多样性是利用样本间的生物学距离进行分析, 根据样品的物种分布, 计算Weighted UniFrac距离。

1.4.4 群落结构分析

根据数据库中的参考序列对优化后的OTU进行种属鉴定。在门和属的水平上做样品群落分布柱状图, 比较7种生境中的菌落分布情况。

1.5 统计分析

利用最小显著差异法(LSD)对7种生境下的土壤理化指标进行差异显著性分析。将细菌多样性指数和土壤理化因子做Pearson相关性分析; 在属的水平上, 对相对丰度排在前20位的菌属OTUs与土壤理化因子做典型相关分析, 以评价土壤理化因子对细菌群落多样性和组成的影响; 对每个样品的OTUs序列进行典范相关分析(CCA), 用来评估细菌群落结构与环境因子之间的关系, 分析各土壤理化指标对细菌群落结构的影响大小。

2 结果

2.1 土壤理化性质

7种不同生境的土壤理化性质之间有着显著差异。落叶松林和草地的有机碳(159.16 g/kg, 146.49 g/kg)、有效氮(6.09 g/kg, 6.31 g/kg)含量显著高于其他生境。草地的有效磷含量最高(2.26 g/kg), 与其他生境有着显著差异。两种针叶林的土壤碳氮比较高, 与其他生境相比差异显著。

2.2 序列优化与数据统计

对土壤细菌的16S rRNA的V3-V4高变区PCR扩增, 进行Illumina Miseq测序, 7种生境土壤样品共测得408,320条优化序列, 各样品序列数从55,249到63,058不等, 平均为58,331。序列长度415–417 bp。

2.3 群落多样性分析

从图1可以看出, 稀释性曲线趋于平缓且覆

盖率均为99%，说明取样基本合理，能够比较真实地反映土壤样本的细菌群落组成，置信度较高。在97%相似水平下，土壤细菌的多样性、丰富度指数在不同生境之间有着显著差异(表1)。红松林(HS)和针阔混交林(ZK)细菌的Shannon多样性指数显著大于其他生境，分别为9.05和9.16。OTUs、丰富度指数(Chao1)则表现为红松林最大，与其他生境差异显著。Simpson多样性指数不同生境间差异不显著。整体上看，大亮子河地区的针叶林和针阔混交林的细菌多样性和丰富度较高，草地和灌木林次之，阔叶林的最低。

β 多样性分析表明不同生境中的细菌群落相似性差异较大(图2)。其中，蒙古栎林与灌木林、红松林、针阔混交林的细菌群落相似性较小，样品间差异指数分别为0.23、0.22和0.25。枫桦与红松、针阔

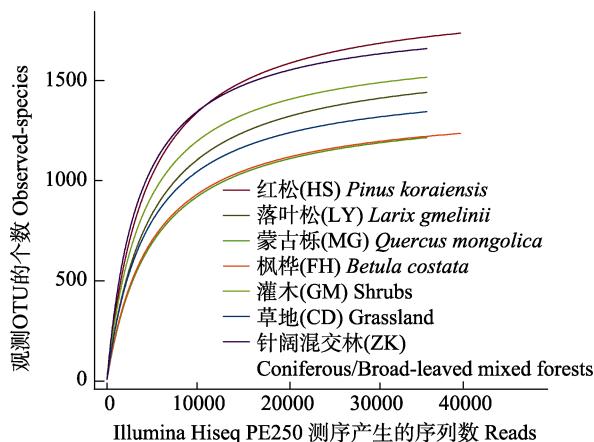


图1 不同生境97%相似性的OTU稀释曲线

Fig. 1 Rarefaction curves of OTUs clustered at 97% sequence similarity across different habitats

表1 7种生境土壤理化性质及土壤细菌多样性统计分析(平均值 \pm 标准差)

Table 1 Soil physicochemical properties and soil bacterial diversity in seven habitats (Means \pm SD)

样地 Sample	有机碳 Organic C (g/kg)	有效氮 Available N (g/kg)	有效磷 Available P (g/kg)	碳氮比 C/N	pH	OTUs	Shannon指数 Shannon index	丰富度指数 Chao1 index
红松林 HS	117.64 \pm 2.9 ^a	4.09 \pm 0.02 ^a	1.18 \pm 0.038 ^a	28.77 \pm 1.24 ^a	5.93 \pm 0.13 ^a	1897 \pm 23.33 ^a	9.05 \pm 0.0013 ^a	2082.56 \pm 5.97 ^a
落叶松林 LY	159.16 \pm 6.1 ^b	6.09 \pm 0.234 ^{bd}	1.44 \pm 0.016 ^{bd}	26.13 \pm 0.74 ^b	5.46 \pm 0.12 ^b	1613 \pm 12.02 ^b	8.43 \pm 0.0013 ^b	1955.04 \pm 10.35 ^b
蒙古栎林 MG	127.53 \pm 5.9 ^c	5.31 \pm 0.085 ^c	1.30 \pm 0.031 ^{ab}	24.02 \pm 0.74 ^c	5.38 \pm 0.39 ^{bd}	1376 \pm 14.85 ^c	7.78 \pm 0.0008 ^c	1652.53 \pm 8.77 ^c
枫桦林 FH	127.53 \pm 5.0 ^c	5.28 \pm 0.158 ^c	1.24 \pm 0.021 ^a	24.14 \pm 2.16 ^c	5.41 \pm 0.18 ^{cd}	1366 \pm 24.04 ^c	7.96 \pm 0.0021 ^d	1598.54 \pm 9.76 ^c
灌木林 GM	120.81 \pm 2.7 ^{ac}	5.98 \pm 0.062 ^d	1.44 \pm 0.060 ^{bd}	20.19 \pm 1.48 ^d	5.35 \pm 0.35 ^{cd}	1692 \pm 15.56 ^d	8.74 \pm 0.0013 ^e	1901.82 \pm 10.74 ^b
草地 CD	146.49 \pm 4.5 ^d	6.31 \pm 0.506 ^d	2.26 \pm 0.024 ^c	23.27 \pm 1.14 ^c	5.33 \pm 0.22 ^{bd}	1485 \pm 13.26 ^e	8.25 \pm 0.0017 ^f	1781.80 \pm 8.66 ^d
针阔混交林 ZK	122.25 \pm 1.8 ^{ac}	5.15 \pm 0.124 ^c	1.51 \pm 0.024 ^d	23.74 \pm 0.85 ^c	6.05 \pm 0.25 ^e	1799 \pm 28.21 ^a	9.16 \pm 0.0015 ^a	1928.39 \pm 4.12 ^b

不同小写字母表示不同生境间差异显著($P < 0.05$)。

HS, *Pinus koraiensis* forest; LY, *Larix gmelinii* forest; MG, *Quercus mongolica* forest; FH, *Betula costata* forest; GM, Shrub forest; CD, Grassland; ZK, Coniferous–broad-leaved mixed forest. Different lowercase letters showed significant differences among different habitats ($P < 0.05$)。

混交林土壤细菌群落相似性较小，差异指数分别为0.21和0.23。草地与针阔混交林的差异指数为0.23。整体上看，针叶林及针阔混交林与阔叶林、草地的细菌群落多样性差异显著。

2.4 不同生境土壤细菌群落结构分析

在门水平上，各生境的细菌群落组成基本一致(图3a)。在测得的20个门中各生境共有的为18个，共有门中相对丰度1%以上的有8个：变形菌门(Proteobacteria)、放线菌门(Actinobacteria)、酸杆菌门

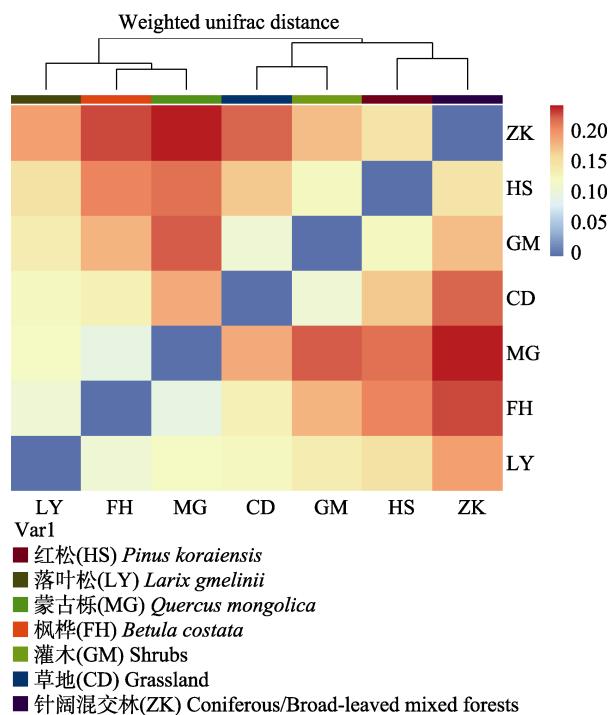


图2 7种生境下的土壤细菌beta多样性分析(加权)

Fig. 2 Analysis of beta diversity of soil bacteria in seven habitats (weighted)

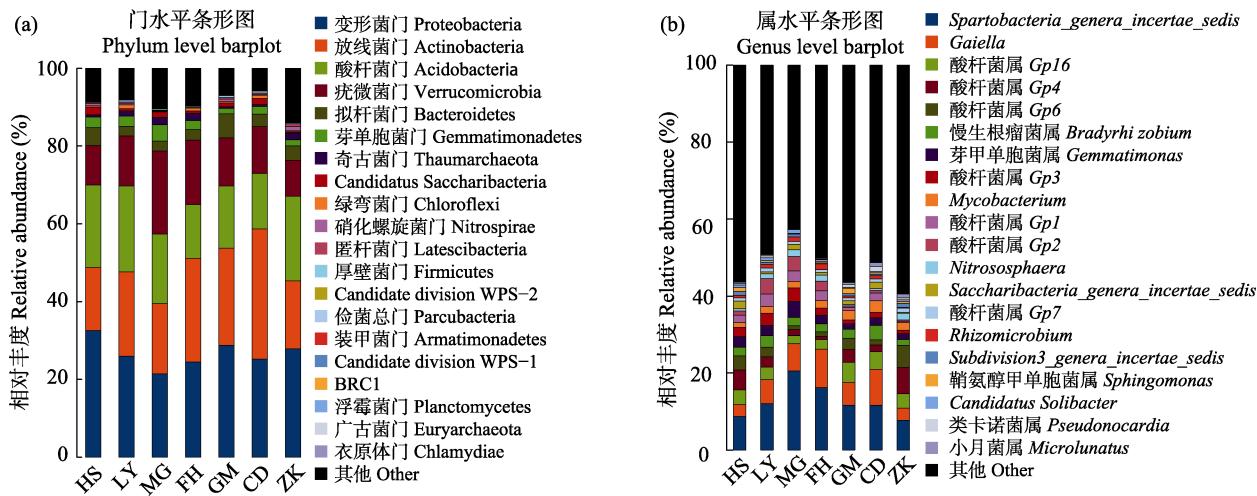


图3 不同生境下门(a)和属(b)的细菌群落组成。HS: 红松林; LY: 落叶松林; MG: 蒙古栎林; FH: 枫桦林; GM: 灌木林; CD: 草地; ZK: 针阔混交林。

Fig. 3 Bacterial community composition of phyla (a) and genus (b) derived from the different habitats. HS, *Pinus koraiensis* forest; LY, *Larix gmelinii* forest; MG, *Quercus mongolica* forest; FH, *Betula costata* forest; GM, Shrub forest; CD, Grassland; ZK, Coniferous–broad-leaved mixed forest.

(*Acidobacteria*)、疣微菌门(*Verrucomicrobia*)、拟杆菌门(*Bacteroidetes*)、芽单胞菌门(*Gemmatimonadetes*)、奇古菌门(*Thaumarchaeota*)和*Candidatus Saccharibacteria*, 占总相对丰度的89.2%。其中变形菌门、放线菌门、酸杆菌门和疣微菌门在7种生境土壤中相对丰度均大于10.0%, 显著高于其他细菌, 是细菌中的优势菌门。变形菌门细菌在红松林、落叶松林、蒙古栎林、灌木和针阔混交林中丰度最高, 7种生境土壤中丰度介于23.9%–35.4%之间。放线菌门在枫桦和草地土壤中的丰度最高, 分别为29.4%和35.5%, 7种生境土壤中丰度介于17.6%–35.5%之间。酸杆菌门和疣微菌门的土壤丰度范围分别在15.0%–25.2%和10.7%–23.8%之间, 蒙古栎林土壤中的疣微菌门丰度(23.81%)最大, 显著高于其他几种生境的丰度。

在属的水平上, 不同生境下细菌种类组成存在一定的差异(图3b)。共测得245个菌属, 各生境共有属118个, 占总属数的48.2%, 占总相对丰度的97.8%; 共有属中相对丰度1%以上的菌属10个: *Spartobacteria_genera_incertainae_sedis*、*Gaiella*、*Gp16*、*Gp4*、*Gp6*、*Bradyrhizobium*、*Gemmatimonas*、*Gp3*、*Mycobacterium*、*Gp1*; 优势菌属为*Spartobacteria_genera_incertainae_sedis*、*Gaiella*、*Gp16*、*Gp4*, 占总相对丰度的47.0%。*Spartobacteria_genera_incertainae_sedis*在7种生境的土壤中丰度均最高, 介于14.5%–

32.9%之间。

基于不同生境的OTUs进行全样品相似度(97%)对比分析, 得到7种生境土壤的群落结构聚类分析结果(图4)。根据样品间的相似关系, 细菌群落可分为4大类: 针阔混交林和红松林聚为一类, 枫桦林和蒙古栎林聚为一类, 落叶松林单独为一类, 灌木林和草地聚为一类。

2.5 细菌群落结构多样性与环境因子之间的关系

细菌群落多样性与土壤理化性质的Pearson相关性分析表明, OTUs、Shannon指数和Simpson指数与土壤pH呈显著正相关关系(表2)。典型相关分析表明, 前10位菌属的相对丰度均受土壤理化因子影响显著, 其中有效磷、有效氮、土壤pH和碳氮比对菌属丰度的影响程度较大(图5)。

3 讨论

3.1 不同生境对土壤细菌群落结构的影响

森林生态系统是陆地生态系统的重要组成部分, 其中的微生物种类丰富且数量巨大, 在地球化学循环中发挥着不可替代的作用(Colombo et al, 2016)。Djukic等(2010)研究认为植被类型是影响阿尔卑斯山地区土壤微生物群落组成及其活性的主要因素。随着高通量分子技术在生态学领域的广泛应用, 对森林生态系统的土壤微生物群落结构的分布特点已有了初步的认识: 在不同的森林生态系统

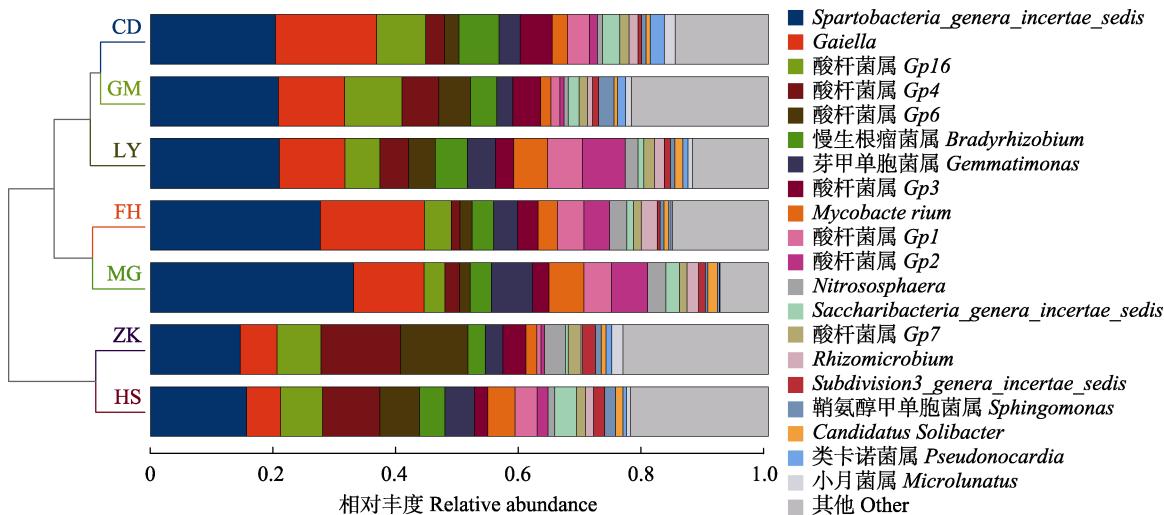


图4 不同生境物种丰度聚类分析。HS: 红松林; LY: 落叶松林; MG: 蒙古栎林; FH: 枫桦林; GM: 灌木林; CD: 草地; ZK: 针阔混交林。

Fig. 4 The cluster tree based of community structure of different habitats. HS, *Pinus koraiensis* forest; LY, *Larix gmelinii* forest; MG, *Quercus mongolica* forest; FH, *Betula costata* forest; GM, Shrub forest; CD, Grassland; ZK, Coniferous-broad-leaved mixed forest.

表2 土壤理化性质与细菌多样性的相关性分析

Table 2 Analysis of correlation between soil physical and chemical properties and bacterial diversity

	有机碳 Organic carbon	有效氮 Available N	有效磷 Available P	C/N	pH
OTUs	-0.390	-0.466	-0.185	0.331	0.768*
Shannon指数 Shannon index	-0.349	-0.371	-0.082	0.182	0.782*
丰富度指数 Chao1 index	-0.052	-0.297	-0.086	0.416	0.608
Simpson指数 Simpson index	-0.303	-0.490	-0.067	0.382	0.839*

* $P < 0.05$

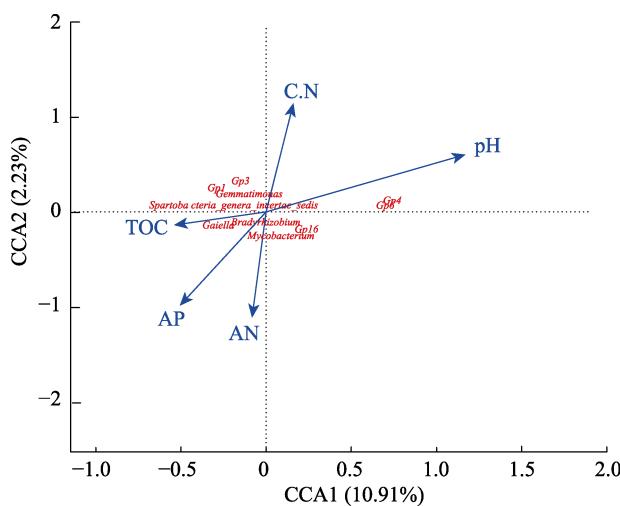


图5 10大优势菌属与土壤环境因子的典型相关分析

Fig. 5 Canonical correlation analysis of the top 10 dominant bacterial genera and soil environmental factors

中, 土壤中主要的微生物群落组成基本上是近似的, 均以酸杆菌门、变形菌门、放线菌门、拟杆菌门、疣微菌门等为主要优势菌类(Fierer et al, 2009; Lin

et al, 2010)。Zhang等(2015)研究发现神农架森林土壤的主要优势菌类为变形菌门、酸杆菌门、浮霉菌门和疣微菌门。我国长白山森林土壤中, 土壤微生物群落的75%为放线菌门、 α -变形菌门(Alphaproteobacteria)、酸杆菌门、 β -变形菌门(Betaproteobacteria)和 γ -变形菌门(Gammaproteobacteria)(Shen et al, 2013)。Ren等(2019)研究发现我国黄土高原不同林型的土壤细菌群落结构与其他生态系统差别不大, 主要也是由放线菌门、酸杆菌门、变形菌门、拟杆菌门、疣微菌门等组成。大亮子河国家森林公园土壤细菌群落的主要优势菌门为酸杆菌门、放线菌门、变形菌门和疣微菌门, 各生境间微生物群落组成差异不大, 生境对细菌门水平分布影响不大。在属水平上, 共有属中相对丰度1%以上的主要菌属种类基本一致, 土壤细菌的主要优势菌属均为Spartobacteria_genera_incertae_sedis、Gaiella、Gp16、Gp4。王光华等(2016)研究发现东北地区土壤细菌的主要优势菌属多为酸杆菌属, 本研究结果

与之相一致。

3.2 不同生境对土壤细菌多样性的影响

地上植被组成成分的不同,使得植物根系的生长代谢和地上凋落物成分和质量也存在一定的差异,改变了土壤中有机营养物质的含量及理化性质,从而导致土壤微生物多样性存在很大的差异(李梓正等,2010; Zhu et al, 2016)。本文中大亮子河森林公园7种生境下的土壤细菌多样性存在着显著的差异。综合分析发现,红松林和针阔混交林为一类;草地和灌木为一类;蒙古栎林、枫桦林和落叶松林为一类(图3, 图5);红松林和针阔混交林的多样性指数和丰富度指数显著高于其他几种生境,且其他5种生境之间也有显著差异。这可能是由于红松林和针阔混交林作为该地区的优势植被,分布较广,林下植被多样性高于其他几种生境型(柳春林等,2012; Stone et al, 2015)。各生境间的土壤理化性质有着显著的差异也是影响土壤细菌多样性的重要因素。

3.3 土壤理化性质对细菌多样性的影响

土壤理化性质与土壤微生物群落结构和多样性有着密切相关性(隋心等,2015)。本文对7种生境共有的10个优势菌属进行了典型相关分析,发现土壤有效氮、有效磷和碳氮比均对土壤细菌的丰富度有着显著影响,这表明土壤中有机营养成分的差异是导致土壤细菌群落组成差异的重要原因(丁新景等,2018)。

在多种生态环境和空间尺度中,土壤pH值是土壤细菌的多样性和群落结构的重要控制因子(Lauber et al, 2009; Griffiths et al, 2011; Lan et al, 2017)。Singh等(2012)研究发现土壤pH值与土壤细菌多样性有着显著正相关性。Shen等(2013)研究也发现沿长白山海拔变化的不同生境土壤pH是调控微生物多样性和群落组成的关键因子。在本研究中,通过Pearson相关性分析和CCA分析发现大亮子河森林公园的土壤pH均与两种多样性指数有着显著正相关关系,与众多研究相一致,这说明土壤pH是影响大亮子河森林公园土壤细菌多样性的关键因素。

参考文献

- Berg G, Grube M, Schloter M, Smalla K (2014) Unraveling the plant microbiome: Looking back and future perspectives. *Frontiers in Microbiology*, 5, 1–7.
- Chabrerie O, Laval K, Puget P, Desaire S, Alard D (2003) Relationship between plant and soil microbial communities along a successional gradient in a chalk grassland in north-western France. *Applied Soil Ecology*, 24, 43–56.
- Colombo F, Macdonald CA, Jeffries TC, Powell JR, Singh BK (2016) Impact of forest management practices on soil bacterial diversity and consequences for soil processes. *Soil Biology & Biochemistry*, 94, 200–210.
- Ding XJ, Jing RY, Huang YL, Chen BJ, Ma FY (2017) Bacterial structure and diversity of rhizosphere and bulk soil of *Robinia pseudoacacia* forests in Yellow River Delta. *Acta Pedologica Sinica*, 54, 1293–1298. (in Chinese with English abstract) [丁新景, 敬如岩, 黄雅丽, 陈博杰, 马风云 (2017) 黄河三角洲刺槐根际与非根际细菌结构及多样性. *土壤学报*, 54, 1293–1302.]
- Ding XJ, Jing RY, Huang YL, Chen BJ, Ma FY (2018) Bacterial structure and diversity of rhizosphere soil of four tree species in Yellow River Delta based on high-throughput sequencing. *Scientia Silvae Sinicae*, 54, 81–89. (in Chinese with English abstract) [丁新景, 敬如岩, 黄雅丽, 陈博杰, 马风云 (2018) 基于高通量测序的4种不同树种人工林根际土壤细菌结构及多样性. *林业科学*, 54, 81–89.]
- Djukic I, Zehetner F, Mentler A, Gerzabek MH (2010) Microbial community composition and activity in different alpine vegetation zones. *Soil Biology & Biochemistry*, 42, 155–161.
- Fierer N, Strickland MS, Liptzin D, Bradford MA, Cleveland CC (2009) Global patterns in belowground communities. *Ecology Letters*, 12, 1238–1249.
- Gömöryóá E, Hrvának R, Janišová M, Ujházy K, Gömöry D (2009) Changes of the functional diversity of soil microbial community during the colonization of abandoned grassland by a forest. *Applied Soil Ecology*, 43, 191–199.
- Griffiths RI, Thomson BC, James P, Bell T, Bailey M, Whitley AS (2011) The bacterial biogeography of British soils. *Environmental Microbiology*, 13, 1642–1654.
- Lauber CL, Hamady M, Knight R, Fierer N (2009) Pyrosequencing-based assessment of soil pH as a predictor of soil bacterial community structure at the continental scale. *Applied and Environmental Microbiology*, 75, 5111–5120.
- Lan GY, Li YW, Wu Z, Xie GS (2017) Impact of tropical forest conversion on soil bacterial diversity in tropical region of China. *European Journal of Soil Biology*, 83, 91–97.
- Lin YT, Huang YJ, Tang SL, Whitman WB, Coleman DC, Chiu CY (2010) Bacterial community diversity in undisturbed perhumid montane forest soils in Taiwan. *Microbial Ecology*, 59, 369–378.
- Li ZZ, Zhu LB, Lin YC, Hu YG, Zeng ZH (2010) Seasonal variation of soil bacterial community under different degrees of degradation of Hulunbeier grassland. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 2883–2889. (in Chinese with English abstract) [李梓正, 朱立博, 林叶春, 胡跃高, 曾昭海 (2010) 呼伦

- 贝尔草原不同退化梯度土壤细菌多样性季节变化. 生态学报, 30, 2883–2889.]
- Liu CL, Zuo WY, Zhao ZY, Qiu LH (2012) Bacterial diversity of different successional stage forest soils in Dinghushan. *Acta Microbiologica Sinica*, 52, 1489–1496. (in Chinese with English abstract) [柳春林, 左伟英, 赵增阳, 邱礼鸿 (2012) 鼎湖山不同演替阶段森林土壤细菌多样性. 微生物学报, 52, 1489–1496.]
- Lu RK (2000) The Method of Soil Agricultural Chemical Analysis. China Agriculture Science & Technology Press, Beijing. (in Chinese) [鲁如坤 (2000) 土壤农业化学分析方法. 中国农业科技出版社, 北京.]
- Margesin R, Jud M, Tscherko D, Schinner F (2009) Microbial communities and activities in alpine and subalpine soils. *FEMS Microbiology Ecology*, 67, 208–218.
- Prescott CE, Grayston SJ (2013) Tree species influence on microbial communities in litter and soil: Current knowledge and research needs. *Forest Ecology and Management*, 309, 19–27.
- Ren CJ, Liu WC, Zhao FZ, Zhong ZK, Deng J, Han XH, Yang GH, Feng YZ, Ren GX (2019) Soil bacterial and fungal diversity and compositions respond differently to forest development. *CATENA*, 181, 104071.
- Sáenz de Miera LE, Arroyo P, Calabuig EDL, Falagán J, Ansola G (2014) High-throughput sequencing of 16S RNA genes of soil bacterial communities from a naturally occurring CO₂ gas vent. *International Journal of Greenhouse Gas Control*, 29, 176–184.
- Santonja M, Foucault Q, Rancon A, Gauquelin T, Fernandez C, Baldy V, Mirleau P (2018) Contrasting responses of bacterial and fungal communities to plant litter diversity in a Mediterranean oak forest. *Soil Biology & Biochemistry*, 125, 27–36.
- Shen CC, Xiong JB, Zhang HY, Feng YZ, Lin XG, Li XY, Liang WJ, Chu HY (2013) Soil pH drives the spatial distribution of bacterial communities along elevation on Changbai Mountain. *Soil Biology & Biochemistry*, 57, 204–211.
- Singh D, Takahashi K, Kim M, Chun J, Adams JM (2012) A hump-backed trend in bacterial diversity with elevation on Mount Fuji, Japan. *Microbial Ecology*, 63, 429–437.
- Song HJ, Ye J, Shi S, Zhang ZC, Kuang X, Xing DL, Yuan ZQ, Lin F, Cai CJ, Wang XG, Hao ZQ (2014) Woody plant species composition and community structure in residual fragments of broadleaved Korean pine mixed forests in Changbai Mountains area. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 25, 1239–1249. (in Chinese with English abstract) [宋厚娟, 叶吉, 师帅, 张昭臣, 匡旭, 邢丁亮, 原作强, 蔺菲, 蔡成军, 王绪高, 郝占庆 (2014) 长白山区阔叶红松林残留片段木本植物物种组成与群落结构. *应用生态学报*, 25, 1239–1249.]
- Stone MM, Kan JJ, Plante AF (2015) Parent material and vegetation influence bacterial community structure and nitrogen functional genes along deep tropical soil profiles at the Luquillo Critical Zone Observatory. *Soil Biology & Biochemistry*, 80, 273–282.
- Sui X, Zhang RT, Zhong HX, Xu N, Wang JF, Liu YZ, Yuan HF, Ni HW (2015) Study on bacterial diversity of *Deyeuxia angustifolia* wetland by application of high-throughput sequencing technology in Sanjiang Plain. *Soil*, 47, 919–925. (in Chinese with English abstract) [隋心, 张荣涛, 钟海秀, 许楠, 王继丰, 刘应竹, 袁海峰, 倪红伟 (2015) 利用高通量测序对三江平原小叶章湿地土壤细菌多样性的研究. *土壤*, 47, 919–925.]
- Wang GH, Liu JJ, Yu ZH, Wang XZ, Jin J, Liu XB (2016) Research progress of Acidobacteria ecology in soils. *Biotechnology Bulletin*, 32, 14–20. (in Chinese with English abstract) [王光华, 刘俊杰, 于镇华, 王新珍, 金剑, 刘晓冰 (2016) 土壤酸杆菌门细菌生态学研究进展. *生物技术通报*, 32, 14–20.]
- Wang QB, Zhang SL, Zhang HJ, Wang CB, Qi XL, Song GH, Zhang SP (2015) Analysis of plant species composition at different levels in the Da Liangzi River National Forest Park. *Auhui Agricultural Science Bulletin*, 21(3/4), 24–26. (in Chinese) [王全波, 张淑兰, 张海军, 王长宝, 戚晓利, 宋国华, 张守平 (2015) 大亮子河国家森林公园乔灌草不同层次植物物种组成分析. *安徽农学通报*, 21(3/4), 24–26.]
- Zhang HJ, Wang CB, Liu YH, Zhang SL, Zhang SP (2011) Vascular plant resources and their diversity in Daliangzhi National Forest Park. *Hubei Agricultural Sciences*, 50, 2217–2224. (in Chinese with English abstract) [张海军, 王长宝, 刘玉红, 张淑兰, 张守平 (2011) 大亮子河国家森林公园乔灌草不同层次植物物种组成分析. *湖北农业科学*, 50, 2217–2224.]
- Zhang YG, Cong J, Lu H, Li GL, Xue YD, Deng Y, Li H, Zhou JZ, Li DQ (2015) Soil bacterial diversity patterns and drivers along an elevational gradient on Shennongjia Mountain, China. *Microbial Biotechnology*, 8, 739–746.
- Zhu S, Vivanco JM, Manter DK (2016) Nitrogen fertilizer rate affects root exudation the rhizosphere microbiome and nitrogen-use efficiency of maize. *Applied Soil Ecology*, 107, 324–333.

(责任编辑: 贺纪正 责任编辑: 周玉荣)