

杜鹃花类菌根研究进展

张春英^{1,2} 戴思兰¹

(¹ 北京林业大学园林学院 ² 上海市园林科学研究所)

摘要:杜鹃花类菌根是指杜鹃花科几个属植物上形成的一种特殊类型的菌根共生体,它可以帮助植物缓解环境的胁迫,使其在逆境下生存。为了发掘和利用菌根的潜能,满足生态建设和园艺生产的需要,杜鹃花类菌根的研究在国外受到广泛关注。该文从菌根的解剖结构、菌根真菌的物种多样性、菌根效应等方面对杜鹃花类菌根的研究现状进行了综述,并探讨了该研究存在的问题和发展前景。

关键词:杜鹃花类菌根真菌; 菌根真菌多样性; 接种效应

中图分类号:S685.21; S718.81 **文献标识码:**A **文章编号:**1000-1522(2008)03-0113-07

ZHANG Chun-ying^{1,2}; DAI Si-lan¹. **Research advances on ericoid mycorrhiza.** *Journal of Beijing Forestry University* (2008) **30**(3) 113-119 [Ch, 54 ref.]

¹ College of Landscape Architecture, Beijing Forestry University, 100083, P. R. China;

² Shanghai Landscape and Gardening Research Institute, 200232, P. R. China.

Most members of family Ericaceae have a distinctive form of the symbiosis referred to as ericoid mycorrhiza, which appear to be able to alleviate certain environmental stresses and so facilitate the establishment and survival of Ericaceae. In order to understand and utilize the mycorrhizal potentials, and satisfy the requirement of ecological construction and horticulture production, ericoid mycorrhiza has attracted abroad attention in overseas. This paper summarizes the research advances on the structure of Ericaceous root, the diversity of ericoid mycorrhizal fungi and the effects of inoculation on host plants. The insufficiency and prospect of the mycorrhizal research are also discussed.

Key words ericoid mycorrhizal fungi, mycorrhizal fungi diversity, inoculant effects

杜鹃花科(Ericaceae)约 305 属 3 350 种植物。全世界分布,除沙漠地区外,广布于南北半球的温带及北半球亚寒带,少数属种环北极或北极分布,也分布于热带高山。本科植物是环北极植物区系的重要组成部分,并在世界植被组成中占有重要位置。我国有 15 属,约 757 种,分布于全国各地,主产地在西南部山区。在我国西南部高山、亚高山的湿润山坡,以及树线以上的优势植物群落几乎全为浩瀚的杜鹃灌丛或杜鹃-苔藓矮曲林。杜鹃花科中许多属种是著名的园林观赏植物,已为世界各地广为利用,如我国常见的杜鹃花属(*Rhododendron*)、吊钟花属(*Enkianthus*)、越桔属(*Vaccinium*)植物种类等,尤其

是杜鹃花属植物为欧美第二大木本花卉,是著名的盆栽花卉和庭院美化植物。杜鹃花是我国传统名花,但由于其引种栽培的困难,在我国城市中应用的种类很少。

杜鹃花类菌根,也称为欧石楠类菌根,是指杜鹃花科几个属植物根系上形成的菌根,是内生菌根中的一个特殊类型。除野草莓或浆果鹃属(*Arbutus*)、熊果属(*Arctostaphylos*)外,杜鹃花科植物都有明显的杜鹃花类菌根共生。早在 1915 年 Rayner 发现了杜鹃花科植物的根皮层细胞被菌丝节(coil)占据,Harley(1969)后来把这种特殊的菌根共生结构命名为杜鹃花类菌根(Ericoid Mycorrhiza,简称为

收稿日期:2007-06-03

<http://www.bjfujournal.cn>, <http://journal.bjfu.edu.cn>

基金项目:上海市绿化(林业)管理局城投基金资助项目(ZX050208)。

第一作者:张春英,博士生。主要研究方向:园林植物资源及其引种栽培技术。电话:021-54352793 Email:mayzhang55@yahoo.com.cn 地址:200232 上海市龙吴路 899 号上海市园林科学研究所。

责任作者:戴思兰,教授,博士生导师。主要研究方向:园林植物种质资源与遗传育种。电话:010-82376017-604 Email: silandai@sina.com 地址:100083 北京林业大学园林学院。

(C)1994-2023 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. <http://www.cnki.net>

ERM)^[1]。1974 年, Read^[2] 分离出杜鹃花类菌根菌 *Pezizella ericae*, 并对其结构和功能进行了研究, 以后相关研究报道陆续见报。调查研究认为杜鹃花科植物在世界上如此广泛分布, 而且大多生境条件恶劣, 与其共生真菌有着举足轻重的关系; 菌根对杜鹃花类植物的营养吸收、增强对逆境因子的抗性等方面具有重要的作用^[3]。人工接种菌根真菌对杜鹃花科植物的生长有明显促进作用^[4-6], 菌根真菌侵染可能在拟欧石楠(*Calluna vulgaris* (L.) Hull) 植被的生态恢复中发挥作用^[7]; 杜鹃花类菌根提高植物适应性的潜能引起了诸多研究者的兴趣, 相关研究在国外受到广泛关注, 正逐渐揭示它们的自然状态和独特功能。杜鹃花类菌根研究及其相关技术的解决, 将对杜鹃花科植物的栽培与应用发挥重要作用。但尚未见到我国对杜鹃花类菌根研究的相关正式报道。本文对近 30 多年来国外有关杜鹃花类菌根的研究进展进行综合述评, 对我国开展此类研究具有指导意义和参考价值。

1 菌根的解剖结构与侵染特征

杜鹃花科植物的根通常是细弱的须根, 包括 1 层表皮细胞, 1~2 层皮层细胞和纤细的中柱。菌根在结构上与未侵染须根差别不大, 只是菌根成熟的表皮和皮层细胞内含有菌丝或菌丝节。从菌根解剖的菌丝隔形态上, 至少有两种真菌类型形成杜鹃花类菌根, 一种仅形成胞内菌丝, 另一种形成胞内菌丝节^[8]。菌丝在须根的成熟表皮区域形成一个松散网络, 然后由表皮细胞进入, 通常有单一入侵点, 但有时也形成多侵入点。菌丝进入细胞后, 增殖很快, 质膜反折包裹着菌丝。侵染通常发生在皮层细胞的外壁, 每个细胞都是单独的侵染单位, 所以相邻的细胞可能有不同年龄的菌丝节。当菌丝团成熟时, 植物细胞的体积完全被菌丝占据, 几乎没有明显的液泡。侵染末期植物细胞器的结构完整性丢失, 然后是植物细胞质降解, 细胞膜失去完整性, 直到植物细胞丢失其完整性, 菌丝节也完全降解。最后, 植物细胞变空, 只剩下一些早期的真菌侵染的碎片^[9]。单个侵染细胞的生命周期大约 5~6 周, 真菌与植物间的营养传递应该发生在侵染后、而且双方有完整解剖和生理结构的几个星期^[9]。

2 杜鹃花类菌根真菌物种多样性研究

从杜鹃花科植物中分离并鉴定为杜鹃花类菌根菌的真菌种类都属于子囊菌类, 见表 1。最早和常见分离的一类菌根真菌类型是盘菌类 *Hymenoscyphus ericae* (Read) Korf & Kernan, 属于锤舌

菌属, 最初 Read 命名为 *Pezizella ericae*^[2]。在多种的杜鹃花科植物根系中都分离出了这种共生真菌, 包括马醉木 (*Pieris floribunda* L.)^[10]、*Leucopogon parviflorus* (Andr.) Lindl.^[11]、*Epacris impressa* Labill. 和 *Astroloma pinifolium* (R. Br.) Benth^[12]、沙龙白珠树 (*Gaultheria shallon* Pursh)^[13-14]、拟欧石楠^[15]、杜鹃花 (*Rhododendron obtusum* var. *kaempferi* G. Don.^[16] 和 *Rhododendron lochae* F. Muell^[17]、越桔 (*Vaccinium angustifolium* Ait.、*V. corymbosum* L.、*V. macrocarpon* Ait^[18] 等植物。Dalpe 等 (1989) 从越桔 (*Vaccinium angustifolium* Ait.) 根中分离出的共生真菌柱顶孢 (*Scytalidium vaccini* Dalpé, Litten & Sigler), 其菌丝特征与 *H. ericae* 非常相似, 后被鉴定为 *H. ericae* 的无性型^[19]。因此真菌 *H. ericae* 应该是杜鹃花科植物根系中的一种广谱型共生真菌。

丝孢菌类的树粉孢属 (*Oidiodendron*) 是另一类常分离出的杜鹃花类菌根真菌类型, 如 *O. maius* Barron、*O. periconioides* Morrall 和 *O. griseum* Robak 等, 它们与杜鹃花科的多种植物形成菌根^[11-17]。树粉孢属真菌是杜鹃花科植物根系中常见的共生真菌, 但是不同植物根系中菌种类型有一定差异, 如从杜鹃花 (*Rhododendron* spp.) 植物中分离出的树粉孢菌多为 *O. maius* 的菌株, 而从越桔根系中分离的真菌没有 *O. maius* 的菌株, 其他类型的树粉孢菌的菌株则较多 (见表 1)。

砖隔膜菌 (*Capronia* sp.) 的一些菌种从沙龙白珠树根中分离出来, 并且在菌根菌群体中占据主要地位, 回接形成典型的杜鹃花类菌根^[14, 20]。从杜鹃花科植物中分离出来, 并且无菌培养条件下合成了菌根的还有皮盘菌科 (*Demateaceae*) 菌种类型^[16-17]。这些真菌实验证明属于杜鹃花类菌根菌, 但是其功能还需要进一步的鉴定。类似瓶霉属 (*Phialophora*) 的一些种类也从杜鹃花科植物中分离出来, 人工条件下也形成了菌根, 但形成的不是胞内典型菌丝节, 而是形成胞间菌丝^[13], 所以这类真菌是否属于杜鹃花类菌根真菌还有争议。

担子菌也应该是杜鹃花类菌根真菌群体的成员。Seviour 等^[21] 最早提出担子菌可能是杜鹃花类菌根真菌, 并实验证明了土色珊瑚菌 (*Clavaria argillacea* Fr.) 与杜鹃花之间存在营养的双向运输。Peterson 等^[8] 在杜鹃花菌根解剖结构研究中也认为珊瑚菌属 (*Clavaria*) 的某些菌种也许是杜鹃花类菌根真菌。直接从菌根提取 DNA 进行菌种 ITS 片段分子鉴定, 结果表明担子菌是主要的杜鹃花类菌根菌类型^[14, 20], 如 *Sebacina* spp. 的一些菌株。但是至今人工培养没有分离出担子菌的类型^[14, 20, 22], 也没

表 1 分离并回接成功的杜鹃花类菌根真菌

TABLE 1 Isolation and *in vitro* cultivation of ericoid mycorrhizal fungi

| 菌根真菌 | 寄主 |
|---|--|
| <i>Capronia</i> sp. | <i>Gaultheria shallon</i> Pursh |
| <i>Gymnascella dankaliensis</i> (Castellani) Currah | <i>Vaccinium angustifolium</i> Ait |
| | <i>Astroloma pinifolium</i> (R. Br.) Benth, <i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull, <i>Erica arborea</i> L., <i>E. cinerea</i> L., <i>Epacris impressa</i> Labill., <i>G. procumbens</i> L., <i>G. shallon</i> Pursh, <i>Leucopogon parviflorus</i> (Andr.) Lindl, <i>Pieris floribunda</i> L., <i>Rhododendron</i> cv. Pink Pearl, <i>R. ponticum</i> L., <i>R. lochae</i> F. Muell, <i>R. obtusum</i> var. <i>kaempferi</i> G. Don., <i>V. angustifolium</i> Ait, <i>V. macrocarpon</i> Ait, <i>V. myrtillis</i> L., <i>V. oxycoccum</i> L. |
| <i>Hymenoscyphus ericae</i> (Read) Korf & Kernan | |
| <i>Myxotrichum setosum</i> (Eidam) Orr, <i>et al.</i> | <i>V. angustifolium</i> Ait |
| <i>Oidiodendron chalmysporicum</i> Morall | <i>V. angustifolium</i> Ait |
| <i>O. citrinum</i> Barron | <i>V. angustifolium</i> Ait, <i>R. lochae</i> F. Muell |
| <i>O. falbum</i> Szilvinyi | <i>V. angustifolium</i> Ait, <i>G. shallon</i> Pursh |
| <i>O. griseum</i> Robak | <i>C. vulgaris</i> (L.) Hull, <i>V. angustifolium</i> Ait, <i>V. oxycoccum</i> L., <i>V. uliginosum</i> L., <i>G. shallon</i> Pursh |
| <i>O. maius</i> Barron | <i>C. vulgaris</i> (L.)Hull, <i>R. lochae</i> F. Muell, <i>R. obtusum</i> var. <i>kaempferi</i> G. Don., <i>G. shallon</i> Pursh, <i>R. cv.</i> Pink Pearl, <i>P. floribunda</i> L. |
| <i>O. periconioides</i> Morrall | <i>V. angustifolium</i> Ait, <i>R. branchycarpum</i> G. Don, <i>G. shallon</i> Pursh |
| <i>O. rhodogenum</i> Robak | <i>V. angustifolium</i> Ait |
| <i>O. scytaloides</i> W. Gams and Soderstrom | <i>V. angustifolium</i> Ait, <i>G. shallon</i> Pursh |
| <i>Pseudogymnoascus roseus</i> Raillo | <i>V. angustifolium</i> Ait, <i>G. shallon</i> Pursh |
| <i>Stephanosporium cerealis</i> (Thum.) Swart | <i>V. angustifolium</i> Ait |

有见到此类真菌与杜鹃花科植物共生性研究的进一步报道,因此担子菌在杜鹃花类菌根菌中的作用与地位目前还不能确定。

一些共生真菌类从杜鹃花科植物根中分离出来,并且回接成功,但是很难进行菌根真菌类型鉴定^[14]。从其他树种根中分离真菌 *Heteroconium chaetospora*(Grove) M. B. 不是杜鹃花类菌根菌,但是培养条件下却能与杜鹃花的根形成类似菌丝节结构^[23]。作者在云锦杜鹃(*R. fortunei* L.) 菌根真菌分离中也发现共生真菌类型丰富,但多数类型纯培养不产生孢子,很难鉴定。可以肯定杜鹃花类共生真菌物种多样性是非常丰富的,但是在菌种的鉴定与分类上还需要大量的研究工作。

3 杜鹃花类菌根效应及其机理研究

3.1 促进和改善植物的氮磷营养吸收

杜鹃花科植物在全球分布广泛,从北半球的灌丛荒地、地中海林地、热带雨林到澳洲干旱沙地都有分布,是重要的植被组成部分。这些生境气候条件各不相同,但是土壤的共同特征是矿化率低、营养贫瘠,或者有机物质降解后留下的主要矿质营养以复杂的有机态存在,植物难以吸收利用^[24]。杜鹃花科植物能在这种土壤中生存,很大程度上依赖菌根共生体缓解环境压力,改善营养获取方式,吸收复杂有机态的氮(N)和磷(P)传递给植物^[25-27]。因此在矿质营养低、高有机质含量的土壤中杜鹃花科植物菌根侵染率较高^[28]

Stribley 等^[29]在给菌根与非菌根的越桔施用¹⁵N 标记的胺态氮时最先发现了杜鹃花类菌根具有利用有机残基为氮源的能力。随后的研究发现了此类真菌本身具有腐生的能力,能利用蛋白质作为单一的氮源与碳源。Chen 等^[30]从 *Woollsia pungens* (Cav.) F. Muell 根中分离的 4 种杜鹃花类菌根真菌在纯培养条件下能利用谷氨酰胺、精氨酸、牛血清蛋白作为单一的氮源与碳源,其中两个菌株可利用 DNA 和复杂的有机磷源为单一的磷源。而且不同生境分离的 *H. ericae* 菌株利用磷酸氢二氨、硝酸钙、谷氨酰胺、牛血清蛋白和葡萄糖等各种氮源的能力是有差异的^[31]。同样,杜鹃花类菌根真菌也能够从有机磷源中获得磷营养, *H. ericae* 在以 DNA 作为磷源比以正磷酸盐为磷源时菌丝产量高^[32]。此类真菌不但能从复杂有机质中吸收氮磷营养满足自身生长需要,而且能把营养传递给寄主植物促进其生长发育。如菌根真菌 *H. ericae* 可以利用几丁质、死亡菌丝作为唯一氮源促进自身菌落和寄主植物(*Vaccinium* ssp.) 的生长^[33]。拟欧石楠被 *H. ericae* 侵染后根细胞吸收氨基酸的能力提高^[34]。Xiao 等^[35]用不同的有机氮源如谷胺酸、谷胱甘肽和牛血清蛋白供应给无菌培养的沙龙白珠树,接种菌根菌植株在各种氮源下都比非接种植株生长好。Myers 等^[36]用鲑精核酸作为单一 P、C、N 源,供给接种与不接种的越桔属植物,发现菌根植株产量比不接种植株高, P 含量也比较高。

杜鹃花类共生菌改善杜鹃花科植物营养吸收有

几个原因:首先菌丝可以扩大根与土壤的接触面而增加寄主的根际范围;其次菌根菌可以分泌胞外蛋白酶类降解蛋白质(灌丛荒地的主要氮源以蛋白质状态存在);还有菌根菌能够活化几丁质、其他细胞壁中的组分,从有机态氮活化的氨基酸可以直接被植物根吸收也可通过菌丝体吸收^[37]。共生真菌可以产生广泛的水解酶及氧化酶类,对活化土壤中复杂有机质有重要作用,其中包括蛋白酶类、几丁质酶类和磷酸脂酶等,帮助寄主从蛋白质、几丁质、磷酸脂,甚至多酚类物质中获取氮和磷;还有糖酶类及酚氧化活动可以分解死植物体中复杂有机质而释放出氮和磷供植物需要^[3]。产生的一些酶类能够在很低的 pH 环境条件下活动,而且具有抵制金属离子如 Al^{3+} 和 Fe^{2+} 拮抗作用的能力,这也许是杜鹃花类菌根共生体能够在很酸的土壤环境下生活的关键因素^[3]。而且有研究认为:部分 ERM 真菌纯培养条件下具有降解木质素或松柏醇脱氢多聚体的潜能,培养过程中检测到的过氧化物酶活性进一步证实了此类共生真菌具备这种能力^[38]。但是过氧化物酶活性只在平板培养 *H. ericae* 菌株时检测到而液体培养时没有检测到这种活性,这种过氧化物酶活性也有可能是铁离子的干扰效应,因为平板培养时使用 MMN 培养基常加入少量的 $FeCl_3$ ^[39]。所以,尚需要进一步的证据支持杜鹃花类菌根真菌具有这种潜能。

3.2 缓解重金属对植物的危害

在重金属污染严重的地区,杜鹃花类菌根植物常成为主要植被类型,这种侵染特性已经吸引了很多研究者的兴趣去探讨杜鹃花科植物与真菌间的进化适应性^[40]。人们早就注意到拟欧石楠能在含有多种金属的土壤环境中生长,而且相应的试验也表明拟欧石楠在酸性黏土壤、石灰质土壤、工矿污染严重土壤、铜污染土壤中都同样生长良好^[41]。铜污染和镍污染土壤上的栽培试验研究进一步肯定了拟欧石楠与其他杜鹃花科植物具有在金属污染土壤中生长的能力^[42-43]。

杜鹃花类菌根抗重金属污染的方式与金属离子的类型和存在状态有关,其中的机理也因此而不同。研究表明菌根真菌具有抗铜、锌污染的能力,而且可以把抗污染的能力转给寄主植物拟欧石楠,从而使植物获得在铜、锌污染地区生长的能力^[40, 44-45]。菌根植物在铜、锌污染土壤中生存的机制可能与一些酶类有关。Martino 等^[46]研究发现锌离子可诱导一些蛋白类转变为分子量更低的多肽,其中有水解酶和过氧化物变位酶的同工酶类,已知过氧化物变位酶在植物、动物及微生物重金属反应中起着重要作用。Sharples 等^[47]研究则认为菌根真菌 *H. ericae* 和

寄主拟欧石楠以一种巧妙的方式生存在砷污染的土壤中,其中抗砷污染的菌根真菌担当重要的角色,不但使寄主减少暴露于砷离子的机会,而且在营养缺乏的情况下,持续给寄主提供磷营养^[48]。由于砷($H_2AsO_4^-$)与磷($H_2PO_4^-$)生化特性相似,在许多植物和真菌中砷是与磷共转移通过细胞膜的。*H. ericae* 从污染土壤中吸收砷酸盐($H_2AsO_4^-$),然后转化为亚砷酸盐(H_3AsO_3),并从菌丝中排出亚砷酸盐^[47-48]。在这种方式下,菌根真菌似乎担当了植物的砷过滤器而使植物处于低砷土壤环境中,避免砷危害;真菌在排出砷酸盐的同时活化富集植物需要的磷营养。植物通常不耐砷酸盐,不具备磷砷转换吸收系统,明显地依赖菌根共生体调节才能在砷污染环境中生长^[47-48]。

不同生境中分离的菌根真菌抗重金属污染能力和机制也可能是不同的。如从自然正常生境土壤和砷污染土壤中的拟欧石楠根中分离的 *H. ericae* 菌株表现出不同的抗砷污染能力^[49]。来自锌污染土壤的 *O. maius* 菌株能在含有高浓度锌与镉的培养基中生长,而且从污染土壤和非污染土壤中分离的菌株溶解锌复合物的作用机制可能是不同的^[45, 50]。杜鹃花科植物对生境土壤的适应机制也许是其抗重金属污染的机制之一。自然条件下杜鹃花类菌根植物总是生长在酸性土壤中,也就意味着一些金属离子的浓度,如铝以及具有氧化还原活性的金属如铁、镁在这种土壤中会很高。长期生活在这种土壤中杜鹃花类植物逐渐适应了高金属离子浓度的环境,进而能在含有其他重金属离子的土壤环境下生活。这些金属离子可能具有相似的毒害模式,杜鹃花类植物能用相似的方式防御它们的危害。因此,杜鹃花类植物能够生长在重金属污染的土壤环境中。相关研究可以肯定杜鹃花类植物能在高金属离子浓度土壤中生长,菌根真菌起着非常重要的作用。也为研究此类菌根共生体在重金属污染土壤中的适应机制提供了一些线索,但是目前还不能解释其中的机制和信号传导途径。

3.3 菌根对植物的生长效应

菌根改善植物的营养方式、增加抗逆性等生理效应最终表现为生长效应,是菌根真菌筛选和应用的直接评判标准。Powell^[51]用 *H. ericae* 接种 6 个越桔品种,发现接种菌根真菌的越桔果实产量比未接种的产量提高 11%~92%,同时植物的生长量增加了 17%;该菌株对拟欧石楠、马醉木生长也有促进作用^[6, 52],而且可能在拟欧石楠植被恢复中发挥积极的作用^[7]。Darinka 等^[5]在一年生越桔苗移栽时接种菌根菌 *O. rhodogenum* 和 *O. griseum*,接种植物

在氮磷营养吸收、抗病性和抗逆性方面表现一定的优越性,生长更为良好,叶面积和干重均有所增加。在杜鹃花微繁幼苗和扦插苗菌根菌接种试验中发现从同一个植株中分离的不同菌株,对植物的生长可能有不同的影响,约有 10%~15%的供试菌株对植物的生长有积极促进作用^[4]。作者在云锦杜鹃菌根真菌回接试验也发现同样的情况,不同菌株对幼苗的促进作用是有差异的。因此,在园林园艺实践中,菌株筛选十分必要且具有重要的意义。

4 存在问题与前瞻

4.1 杜鹃花类菌根真菌多样性

从杜鹃花科植物分离的菌根真菌,很多的类型纯培养很难产生孢子,所以不少学者在杜鹃花类菌根真菌群体形态鉴定的基础上,进行了分子鉴定和多样性研究^[11-17]。研究结果肯定了两类首先分离培养菌种类型 *H. ericae* 和 *Oidiodendron* 的几个种类。同时也给我们一些新的启示:杜鹃花类菌根菌可能包含更为广泛的真菌类型,而且多样性丰度是很高的。得出这样结论的证据有 3 个方面:一是分子鉴定为 *H. ericae* 的近缘菌株,只是与它亲缘较近的株系,ITS 序列同源性较高,并不是完全一样,在分子系统树上这些菌株也偏离了 *H. ericae*^[13,53],说明可能 *Hymenoscyphus* 的其他菌种也是杜鹃花类菌根真菌。同样 *Oidiodendron* 内有多少菌种属于此类共生真菌,目前还没有确定^[54]。二是分离菌株 rDNA 的 ITS 位点与序列表现了丰富的多态性。除已经确定的菌种及近缘株系外,还有一些序列与 GENBANK 或 EMBL 现存的数据没有亲缘关系,一些序列与其他类型菌根菌,如外生菌根菌、AM 菌根菌等,同源性较高^[13,54]。三是杜鹃花科植物沙龙白珠树菌根 LSU 区域序列分析发现,65%以上的菌根片段包含担子菌,但是纯培养却得不到担子菌类型^[14,20]。如果其他植物也是类似的情况,当前集中在分离培养菌株上的有关 ERM 群体研究就忽略了这类内生菌根的主体了。不少学者认为杜鹃花类菌根菌是一个异源的群体,群体的种类数量目前还很难确定^[14,20,54]。因此,关于 ERM 群体多样性还有诸多的疑问,而且相对于种群数量极大的杜鹃花科植物,菌根研究涉及的植物种类还很少,尚需要更广泛和深入的研究。

4.2 菌根功能及效应研究

杜鹃花菌根功能的研究多集中在两类共生真菌 *H. ericae* 和 *Oidiodendron* 的种类,重点研究阐述了菌根对植物氮磷营养吸收和缓解重金属毒害的作用,而菌根对植物的生长效应涉及较少。仅见接种

共生真菌 *H. ericae* 或 *Oidiodendron* spp. 菌株对马醉木、拟欧石楠、越桔苗的生长有积极的影响^[5-6,51-52],而其他类型的杜鹃花类菌根真菌是否对宿主植物生长有促进作用目前还不清楚。在菌根多样性研究中发现:一棵植株的根系常常结合多种类型的菌根菌^[20],作者在云锦杜鹃菌根真菌分离中也发现类似的情况。当前的菌根效应研究多以单菌株接种进行试验分析,混合接种的效应分析很少。菌根的功能和共生真菌多样性的关系如何;对植物生理生态以及生长发育发生影响的是多类菌株共同作用,或是一类为主进行作用;目前还没见到相关报道。菌根是否可以辅助杜鹃花类植物扩大对土壤酸碱度适应范围,是否可以增加其对高温环境的抗逆性,是否在其引种栽培中起着重要作用,这些问题都需要今后的研究给予更加全面和深入的答案。

4.3 在我国的研究及应用前景

杜鹃花类菌根的研究在我国还处于起始阶段,相关的初步研究正在进行,鲜见正式报道。杜鹃花科中许多种类具有很高的观赏价值,但其中多数种类在我国引种栽培困难。菌根能够促进杜鹃花类植物的营养吸收及幼苗生长,而且作者在试验中发现接种菌根能明显促进杜鹃花幼苗的生长,并且幼苗的越夏能力也有所提高,因此在引种栽培中引入菌根技术有可能成为解决杜鹃花栽培难题的关键措施,将对杜鹃花的引种栽培产生巨大的作用。但是有关杜鹃花类菌根还有许多问题尚未搞清,如我国杜鹃花类菌根真菌多样性的状况、植物与真菌的识别专一性、菌根真菌入侵的条件和机理、菌根侵染的生理与生态效应、有效菌株筛选、保藏和菌剂生产、共生体系的建立和稳定性等问题,这些问题的解决是菌根技术应用的必要和先决条件。所以我国杜鹃花菌根的研究和应用任重而道远,研究领域的宽度和深度都亟待加强。

参 考 文 献

[1] LEAKE J R, READ D J. Experiments with ericoid mycorrhiza[G]// NORRIS J R, READ D J, VARMA A K. *Techniques for mycorrhizal research: Methods in microbiology*. London: Academic Press, 1991; 435-436.

[2] READ D J. *Peizella ericae* sp. nov. the perfect state of a typical mycorrhizal endophyte of Ericaceae[J]. *Transactions of the British Mycological Society*, 1974, 63:381-382.

[3] CAIRNEY J W G, MEHARG A A. Ericoid mycorrhiza: A partnership that exploits harsh edaphic conditions [J]. *European Journal of Soil Science*, 2003, 54:735-740.

[4] JANSÁ J, VOSATKA M. *In vitro* and *post vitro* inoculation of micropropagated rhododendrons with ericoid mycorrhizal fungi [J]. *Applied Soil Ecology*, 2000, 15(2):125-136.

- [5] KORON D, GOGALA N. The use of mycorrhizal fungi in the growing of blueberry plants (*Vaccinium corymbosum* L.) [G]// MÜLLER W, POLESNY F, VERHEYDEN C, *et al.* *International conference on integrated fruit production*; 525. Belgium, Leaven; Acta Horticulturae, 2000;101-106.
- [6] STRANDBERG M, JOHANSSON M. Uptake of nutrients in *Calluna vulgaris* seed plants growth with and without mycorrhiza[J]. *For Ecol Mgmt.*, 1999,114;129-135.
- [7] DIAZ A, GREEN I, BENVENUTO M, *et al.* Are ericoid mycorrhizas a factor in the success of *Calluna vulgaris* heathland restoration? [J]. *Restoration Ecology*, 2006,14(2);187-195.
- [8] PETERSON T A W, MUELLER C, ENGLANDER L. Anatomy and ultrastructure of a rhododendron root-fungus association[J]. *Can J Bot.*, 1980, 58(23);2 421-2 433.
- [9] SINGH G, MUKERJI K G. Ericoid mycorrhiza-isolation and identification [G]//MUKERJI K G, MANOHARACHARY C, CHAMOLA B P. *Techniques in mycorrhizal studies*. Netherlands, Dordrecht ;Kluwer Academic Publishers, 2002;345-383.
- [10] STARRETT M C. *Isolation, storage, and use of ericoid mycorrhizal fungi for improved acclimatization and subsequent growth of micropropagated Pieris floribunda*[D]. North Carolina State, USA; University of North Carolina State, 1996;43-45.
- [11] STEINKE E, WILLIAMS P G, ASHFORD A E. The structure and fungal associates of mycorrhizas in *Leucopogon paxiflorus* (Andr.) Lindl[J]. *Annals of Botany*, 1996, 77;413-419.
- [12] MCLEAN C B, CUNNINGTON J H, LAWRIE A C. Molecular diversity within and between ericoid endophytes from the Ericaceae and Epacridaceae[J]. *New Phytol*, 1999, 144;351-358.
- [13] MONREAL M, BERCH S M, BERBEE M. Molecular diversity of ericoid mycorrhizal fungi[J]. *Can J Bot.*, 1999, 77;1 580-1 594.
- [14] BERCH S M, ALLEN T R, BERBEE M L. Molecular detection, community structure and phylogeny of ericoid mycorrhizal fungi[J]. *Plant and Soil* , 2002,244;55-66.
- [15] JOHANSSON M. Fungal associations of Danish *Caluna vulgaris* roots with special reference to ericoid mycorrhiza[J]. *Plant and Soil*, 2001, 231;225-232.
- [16] USUKI F, ABE J P, KAKISHIMA M. Diversity of ericoid mycorrhizal fungi isolated from hair roots of *Rhododendron obtusum* var. *kaempferi* in a Japanese red pine forest [J]. *Mycoscience*, 2003,44;97-102.
- [17] BOUGOURE D S, CAIRNEY J W G. Fungi associated with hair roots of *Rhododendron lochiaie* (Ericaceae) in an Australian tropical cloud forest revealed by culturing and culture-independent molecular methods [J]. *Environmental Microbiology*, 2005, 7 (11); 1 743-1 754.
- [18] BONFANTE P. Occurrence of a basidiomycetes in living cells of mycorrhizal hair roots of *Calluna vulgaris*[J]. *Trans Br Mycol Soc.* 1980,75;320-325.
- [19] EGGER K N, SIGLER L. Relatedness of the ericoid endophytes *Scytalidium vaccinii* and *Hymenoscyphus ericae* inferred from analysis of ribosomal DNA[J]. *Mycologia*, 1993, 85;219-230.
- [20] ALLEN T R, MILLER T, BERCH S M, *et al.* Culturing and direct DNA extraction find different fungi from the same ericoid mycorrhizal roots[J]. *New Phytologist*, 2003, 160;255-272.
- [21] SEVIOUR R J, WILLING R R, CHILVERS G A. Basidiocarps associated with ericoid mycorrhizas[J]. *New Phytologist*, 1973,72; 381-385.
- [22] BERGER R, PEROTTO S, GIRLANDA M, *et al.* Ericoid mycorrhizal fungi are common root associates of a Mediterranean ectomycorrhizal plant (*Quercus ilex*) [J]. *Mol Ecol*, 2000, 9; 1 639-1 650.
- [23] USUKI F, NARISAWA K. Formation of structures resembling ericoid mycorrhizas by the root endophytic fungus *Heteroconium chaetospora* within roots of *Rhododendron obtusum* var. *kaempferi* [J]. *Mycorrhiza*, 2005, 15;61-64.
- [24] READ D J. Mycorrhizas in ecosystems[J]. *Experientia*, 1991, 46; 376-390.
- [25] BENDING G D, READ D J. Nitrogen mobilization from protein-polyphenol complex by ericoid and ectomycorrhizal fungi [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1996,28;1 603-1 612.
- [26] BENDING G D, READ D J. Lignin and soluble phenolic degradation by ectomycorrhizal and ericoid mycorrhizal fungi [J]. *Mycological Research*, 1997,101;1 348-1 354.
- [27] BURKE R M, CAIRNEY J W G. Carbohydrolase production by the ericoid mycorrhizal fungus *Hymenoscyphus ericae* under solid state fermentation conditions [J]. *Mycological Research*, 1997, 101; 1 135-1 139.
- [28] XIAO G, BERCH S M. Diversity and abundance of ericoid mycorrhizal fungi to form mycorrhizal fungi of *Gaultheria shallon* on forest clearcut[J]. *Canadian Journal Botany*, 1996, 74;337-346.
- [29] STRIBLEY D P, READ D J. The biology of mycorrhiza in Ericaceae (IV): The effects of mycorrhizal infection on the uptake of ¹⁵N from labeled soil by *Vaccinium macrocarpon* Ait [J]. *New Phytologist*, 1974, 73;1 149-1 155.
- [30] CHEN A, CHAMBERS S M, CAIRNEY J W G. Utilization of organic nitrogen and phosphorus sources by mycorrhizal endophytes of *Woolisia pungens* (Cav.) F. Muell [J]. *Mycorrhiza*, 1999, 8;181-187.
- [31] CAIRNEY J W G, SAWYER N A, SHARPLES J M, *et al.* Intraspecific variation in nitrogen source utilization by isolates of the ericoid mycorrhizal fungus *Hymenoscyphus ericae* (Read) Korf and Kernan[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2000, 32; 1 319-1 322.
- [32] LEAKE J R, MILES W. Phosphodiesterases as phosphorus sources for mycorrhizal fungi and their host plants (I): Phosphodiesterase production and the utilization of DNA as a phosphorus source by the ericoid mycorrhizal fungus *Hymenoscyphus ericae* (Read) Korf and Kernan[J]. *New Phytologist*, 1996, 132;435-444.
- [33] READ D J. The structure and function of the ericoid mycorrhizal root [J]. *Annals of Botany*, 1996,77;365-374.
- [34] SOKOLOVSKI S G, MEHARG Y A, MAATHUIS F J M. *Calluna vulgaris* root cells show increased capacity for amino acid uptake when colonized with the mycorrhizal fungus *Hymenoscyphus ericae* [J]. *New Phytologist*, 2002, 155;525-530.
- [35] XIAO G, BERCH S M. Organic nitrogen use by salal ericoid mycorrhizal fungi from northern Vancouver island and impacts on growth *in vitro* of *Gaultheria shallon* [J]. *Mycorrhiza*, 1999, 9; 145-149.

[36] MYERS M D, LEAKE J R. Phosphodiesterases as phosphorus sources for mycorrhizal fungi and their host plants(Ⅱ); Ericoid mycorrhiza and the utilization of nuclei as a phosphorus and nitrogen source by *Vaccinium macrocarpon* Ait[J]. *New Phytologist*, 1996, 132, 445-452.

[37] BENDING G D, READ D J. Nitrogen mobilization from protein polyphenol complex by ericoid and ectomycorrhizal fungi[J]. *Soil Biology Biochemistry*, 1996, 28, 1 603-1 612.

[38] CAIRNEY J W G, BURKE R M. Do ecto and ericoid mycorrhizal fungi produce peroxidase activity[J]. *Mycorrhiza*, 1998, 8, 61-65.

[39] DOBERNIG G B, HASELWANDTER K. Effect of ferric iron on the release of siderophores by ericoid mycorrhizal fungi[C]// READ D J, LEWIS L H, FITTER A H, *et al*. *Mycorrhizas in ecosystem*; CAB International·London; Oxford University Press, 1992, 252-257.

[40] MEHARG A A, CAIRNEY J W G. Co-evolution of mycorrhizal symbionts and their hosts to metal-contaminated environments[J]. *Advances in Ecological Research*, 2000, 30, 69-112.

[41] MARRS R H, BANNISTER P. The adaptation of *Calluna vulgaris* (L.) Hull to contrasting soil types[J]. *New Phytologist*, 1978, 81, 753-761.

[42] MONNI S, SALEMAA M, MILLAR N. The tolerance of *Empetrum nigrum* to copper and nickel[J]. *Environmental Pollution*, 2000, 109, 221-229.

[43] MONNI S, SALEMAA M, WHITE C, *et al*. Copper resistance of *Calluna vulgaris* originating from the pollution gradient of a Cu-Ni smelter, in southwest Finland[J]. *Environmental Pollution*, 2000, 109, 211-219.

[44] BRADLY R, BURT A J, READ D J. Mycorrhizal infection and resistance to heavy metal toxicity in *Calluna vulgaris*[J]. *Nature*, 1981, 292, 335-337.

[45] MARTINO E, TURNAU K, GIRLANDA M, *et al*. Ericoid mycorrhizal fungi from heavy metal polluted soils: Their identification and growth in the presence of zinc ions[J]. *Mycological Research*, 2000, 104, 338-344.

[46] MARTINO E, FRANCO B, PICCOLI G, *et al*. Influence of zinc ions on protein secretion in a heavy metal tolerant strain of the ericoid mycorrhizal fungus *Oidiodendron maius*[J]. *Molecular and Cellular Biochemistry*, 2002, 231(1-2), 179-185.

[47] SHARPLES J M, MEHARG A A, CHAMBERS S M, *et al*. Symbiotic solution to arsenic contamination[J]. *Nature*, 2000, 404, 951-952.

[48] SHARPLES J M, MEHARG A A, CHAMBERS S M, *et al*. Mechanism of arsenate resistance in the ericoid mycorrhizal fungus *Hymenoscyphus ericae*[J]. *Plant Physiology*, 2000, 124, 1 327-1 334.

[49] SHARPLES J M, MEHARG A A, CHAMBERS S M, *et al*. Arsenate resistance in the ericoid mycorrhizal fungus *Hymenoscyphus ericae*[J]. *New Phytologist*, 2001, 151(1), 265-270.

[50] MARTINO E, PEROTTO S, PARSONS R, *et al*. Solubilization of insoluble inorganic zinc compounds by ericoid mycorrhizal fungi derived from heavy metal polluted sites[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2003, 35, 133-141.

[51] POWELL C L. The effect of ericoid mycorrhizal fungus *Pezizella ericae* (Read) on the growth and nutrition of seedling of blueberry (*Vaccinium corymbosum* L.)[J]. *J Amer Soc Hort Sci*, 1982, 107 (6), 1 012-1 015.

[52] STARRETT M C, BLAZICH F A, SHAFER S R, *et al*. *In vitro* colonization of micropropagated *Pieris floribunda* by ericoid mycorrhizae(Ⅰ); Establishment of mycorrhizae on microshoots[J]. *HortScience*, 2001, 36(2), 353-356.

[53] SHARPLES J M, CHAMBERS S M, MEHARG A A, *et al*. Genetic diversity of root-associated fungal endophytes from *Calluna vulgaris* at contrasting field sites[J]. *New Phytol*, 2000, 148, 153-162.

[54] PEROTTO S, GIRLANDA M, MARTINO E. Ericoid mycorrhizal fungi: Some new perspectives on old acquaintances[J]. *Plant and Soil*, 2002, 244, 41-53.

(责任编辑 董晓燕)