

杜鹃花科植物菌根的研究进展

张艳华 孙立夫[✉]

绍兴文理学院生命科学学院 浙江 绍兴 312000

摘要: 杜鹃花科 *Ericaceae* 植物可与土壤真菌形成杜鹃花类菌根 *ericoid mycorrhizas* (ERM) 共生体, 且广泛分布于全球不同的陆地生态系统, 特别是在贫瘠、酸性等严酷的环境中占优势。杜鹃花科植物菌根类型多样, 绝大多数宿主具有 ERM, 还有少量宿主具有其他类型的菌根结构, 且常与暗隔内生菌 (dark septate endophyte, DSE) 并存; ERM 的宿主植物除已知的杜鹃花科外, 岩梅科 *Diapensiaceae* 植物也具有 ERM 结构; ERM 真菌以子囊菌和担子菌为主, 主要来自柔膜菌目 *Helotiales* 和蜡壳耳目 *Sebacinales*; 与杜鹃花科宿主形成 ERM 的真菌也常与壳斗科 *Fagaceae*、松科 *Pinaceae* 等宿主植物形成外生菌根 (ectomycorrhiza, ECM) 结构; ERM 对宿主植物在营养吸收、忍耐贫瘠环境、抵抗重金属污染等能力方面都有积极的促进作用, 对环境变化的响应是多样的, 生境和季节的变化对 ERM 群落的组成和分布有着显著影响, 资源比率变化可能改变 ERM 宿主与其他菌根或非菌根植物之间的竞争关系。本文回顾了近 40 多年来国内外有关 ERM 的研究进展, 还对 ERM 研究的前景进行了展望, 以期在理论和实践中对杜鹃花科及其菌根的研究能取得更丰硕的成果。

关键词: 杜鹃花科植物, 杜鹃花类菌根, 菌根真菌, 多样性

[引用本文] 张艳华, 孙立夫, 2021. 杜鹃花科植物菌根的研究进展. 菌物学报, 40(6): 1299-1316

Zhang YH, Sun LF, 2021. Research advances on the mycorrhizas of *Ericaceae* plants. *Mycosystema*, 40(6): 1299-1316

Research advances on the mycorrhizas of *Ericaceae* plants

ZHANG Yan-Hua SUN Li-Fu[✉]

School of Life Sciences, Shaoxing University, Shaoxing, Zhejiang 312000, China

Abstract: *Ericaceae* plants and soil fungi often form *ericoid mycorrhiza* (ERM) symbiosis. ERM fungi are distributed widely over different global continental ecosystems, especially dominate in harsh environment with poor and acid soil. The mycorrhizal types of *Ericaceae* were diverse; apart from ERM, a few other types of mycorrhizae can be found in some *ericaceous* hosts, and

基金项目: 国家自然科学基金 (31170469); 浙江省自然科学基金 (LY19C030002)

Supported by the National Natural Science Foundation of China (31170469) and Natural Science Foundation of Zhejiang Province (LY19C030002).

✉ Corresponding author. E-mail: sunlifufu@usx.edu.cn

Received: 2021-02-05, accepted: 2021-03-22

often coexist with dark septate endophyte (DSE). Besides the well-known Ericaceae, ERM structure was also discovered in Diapensiaceae plants. ERM fungi mainly belonged to Ascomycetes and Basidiomycetes, and mostly Helotiales and Sebaciniales. ERM fungi often formed ectomycorrhizal (ECM) structures on other hosts such as Fagaceae and Pinaceae. ERM not only helped their hosts on absorbing nutrients, increasing tolerant capacity in poor nutrient habitats, but also enhancing the resistance to heavy metal contamination. The community composition and distribution of ERM fungi showed significant variation with habitats and seasons. The variation of resource ratio might change the competitive relationship between ERM host and other mycorrhizal or non-mycorrhizal plants. In this paper, the advances of researches on ERM and their hosts over the past 40 years were reviewed. Prospect about ERM study was also previewed.

Key words: Ericaceae, ericoid mycorrhiza, mycorrhizal fungi, diversity

植物作为生产者是陆地生态系统的主体，可以与土壤真菌形成高度进化的互利共生体，即菌根（mycorrhiza），植物物种的生态位分化和扩展与菌根的共生有关（Gerz *et al.* 2018），形成菌根的真菌主要包括接合菌纲、子囊菌纲、担子菌纲及部分卵菌纲的成员，而宿主植物则包括了绝大多数的维管植物（Brundrett 1991）。目前已知至少有 7 种不同类型的菌根共生体，即丛枝菌根（arbuscular mycorrhizas, AM）、外生菌根（ectomycorrhizas, ECM）、内外生菌根（ectendomycorrhizas, EEM）、兰科菌根（orchid mycorrhizas, OM）、欧石南类菌根或杜鹃花类菌根（ericoid mycorrhizas, ERM）、浆果鹃类菌根（arbutoid mycorrhizas, ARM）和水晶兰类菌根（monotropoid mycorrhiza, MM）。与研究较多的 AM 和 ECM 相比，ERM 的研究相对不多。而作为 ERM 主要宿主的杜鹃花科 Ericaceae 植物，种类多样，资源丰富，广泛分布于全球陆地生态系统，其中很多种类都可以作为先锋植物，定居在从酸性的沙土到湿润的粗腐殖质的基质上，都得益于它们有共生的菌根真菌（Perotto *et al.*

2002）。杜鹃花科植物最主要的菌根类型是 ERM，其菌根真菌简称为 ERMF。本文对近 40 多年来，国内外有关杜鹃花科植物菌根的类型、真菌、宿主、功能等方面所展现出来的多样性进行了总结，为深入认识、了解进而利用这一类型的菌根提供参考。

1 杜鹃花科植物菌根类型的多样性

杜鹃花科有数千个物种且分布广泛，是否都能形成 ERM 的菌根结构呢？Gorman & Starrett（2003）用同一种公认的 ERMF 接种 10 个不同属的杜鹃花科植物，除了吊钟花属 *Enkianthus* 植物未被侵染以及草莓树属 *Arbutus unedo* 侵染后形成了 AM 外，其他 8 个属的植物都能被侵染并形成 ERM 结构，证明了 Read（1996）认为的杜鹃花科植物大多数能形成 ERM 结构的论断，同时也认为杜鹃花科植物根部的菌根类型并不是单一的 ERM，还可以形成 AM、MM（Jansa & Vosatka 2000；Kamal & Varma 2008）、ECM（Read 1996）和被称为伪菌根或假菌根（pseudomycorrhizal）的暗隔内生菌（dark septate endophyte, DSE）（Currah *et al.* 1993a；Cázares *et al.*

2005; Chaurasia *et al.* 2005; Tian *et al.* 2011)。不同结构类型的菌根也可能共存于同一个植物的根系中, 比较典型的情况是ERM和DSE常常同时出现(Cázares *et al.* 2005; Schulz 2006; Chambers *et al.* 2008; Tian *et al.* 2011; Vohník & Albrechtová 2011); 也偶尔发现部分杜鹃花科植物根中AM和DSE并存的现象(Chaurasia *et al.* 2005; 宁楚涵等 2018)。这些研究表明杜鹃花科植物的菌根类型具有一定的复杂性和多样性。菌根结构的形成不仅与宿主植物种类有关, 也与真菌种类有关, 同一种杜鹃花属*Rhododendron*植物与不同的真菌形成不同的菌根(Currah *et al.* 1993a; Vohník *et al.* 2005)。总体而言, ERM是杜鹃花科植物最主要且最常见的菌根类型。

不同宿主植物根中发现的ERM结构非常一致(Jansa & Vosatka 2000), 正如Read (1996)和Peterson *et al.* (2004)概括的那样, 杜鹃花科植物都具有特别纤细的毛根(hair roots), 是由1层膨大的表皮细胞、1-2层皮层细胞和纤细的中柱组成, 通常每一毛根末梢区域的直径都小于100 μm , 在表皮细胞中常有菌丝卷(或称菌丝圈、菌丝节, coil)(Read 1996), 在皮层细胞中也发现了子囊菌和担子菌的菌丝, 但是它们的分布不同, 子囊菌是在活的菌根细胞中占优势, 而担子菌则主要出现在死的皮层细胞中(Duddridge & Read 1982), 当然在*Rhododendron*菌根活细胞中也发现了担子菌的隔片(Allen *et al.* 2003)。但未见有入侵中柱细胞的报道。

2 ERM 宿主植物的多样性

Smith & Read (2008)认为ERM的宿主包括杜鹃花目Ericales杜鹃花科的多个亚科的植

物, 如杜鹃花亚科Ericoideae、岩须亚科Cassiopoideae、越橘亚科Vaccinioideae、澳石楠亚科Styphelioideae, 且将原来Ericales的尖苞树科(或称掌脉石南科或澳石南科)Epacridaceae和岩高兰科Empetraceae的植物种类降级为族, 这与此前发表的文献中有关ERM及其宿主植物提到的植物分类系统有了较大差异。为了尊重被引用文献和避免混淆, 对需要引用的Epacridaceae和Empetraceae进行说明时前面都加上“原”字。在北半球, 特别是在杜鹃花科的帚石南属*Calluna*、欧石南属*Erica*、杜鹃花属*Rhododendron*、越橘属(或乌饭树属)*Vaccinium*等植物中, ERM是普遍存在的(Jansa & Vosatka 2000); 在南半球原Epacridaceae中的澳石南属*Epacris*、贝叶石南属*Leucopogon*、松石南属*Astroloma*、瑞香石南属*Brachyloma*和垂钉石南属*Styphelia*等植物的根中ERM也很常见(McLean & Lawrie 1996)。日本学者Okuda *et al.* (2011)对岩梅目Diapensiales岩梅科Diapensiaceae的*Schizocodon soldanelloides* var. *magnus*菌根的结构和功能进行鉴定后认为也是ERM。Ericales和Diapensiales同属于五桠果亚纲Dilleniidae, 具有很近的亲缘关系, 因此, 能够形成ERM的宿主植物范围比原来想象的要大。

3 ERM 真菌的多样性

从目前的研究成果来看, 能够形成ERM共生体的真菌主要是来自子囊菌纲和担子菌纲的成员, 也有少量的接合菌纲(Chambers *et al.* 2008)和无性型真菌的成员(Berch *et al.* 2002; Allen *et al.* 2003; Bougoure & Cairney 2005b)。这些真菌和宿主植物形成的共生关系, 既有兼性的又有专性的。如在北半球的地中海森林中, 从*Erica arborea*获得的优势

菌根真菌 (Bergero *et al.* 2000) 与在南半球澳大利亚的 *Astroloma pinifolium* 中获得的内生菌 (McLean *et al.* 1998) 极为相似, 并且从两个半球不同宿主植物根中获得的内生菌, 很多都可以在对方的根中形成 ERM 结构 (Read 1996; Steinke *et al.* 1996; Liu *et al.* 1998; McLean *et al.* 1998; Perotto *et al.* 2002), 这表明能够共生于两个半球的不同植物类群间的真菌可能有很近的亲缘关系。从杜鹃花科植物根部分离最多而且也是最容易培养并形成 ERM 结构的主要是子囊菌纲中柔膜菌目 Helotiales 的 *Rhizoscyphus ericae* 和树粉苞属 *Oidiodendron* 等真菌 (Usuki *et al.* 2003; Kamal & Varma 2008; Grelet *et al.* 2010)。这两大类群在 Diapensiaceae (Okuda *et al.* 2011) 和原 Epacridaceae (Chambers *et al.* 2000) 植物根中也均有报道。Gorman & Starrett (2003) 用 *R. ericae* 接种到杜鹃花科的 10 属 15 种宿主植物根上, 其中 8 属 13 种植物都被侵染并形成 ERM, 说明这种真菌在杜鹃花科植物中具有广泛的宿主选择范围, 属于兼性互利共生的典范。但是, McLean *et al.* (1999) 却认为从原 Epacridaceae 分离出的一些菌株并非杜鹃花科内 ERMF 的相同物种, 不同植物物种中可能有专性的共生真菌种类。

真菌 *Rhizoscyphus ericae* 与之前发表的 *Hymenoscyphus ericae* (Cairney & Burke 1998) 和 *Pezoloma ericae* (Midgley *et al.* 2017) 是同物异名 (本文统一用 *R. ericae*), 是一种广谱型 ERMF。研究发现 *R. ericae* 不仅有无性型的 *Scytalidium vaccinii* (Egger & Sigler 1993), 而且 *R. ericae* 也不是一个单一真菌种类, 而是一个聚集体 (aggregate), 其含有 4 个在遗传学上关系密切的分支, 即 *Meliniomyces variabilis*、*M. vraolstadiae*、*M. bicolor* 和

Cadophora finlandica, 其中发现 *M. vraolstadiae* 至今只能形成 ECM 而不能形成 ERM, 其他 3 种真菌均可以在不同宿主根中形成 ECM 和 ERM (Grelet *et al.* 2010)。这表明 *R. ericae* 作为公认的 ERM 共生体中常见的真菌, 它们形成何种菌根结构取决于宿主与真菌之间的相互识别和选择。

形成 ERM 的 *Oidiodendron* spp. 中以 *O. maius* 最为典型和常见, 其宿主的选择范围也很广 (Douglas *et al.* 1989; Berch *et al.* 2002; Piercey *et al.* 2002; Rice & Currah 2005; Vohník *et al.* 2005; Zhang *et al.* 2009)。本属的其他种, 如 *O. griseum* (Couture *et al.* 1983; Dalpé 1986; Xiao & Berch 1992)、*O. rhodogenum* 和 *O. cerealis* (Dalpé 1986)、*O. periconiodes* (Currah *et al.* 1993b) 和 *O. chlamydosporicum*、*O. citrinum*、*O. flavum* 和 *O. scytaloides* (Dalpé 1991) 等, 在杜鹃花科植物根中也能形成 ERM, 但是不同植物的 ERM 中共生的 *Oidiodendron* spp. 的种类有一定差异, 如从 *Rhododendron* 植物中分离出的多为 *O. maius*, 而从 *Vaccinium* 根系中分离出其他的 *Oidiodendron* spp. 菌株则较多。而且本属中也有无性型真菌 *Stephanosporium cerealis* (Monreal *et al.* 1999), 与 *O. cerealis* (Xiao 1994) 属于同物异名。

除了子囊菌纲的 *Oidiodendron maius* 和 *Rhizoscyphus ericae* 聚集体的成员外, 担子菌纲的蜡壳耳目 *Sebacinales* 也是 Ericacea 宿主根中普遍存在的真菌类群 (Bonfante-Fasolo 1980; Allen *et al.* 2003; Selosse *et al.* 2007; Setaro & Kron 2011), 在 ERM 解剖结构研究中认为, 珊瑚菌属 *Clavaria* 的某些菌种也许是 ERMF (Peterson *et al.* 1980), 此后, 在 *Vaccinium* sp. 上发现 *C. oronoensis*, 证明了担子菌也能形成 ERM (Straker 1996)。生长在

北极生态系统的 *Cassiope tetragona* (Ericaceae) 宿主中占优势的是担子菌, 不仅有 *Clavaria*, 还有 *Cortinarius* 和 *Mycena* 等属的真菌 (Lorberau *et al.* 2017), 而且很多都是原来公认的腐生菌或 ECM 真菌, 但是却能形成典型的 ERM 结构而非 ECM 结构。

另外, 皮盘菌科 Dermataceae 部分真菌以及几种未知名真菌 (Xiao 1994; Usuki *et al.* 2003; Bougoure & Cairney 2005a, 2005b; Grelet *et al.* 2009) 和被称为 variable white taxon (VWT) 的真菌 (Hambleton & Currah 1997; Piercey *et al.* 2002), 以及属于 Helotiales 的 DSE 真菌, 如瓶霉属 *Phialophora* spp. (Hambleton & Currah 1997; Grünig *et al.* 2008)、*Phialocephala fortinii* (Vohník *et al.* 2003) 在多种杜鹃花宿主的 ERM 根中也经常出现。

与同一宿主植物共生的 ERMF 也是多样的, Wurzbarger *et al.* (2011) 从生长于温带森林 *Rhododendron maximum* 的 ERM 中分离出来 71 种真菌, 包括常见的 *Rhizoscyphus ericae* 和 *Oidiodendron maius*, 来自 Helotiales、刺盾食目 Chaetothyriales 和 Sebaciales 的真菌, 以及一些已知的 ECM 真菌和腐生菌。Zhang *et al.* (2016) 通过高通量测序获得在中国亚热带森林中 *Vaccinium carlesii* 的根部真菌组成, 也证明在有 ERM 结构的宿主毛根中还有大量的其他类型真菌的存在, ERMF 只占其中的一部分。Allen *et al.* (2003) 就在白珠树属 *Gaultheria shallon* 的同一个 ERM 结构中发现了担子菌的蜡壳耳属 *Sebacina* spp.、砖隔腔菌 *Capronia* sp. 和 *R. ericae*, 平均每根有 3.8 个遗传上不同的真菌分类单元。还有研究表明, ERM 的相邻细胞能够与不同真菌形成菌根结构 (Monreal *et al.* 1999; Perotto *et al.* 2002)。对来自中国四川和云南

的杜鹃花属 *Rhododendron decorum* 菌根真菌的研究发现有 25 个公认的 ERMF 种类 (Sun *et al.* 2012)。这些研究说明 ERMF 的多样性水平较高, 但是这些内生真菌的种类和分布是否存在宿主特异性和生境特异性还有待进一步验证 (Walker *et al.* 2011)。

尽管用分子生物学手段已经把 ERMF 的分类鉴定精确到目, 甚至更精细的分类等级, 但是有很多真菌仍然因为缺少明显的子实体或分离培养困难, 而难以鉴定到物种水平 (Perotto *et al.* 2002; Allen *et al.* 2003; Hamím *et al.* 2017), 这也是 ERMF 研究进展缓慢的重要原因。

4 ERM 真菌形成菌根类型的多样性

在开放的自然生态系统中, 杜鹃花科植物常与松科 Pinaceae、桦木科 Betulaceae、壳斗科 Fagaceae、杨柳科 Salicaceae、禾本科 Poaceae 等的植物种类伴生。而且有证据表明, 一些公认的 ERMF 也可与其他植物的根共生, 形成不同类型的菌根 (Cairney & Meharg 2003)。

在北半球的地中海, 从相邻的 Fagaceae 植物 (ECM) 栎属 *Quercus ilex* 和杜鹃花科植物 (ERM) *Erica arborea* 分离出相同的真菌 (Bergero *et al.* 2000; Cairney & Meharg 2003); 同样地, 在北温带森林中, 相邻的 Pinaceae 植物 (ECM) *Pinus sylvestris* 和杜鹃花科植物 (ERM) *Vaccinium vitis-idaea*, 杜鹃花科植物 *Vaccinium myrtillus* 与 Pinaceae 植物 *Pinus sylvestris* 和 *Piceirhiza bicolorata* 之间也都分离出相似的真菌菌株, 且发现其中 38% 以上形成 ECM 的 *Pinus* 根尖被典型 ERMF——*Rhizoscyphus ericae* 聚集体所侵染 (Grelet *et al.* 2009, 2010)。因此, 在北半球能形成 ERM 和 ECM 的不同伴生物种可能存在较为

普遍的基因型相似的共生真菌。同样，在南半球干旱的澳大利亚东部的硬叶林中，从伞形科 *Apiaceae*、火把树科（或南蔷薇科）*Cunoniaceae*、莎草科 *Cyperaceae*、茅蕁菜科 *Droseraceae*、豆科 *Fabaceae* 的含羞草亚科 *Mimosoideae*、点柱花科 *Lomandraceae*、桃金娘科 *Myrtaceae*、海桐花科 *Pittosporaceae*、山龙眼科 *Proteaceae* 和花柱草科 *Stylidiaceae* 的 10 个科 17 种植物根中分离出来的真菌涉及子囊菌、担子菌和接合菌多个类群 (Chambers *et al.* 2008)，发现其中能够在 *Epacris* sp. 形成 ERM 的真菌是澳大利亚东北部硬叶林中非杜鹃花植物根中常见的栖息者。在欧洲、澳洲和南极半岛，苔藓植物——地钱常与杜鹃花科植物伴生，而杜鹃花科植物根部常见的 ERMF——*R. ericae* 及其亲缘关系较近的真菌也是一些叶状地钱的内生菌 (Duckett & Read 1995; Chambers *et al.* 1999)，与从温带杜鹃花科植物中获得的真菌功能相同 (Cairney *et al.* 2000; Whittaker & Cairney 2001)。

在具有相同菌根真菌存在的条件下，菌根共生体 (ERM 或 ECM) 的形态结构是在宿主植物控制下发生的 (Grelet *et al.* 2009)，如在实验条件下 Helotiales 的 *Phialophora finlandia* 与不同宿主植物分别形成了 ERM、ECM 或 EEM 结构 (Perotto *et al.* 2002)；在无菌条件下，一个 *Rhizoscyphus ericae* 聚集体菌株，与 *Vaccinium myrtillus* 和 *Pinus sylvestris* 可以同时形成 ERM 和 ECM 结构 (Villarreal-Ruiz *et al.* 2004)；在荷兰和丹麦欧石南荒地，从 *Poaceae* 的 *Deschampsia flexuosa* 的根中分离出来 Helotiales 的真菌，可以侵染并提高 *Calluna vulgaris* 幼苗吸收氮的能力 (Zijlstra *et al.* 2005; Chambers *et al.* 2008)。因此，Bergero & Girlanda (2002) 推断在地中海缺少杜鹃花宿主的成熟 *Quercus ilex* 森林土壤

中，能够形成 ERM 的真菌仍然能够坚持和保持形成菌根的能力，为在干扰后的 *Q. ilex* 纯林中杜鹃花科植物 *Erica arborea* 幼苗的定居储备了必要的真菌资源。根据真菌与不同宿主形成不同类型菌根能力的情况来看，非杜鹃花科植物种类在阔叶林土壤中能够起着 ERM 真菌库的作用 (Chambers *et al.* 2008)。

虽然有很多研究认为 ERM 植物和其他类型菌根在植物根部或者土壤中的真菌种类相似，但是并不等于就一定能发生交叉侵染。从 *Picea stichensis* (ECM) 根部分离得来的 *Oidiodendron maius* 菌株在杜鹃花宿主上未能形成 ERM (Douglas *et al.* 1989)，该真菌甚至会表现出很强的腐生性 (Piercey *et al.* 2002; Brundrett 2006)；分别来自 ECM 和 ERM 的 *Rhizoscyphus ericae* 野生菌株，只能分别与乔木种类形成 ECM 共生体，或与杜鹃花植物形成典型的 ERM 结构 (Vrålstad *et al.* 2001)，交叉侵染都未能在对方的宿主根中形成应有的菌根结构 (Bergero *et al.* 2000; Piercey *et al.* 2002; Brundrett 2006)。这些相反的结果表明，尽管在 ERMF 和菌根结构的研究中取得了一定的进展，但是，仍有很多问题还待于进一步的研究。

5 ERM 功能的多样性

van der Heijden & Horton (2009) 在对 60 个案例的研究中发现，菌根真菌网络对不同种类的幼苗生长有促进作用、负作用和没影响的分别占 48%、25% 和 27%，说明幼苗与菌根共生获利占主流。这些现象在 ERM 共生体中也有相应的报道，正面影响的实例很多，如 *Rhizoscyphus ericae* 的有性型和无性型及 *Oidiodendron griseum* 对 *Calluna vulgaris* 的幼苗生长有促进作用 (Read 1996)；在 *Vaccinium corymbosum* 上接种 *Cadophora*

菌株能形成典型的 ERM 并促进宿主的生长 (Bizabani & Dames 2015); 拟隐孢壳属 *Cryptosporiopsis* 和瓶头霉属 *Phialocephala* 菌株接种在 *Rhododendron formosanum* 中, 形成 ERM 菌根结构后其幼苗均比对照健壮 (Lin *et al.* 2011); 一些 ERMF 在 *Rhododendron fortunei* 的幼苗生长 (Yu *et al.* 2008, Wei *et al.* 2016) 和在其他 *Rhododendron* spp. 植物生长过程中也表现出同样的促进作用 (Jansa & Vosatka 2000); 在不同营养条件下, ERM 菌根的存在提高了 *Calluna vulgaris* 与 Poaceae 的 *Nardus stricta* 的竞争能力 (Genney *et al.* 2000)。

5.1 ERM 促进营养吸收

ERM 的功能往往通过其组成的菌根真菌来实现, ERMF 能产生多种水解酶和氧化酶, 有降解多种有机物如纤维素、木质素等和加速必要营养素释放的能力 (Cairney & Meharg 2003)。真菌种类不同, 所分泌酶的类型也就不同, *Phialocephala* 属的菌株能分泌过氧化物酶和酪氨酸酶, 而 *Cryptosporiopsis* 属菌株除了分泌出这两种酶外, 还可以分泌漆酶和纤维素酶 (Lin *et al.* 2011)。 *Oidiodendron maius* 和 *O. scytaloides* 能够降解单宁酸, 分泌多酚氧化酶 (Thormann *et al.* 2002)。ERMF 分泌的酶类不仅能帮助有机物降解, 而且还能够提高对必要营养素, 特别是氮和磷的直接吸收 (Lin *et al.* 2011), 如 ERMF 分泌的蛋白酶和几丁质酶帮助宿主植物获得蛋白质和几丁质中的氮, 磷酸酯酶则使宿主从磷酸单脂和磷酸二酯中获得磷 (Bajwa *et al.* 1985; Leake & Read 1989; Myers & Leake 1996; Kerley & Read 1997); ERMF 也可以促进宿主植物从氨基酸和核酸中吸收氮 (Bending & Read 1996, 1997; Cairney & Burke 1998; Nielsena *et al.* 2009), 生

长在大西洋西北部贫瘠的温带常绿森林中的 *Vaccinium membranaceum*, 其 ERMF 是磷的主要供应者 (van der Wal *et al.* 2006)。比较生理学研究指出, 对于 *Rhizoscyphus ericae* 及其类似的菌株、甚至更远缘的相关内生真菌, 不管分类地位和原生境如何, 它们从有机源获得氮和磷的能力几乎相同 (Chen *et al.* 1999; Whittaker & Cairney 2001)。在自然生态系统中, 植物对氮和磷的需求分别多达 80% 和 90% 来自菌根真菌 (van der Heijden *et al.* 2008), 进而菌根真菌也能在抵御干旱和土壤病原体等胁迫方面提供帮助 (Auge 2001; Sikes *et al.* 2009; Vohník *et al.* 2009)。如由于土壤有机物通常分解缓慢, ERMF 利用复杂的有机氮的机制有益于宿主植物在寒温带气候区的生长 (Straker 1996)。这些研究都充分说明了与 ERMF 共生的宿主植物具有很强的营养吸收能力, 在逆境中具有生存和竞争优势。

将 AM、ECM 与 ERM 菌根的营养吸收能力进行比较发现, 具有 ECM (*Picea abies*) 和 ERM (*Vaccinium myrtillus*) 的宿主从所有有机和无机氮源中获得了相似量的氮, 而 AM (*Deschampsia flexuosa*) 宿主除了 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 外, 所吸收的所有氮源都显著低于 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ (Persson *et al.* 2003); 在对加利福尼亚沿海森林酸性、贫瘠和高有机质的土壤中, 生长的 ERM 宿主 (*Rhododendron macrophyllum* 和 *Vaccinium ovatum*) 和 AM 宿主 (*Cupressus goveniana* ssp. *pigmaea*) 比较也发现, ERM 宿主没有显示出对有机氮和无机氮的偏好, 而 AM 宿主获得的无机氮明显高于有机氮 (Rains & Bledsoe 2007)。这些研究表明 AM 宿主对无机氮吸收的偏好, 在吸收有机氮方面的能力没有 ERM 和 ECM 宿主的能力强 (Read & Perez-Moreno 2003)。

5.2 ERM 抵抗重金属污染的能力

通常认为微生物比植物对金属毒性的耐受力更高 (Hartley *et al.* 1997), 因此, 具有 ERM 的共生体能提高宿主在重金属污染的土壤环境中的适合度 (Meharg & Cairney 2000; Sharples *et al.* 2000a, 2000b; Chambers *et al.* 2008)。有关 ERM 在抗重金属污染方面的研究以 *Calluna vulgaris* 的成果最多, 在 Zn 和 Cu (Bradley *et al.* 1981; Meharg & Cairney 2000)、Cu 和 Ni (Monni *et al.* 2000a, 2000b)、As 和 Cu (Cairney & Meharg 2003)、Pb 和 Cu 污染 (Marrs & Bannister 1978) 的土壤中都表现出很强的抵抗力和进化适应的能力。另外, ERM 宿主自然定居的土壤通常呈酸性, 这就意味着有害金属如 Al, 氧化还原作用活跃的金属 Fe 和 Mn 等在这样的环境下更加活跃 (Cairney & Meharg 2003)。这些研究都说明具有 ERM 结构的杜鹃花科宿主植物能忍耐的金属离子的范围非常广。

从生长于重金属污染土壤 *Calluna vulgaris* 的毛根中能分离出来的 ERMF 主要是 *Rhizoscyphus ericae* 和 *Oidiodendron maius*。Sharples (2000b, 2000c) 认为 *R. ericae* 及其宿主 *C. vulgaris* 在抵抗重金属污染方面是平行进化的; 将从 Cd、Zn、Al 污染 (Vallino *et al.* 2011) 和 Cr、Ni 污染 (Martino *et al.* 2002) 的土壤中都分离出 *O. maius* 的耐受菌株, 且都比未污染地分离出来的 *O. maius* 菌株易于培养。经过污染地驯化的真菌菌株可能会在宿主植物适应环境污染方面发挥更大的作用, 具有显著的生态价值和潜在的商业价值。

真菌怎样抵抗重金属毒害来保护自己呢? 研究认为 ERM 中的真菌如 *Rhizoscyphus ericae* 对金属阳离子有很强的亲和力 (Bradley *et al.* 1981), 真菌通过降低吸收或增加金属离子的流出来避免和限制重金属进入细胞

质, 如金属离子可以被吸收到菌丝表面以及在宿主和真菌的交界处 (Bradley *et al.* 1982), 被固定在真菌的细胞壁上 (Leyval *et al.* 1997), 或被分隔在液泡或其他细胞器中 (Pócsi 2011); 菌丝的细胞外分泌物对金属离子有耐受性 (Perotto *et al.* 2002), 可与重金属结合并产生沉淀, 或形成螯合物等方式 (Colpaert *et al.* 2011) 来降低重金属毒性。对于 ERMF 在重金属污染土壤中的存活、降解机制以及在污染地的治理方面的研究还需要进行更多的实践和总结。

6 ERM 及其组成真菌对环境变化响应的多样性

6.1 ERMF 群落组成随生境条件而变化

杜鹃花科植物能广泛地分布于全世界范围内的多种生境中, 包括北半球的粗腐殖质的欧石南荒地、地中海木本林地、热带云雾森林和澳大利亚干旱沙化平原, 被认为与 ERM 的存在有关 (Cairney & Meharg 2003)。菌根真菌与植物兼性共生者很多, 可能也是杜鹃花广泛分布的重要原因, 如北美洲的加拿大和欧洲的意大利北部的不同杜鹃花植物根中都发现了高丰富度的 *Oidiodendron* spp. (Hambleton & Currah 1997; Monreal *et al.* 1999); Zhang *et al.* (2009) 调查的中国亚热带的黄山等 4 个不同山体 *Rhododendron fortunei* 时发现, *Oidiodendron maius* 在宿主根中普遍存在, 但是其分离出来的频率差距很大; Hamím *et al.* (2017) 发现在摩洛哥和法国 5 个样点的 6 种杜鹃花科宿主根中 Helotiales 最常见, 但是毛根内生真菌分离频率因地区和宿主种类的不同而有很大差异; 同样地, 在欧洲, *Calluna vulgaris* 在英格兰西南的矿质和自然欧石南荒地生境中主要被 *Rhizoscyphus ericae* 侵染 (Sharples *et al.*

2000a), 在意大利北部的欧石南荒地则主要是被 *O. maius* 侵染 (Perotto *et al.* 1996, 2002)。说明 ERMF 种类及其丰富度可能与特殊的立地条件有关。土地利用方式的改变也会影响到 ERM 真菌在宿主根部真菌群落中的相对丰度, 如 Zhang *et al.* (2016, 2017) 在我国亚热带森林中对 *Vaccinium carlesii* 和 *Rhododendron ovatum* 的研究均发现, 相同种类宿主根中的 ERMF 生长在人工林下的比生长在天然林下或次生林下的要少得多。DSE 真菌也有对环境选择的类似情况 (Zhang *et al.* 2009), Vohník & Albrechtová (2011) 对 6 种 *Rhododendron spp.* 研究发现, 频率最高的 ERM 出现在欧洲南部与中部, 而 DSE 的最高频率则在芬兰北部的亚北极区与喀尔巴阡山脉的亚高山区出现, 认为纬度和海拔高度改变了 ERM 共生体的结构和组成; 但是, Sun *et al.* (2012) 在中国云南和四川的 15 个样点采集分析的 *Rhododendron decorum* 毛根发现, 其 ERMF 群落组成受到宿主遗传组成的影响比地理因素的影响更大, 在诸多地理因素中仅与纬度相关, 而非 ERMF 群落则与纬度、经度、海拔高度和年平均降雨量等多个因素有关。

ERMF 群落组成在不同的生境中有明显的差异, 优势真菌种类随着环境的不同而有变化, 这些差异是由哪些因素影响造成的, 还需要进行更深入的研究。

6.2 ERMF 群落的季节性变化

杜鹃花毛根受到 ERMF 侵染不仅有水平分布和垂直分布的变化, 还呈现出季节性的变化 (Chambers *et al.* 2008), 如在澳大利亚西南季节性变化明显的地中海式气候区, 在较冷湿条件下, 毛根和内生菌的活力优势最为明显 (Hutton *et al.* 1994); Cairney & Ashford (2002) 研究了毛根的季节变化发现,

毛根长度在夏季土壤变干时都快速下降到很低的水平, 在秋季再次出现, 在湿润的冬季变为菌根, 到了春季每株植物的侵染率都达到最高的水平, 说明毛根及其菌根的形成和侵染率的高低与温度和湿度等气候因子存在着一定的相关性。原 Epacridaceae 的 *Woollisia pungens* 中菌根侵染水平差异与水分无关, 但是却与温度呈现负相关。而 Lorberau *et al.* (2017) 在人工控制条件下发现, 温度升高对 *Cassiope tetragona* 宿主根部真菌群落的影响却较微弱。Read (1996) 指出不同水分区域导致毛根发育的特点不同, 然而更广泛的调查并没有发现任何侵染强度和纬度、海拔、土壤或气候因子之间的关系, 北半球研究的大多数宿主种类存在着全年侵染的情况 (Read & Kerley 1995)。 *Calluna vulgaris* 根中菌根侵染的季节变化非常显著, 而且菌根侵染的空间变化都相当大 (Johansson 2000)。研究指出, 除非是在非常干旱的条件下, 否则 ERM 可以全年起作用。

从对 ERMF 季节性变化的研究可以看出, 高温和干旱可能会影响到具有 ERM 宿主的毛根发育, 进而会对 ERMF 群落的组成和结构产生一定的影响。在欧洲和澳洲的研究认为湿、冷对毛根的发育和 ERMF 的侵染有促进作用。

6.3 ERM 植物与其他物种的竞争关系随着资源比率的变化而变化

欧石南荒地的土壤通常养分水平低, 并伴有 pH 值低、金属阳离子高、排水不良或持水很差、极端温度频繁出现等多种组合 (Cairney & Meharg 2003)。以前由杜鹃花科的 *Calluna vulgaris* 和 *Erica tetralix* 矮灌木占优势的荷兰欧石南荒地, 在近几十年中已经快速地被多年生草本植物 *Deschampsia flexuosa* 和 *Molinia caerulea* 所取代 (van der Eerden *et*

al. 1991; Aerts 1993; Bobbink & Heil 1993; Berendse 1994)。高水平的氮沉积极大地促进了土壤有机质的积累和从杜鹃花科植物向草本植物占优势的群落方向演替 (Berendse & Aerts 1984; Berendse & Elberse 1990; Hofland-Zijlstra & Berendse 2010)。类似的情况也出现在英国的部分地区 (Barker *et al.* 2004)。虽然氮沉积会导致欧石南荒地植被的演替, 但是低水平的磷供给可能会阻止或减缓这一过程 (Nielsen *et al.* 2009)。与荷兰相比, 中等水平的氮沉积在丹麦同样类型的欧石南荒地中并没有引起 *Calluna* 占优势的植被发生变化 (Kristensen & Henriksen 1998)。说明可能是资源比率的变化引起不同菌根类型植物竞争关系发生变化导致。从菌根功能的研究可以看出, 具有 ERM 的杜鹃花科植物在氮贫瘠土壤占优势, 但是无机氮输入可能更有利于那些 AM 或无菌根的宿主。欧石南荒地的植被受到氮沉积影响发生的演替是否会影响到地下菌根真菌群落的变化还需要进一步研究, 但是能在杜鹃花科根部形成 ERM 的真菌也往往具有可以与其他植物物种形成其他菌根类型的特性 (Ishida & Nordin 2010), 再加上构成 ERM 的真菌具有一定的腐生生活能力, 因此, 地上部分植被的演替并不一定在短时间内影响到地下部分真菌群落结构的变化。

7 ERM 研究的展望

尽管有关于 ERM 的研究取得了一定的进展, 但是在理论基础和实践体系的建立方面还有很多有待于进一步探索的问题。

(1) 杜鹃花科植物种类及资源十分丰富, 据《中国植物志》记载, 本科有约 103 属, 3 350 种 (杨汉碧等 2006), 将原 Empetraceae 和 Epacridaceae 归属于杜鹃花科 (Smith &

Read 2008), 种类则更多, 这些植物广泛分布于全球不同气候区的生态系统中, 生境类型多样。各地区研究 ERM 起步时间和水平的差异较大, 欧洲、北美和澳洲的研究成果居多, 而亚洲的研究成果相对较少。今后对于不同生长环境和不同种类杜鹃花的 ERMF 资源的调查、分类和鉴定还有很多工作要做。

He *et al.* (2010) 概括了过去 60 年我国在菌根研究领域中的成就, 总结了 AM、ECM 和 OM 的研究成果, 而 ERM 的研究成果还很少。中国是杜鹃花的起源和分布中心, 约有 15 属, 757 种 (杨汉碧等 2006), 目前 Zhang *et al.* (2009) 对 *Rhododendron fortunei*, 郑钰等 (2010) 对 *Rhododendron argyrophyllum* 和 *R. floribundum*, Tian *et al.* (2011) 和 Sun *et al.* (2012) 对 *Rhododendron decorum*, Zhang *et al.* (2017, 2019) 对 *Rhododendron ovatum* 和 *R. simsii* 等的内生菌多样性进行了研究, 还有很多 ERM 宿主及其共生真菌有待研究。特有的生态环境和特有种是孕育 ERM 的重要基础和前提, 中国是世界 ERM 研究不可或缺的组成部分, 缩短与欧美研究差距将是一项长期而艰巨的工作。

(2) 杜鹃花科宿主和内生真菌的种类之间是否存在共生特异性? 目前存在两种观点, 从 *Rhododendron* 的不同栽培品种和 *Vaccinium myrtillus* 都分离出来 *Oidiodendron* sp., 且从 *Vaccinium* 宿主中分离的比从 *Rhododendron* 分离的种类更多 (Jansa & Vosatka 2000), Zhang *et al.* (2016, 2019) 用高通量测序也发现 *Rhododendron* 宿主其根部真菌多样性比 *Vaccinium* 少, 共生真菌可能存在一定的宿主偏好, 但是, 从 *Cassiope tetragona*、*Empetrum nigrum* 和 *Vaccinium vitis-idaea* 等 3 种植物分离的根部真菌, 侵染实验室培养的 *Vaccinium uliginosum* 时却没有

发现宿主特异性的证据 (Walker *et al.* 2011)。更多的研究和实践可能在不久的将来能客观地回答这一问题,特别是我国特有杜鹃花种类仅生长在特定的区域内,对其宿主和真菌特异性的研究,可能是未来成功引种的重要基础。

(3) 在有杜鹃花科植物的自然生态系统演替过程中,杜鹃花科宿主和共生真菌是否能够协同进化和迁移?从厄瓜多尔、巴拿马和北美的 Vaccinioideae 的 58 个宿主个体中 Sebaciniales 的研究认为,两个新热带区和北美的温带区 Vaccinioideae-Sebaciniales 群落的植物-真菌发生了共同迁移 (Setaro & Kron 2011)。在我国 29 个植被类型中有 4 个其关键种属于杜鹃花科 (Enright & Cao 2010),这些宿主不断受到自然和人为的干扰,它们的地上植物-地下真菌群落之间有着怎样的联系,植被-真菌群落的演替未来向什么方向发展也将是生态学家关注的问题。

(4) 在能够形成 ERM 的真菌种类中有哪些对杜鹃花科的生长和适应起着促进作用?这些有益的内生菌是否能够被成功地分离、培养、纯化和成功回接?人工培养和释放的内生菌株对目标宿主的侵染效果如何?能否形成 ERM 结构?共存的 ERM 与 DSE 是有益的相互补充还是发生拮抗作用?Vohník (2020) 全面总结了 ERM 共生体的实验研究方法,可以在此基础上进一步对共生真菌进行分离、培养和纯化,对未知的 ERMF 种类进行鉴定,弄清共生真菌群落的物种组成和结构特点,为进一步了解其功能作用奠定基础。

(5) 在能够分离、培养、鉴定和纯化的基础上,对于不同菌种在营养吸收、忍耐瘠薄、对各类污染的抗性及其机理的研究,合适菌剂的研发,利用菌根技术引种优良的高山

杜鹃,研究其在新生境中的成活、生长、开花等生物学特性与菌根之间的关系,都将是未来 ERM 研究很重要的发展方向。

(6) 自然生态系统是一个开放的动态系统,研究根系 ERMF 群落与土壤中存在的其他生物群落类型之间的关系,ERMF 对土壤环境因子如氮、磷、硫等元素的加入、对全球 CO₂ 和温度升高、对干旱和洪涝的响应,以及 ERMF 群落将在不同气候、土壤、植被区域存在着怎样的动态规律等,都需要进行大量的调查和分析。

随着国内外学者对 ERM 关注度的提高,相信未来有关杜鹃花及其菌根的研究会逐步深入,必将进一步推动杜鹃花资源的保护和利用,为杜鹃花在自然生态系统、城市园林绿化以及果树栽培等方面发挥更大作用奠定坚实的基础。

[REFERENCES]

- Aerts R, 1993. Competition between dominant plant species in heathlands. In: Aerts R, Heil GW (eds.) *Heathlands: patterns and processes in a changing environment*. Kluwer Academic Publishers, Springer Netherlands. 125-151
- Allen TR, Millar T, Berch SM, Berbee ML, 2003. Culturing and direct DNA extraction find different fungi from the same ericoid mycorrhizal roots. *New Phytologist*, 160: 255-272
- Auge RM, 2001. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza*, 11: 3-42
- Bajwa R, Abuarghub S, Read DJ, 1985. The biology of mycorrhiza in the Ericaceae. X. The utilization of proteins and the production of proteolytic enzymes by the mycorrhizal endophyte and by mycorrhizal plants. *New Phytologist*, 101: 459-467
- Barker CG, Power SA, Bell JNB, Orme CDL, 2004.

- Effects of habitat management on heathland response to atmospheric nitrogen deposition. *Biological Conservation*, 120(1): 41-52
- Bending GD, Read DJ, 1996. Nitrogen mobilization from protein-polyphenol complex by ericoid and ectomycorrhizal fungi. *Soil Biology and Biochemistry*, 28: 1603-1612
- Bending GD, Read DJ, 1997. Lignin and soluble phenolic degradation by ectomycorrhizal and ericoid mycorrhizal fungi. *Mycological Research*, 101: 1348-1354
- Berch SM, Allen TR, Berbee ML, 2002. Molecular detection, community structure and phylogeny of ericoid mycorrhizal fungi. *Plant and Soil*, 244: 55-66
- Berendse F, Aerts R, 1984. Competition between *Erica tetralix* L. and *Molinia caerulea* (L.) Moench as affected by the availability of nutrients. *Oecologia Plantarum*, 5: 3-14
- Berendse F, Elberse WTH, 1990. Competition and nutrient availability in heathland and grassland ecosystems. In: Grace J, Tilman D (eds.) *Perspectives on plant competition*. Academic Press, Florida, Orlando. 93-116
- Berendse F, 1994. Competition between plant populations at low and high nutrient supplies. *Oikos*, 71: 253-260
- Bergero R, Girlanda M, 2002. Soil persistence and biodiversity of ericoid mycorrhizal fungi in the absence of the host plant in a Mediterranean ecosystem. *Mycorrhiza*, 13: 69-75
- Bergero R, Perotto S, Girlanda M, Vidano G, Luppi AM, 2000. Ericoid mycorrhizal fungi are common root associates of a Mediterranean ectomycorrhizal plant (*Quercus ilex*). *Molecular Ecology*, 9: 1639-1650
- Bizabani C, Dames J, 2015. Effects of inoculating *Lachnum* and *Cadophora* isolates on the growth of *Vaccinium corymbosum*. *Microbiological Research*, 181: 68-74
- Bobbink R, Heil GW, 1993. Atmospheric deposition of sulphur and nitrogen in heathland ecosystems. In: Aerts R, Heil GW (eds.) *Heathlands: patterns and processes in a changing environment*. Kluwer Academic Publishers, Springer Netherlands. 25-50
- Bonfante-Fasolo P, 1980. Occurrence of a basidiomycete in living cells of mycorrhizal hair roots of *Calluna vulgaris*. *Transactions of the British Mycological Society*, 75: 320-325
- Bougoure DS, Cairney JWG, 2005a. Assemblages of ericoid mycorrhizal and other root-associated fungi from *Epacris pulchella* (Ericaceae) as determined by culturing and direct DNA extraction from roots. *Environment Microbiology*, 7: 819-827
- Bougoure DS, Cairney JWG, 2005b. Fungi associated with hair roots of *Rhododendron lochiaie* (Ericaceae) in an Australian tropical cloud forest revealed by culturing and culture-independent molecular methods. *Environment Microbiology*, 7: 1743-1754
- Bradley R, Burt AJ, Read DJ, 1981. Mycorrhizal infection and resistance to heavy metal toxicity in *Calluna vulgaris*. *Nature*, 292: 335-337
- Bradley R, Burt AJ, Read DJ, 1982. The biology of mycorrhiza in the Ericaceae. VIII. The role of mycorrhizal infection in heavy metal resistance. *New Phytologist*, 91: 197-209
- Brundrett MC, 1991. Mycorrhizas in natural ecosystems. *Advances in Ecological Research*, 21: 171-313
- Brundrett MC, 2006. Understanding the roles of multifunctional mycorrhizal and endophytic fungi. In: Schulz BJE, Boyle CJC, Sieber TN (eds.) *Microbial root endophytes*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin. 281-298
- Cairney JWG, Burke RM, 1998. Extracellular enzyme activities of the ericoid mycorrhizal endophyte *Hymenoscyphus ericae* (Read) Korf & Kernan: their likely roles in decomposition of dead plant tissue in soil. *Plant and Soil*, 205: 181-192
- Cairney JWG, Sawyer NA, Sharples JM, Meharg AA, 2000. Intraspecific variation in nitrogen source utilization by isolates of the ericoid mycorrhizal

- fungus *Hymenoscyphus ericae* (Read) Korf and Kernan. Soil Biology and Biochemistry, 32: 1319-1322
- Cairney JWG, Ashford AE, 2002. Tansley review no.135. Biology of mycorrhizal associations of epacrids (Ericaceae). New Phytologist, 154: 305-326
- Cairney JWG, Meharg AA, 2003. Ericoid mycorrhiza: a partnership that exploits harsh edaphic conditions. European Journal of Soil Science, 54: 735-740
- Cázares E, Trappe JM, Jumpponen A, 2005. Mycorrhiza-plant colonization patterns on a subalpine glacier forefront as a model system of primary succession. Mycorrhiza, 15(6): 405-416
- Chambers SM, Curlevski NJA, Cairney JWG, 2008. Ericoid mycorrhizal fungi are common root inhabitants of non-Ericaceae plants in a southeastern Australian sclerophyll forest. FEMS Microbiology Ecology, 65(2): 263-270
- Chambers SM, Liu G, Cairney JWG, 2000. ITS rDNA sequence comparison of ericoid mycorrhizal endophytes from *Woolfsia pungens*. Mycological Research, 104: 168-174
- Chambers SM, Williams PG, Seppelt RD, Cairney JWG, 1999. Molecular identification of a *Hymenoscyphus* sp. from rhizoids of the leafy liverwort *Cephaloziella exiliflora* in Australia and Antarctica. Mycological Research, 103: 286-288
- Chaurasia B, Pandey A, Palni LMS, 2005. Distribution, colonization and diversity of arbuscular mycorrhizal fungi associated with central Himalayan rhododendrons. Forest Ecology and Management, 207: 315-324
- Chen A, Chambers SM, Cairney JWG, 1999. Utilization of organic nitrogen and phosphorus sources by mycorrhizal endophytes of *Woolfsia pungens* (Cav.) F. Muell. (Epacridaceae). Mycorrhiza, 8: 181-187
- Colpaert JV, Wevers J, Krznaric E, Adriaensen K, 2011. How metal-tolerant ecotypes of ectomycorrhizal fungi protect plants from heavy metal pollution. Annals of Forest Science, 68: 17-24
- Couture M, Fortin JA, Dalpé Y, 1983. *Oidiodendron griseum* Robak: an endophyte of ericoid mycorrhiza in *Vaccinium* spp. New Phytologist, 95: 375-380
- Currah RS, Tsuneda A, Murakami S, 1993a. Morphology and ecology of *Phialocephala fortinii* in roots of *Rhododendron brachycarpum*. Canadian Journal of Botany, 71: 1639-1644
- Currah RS, Tsuneda A, Murakami S, 1993b. Conidiogenesis in *Oidiodendron periconioides* and ultrastructure of ericoid mycorrhizas formed with *Rhododendron brachycarpum*. Canadian Journal of Botany, 71: 1481-1485
- Dalpé Y, 1986. Axenic synthesis of ericoid mycorrhiza in *Vaccinium angustifolium* Ait. by *Oidiodendron* species. New Phytologist, 103: 391-396
- Dalpé Y, 1991. Statut endomycorrhizien du genre *Oidiodendron*. Canadian Journal of Botany, 69: 1712-1714
- Douglas GC, Heslin MC, Reid C, 1989. Isolation of *Oidiodendron maius* from *Rhododendron* and ultrastructural characterization of synthesized mycorrhizas. Canadian Journal of Botany, 67: 2206-2212
- Duckett JG, Read DJ, 1995. Ericoid mycorrhizas and rhizoid-ascomycete association in liverworts share the same mycobiont: isolation of the partners and resynthesis of the associations *in vitro*. New Phytologist, 129: 439-447
- Duddridge J, Read DJ, 1982. An ultrastructural analysis of the development of mycorrhizas in *Rhododendron ponticum*. Canadian Journal of Botany, 60: 2345-2356
- Egger KN, Sigler L, 1993. Relatedness of the ericoid endophytes *Scytalidium vaccinii* and *Hymenoscyphus ericae* inferred from analysis of ribosomal DNA. Mycologia, 85: 219-230
- Enright NJ, Cao KF, 2010. Plant ecology in China. Plant Ecology, 209: 181-187
- Genney DR, Alexander IJ, Hartley SE, 2000. Exclusion

- of grass roots from soil organic layers by *Calluna*: the role of ericoid mycorrhizas. *Journal of Experimental Botany*, 51: 1117-1125
- Gerz M, Bueno CG, Ozinga WA, Zobel M, Moora M, 2018. Niche differentiation and expansion of plant species are associated with mycorrhizal symbiosis. *Journal of Ecology*, 106: 254-264
- Gorman NR, Starrett MC, 2003. Host range of a select isolate of the ericoid mycorrhizal fungus *Hymenoscyphus ericae*. *Hortscience*, 38(6): 1163-1166
- Grelet GA, Johnson D, Paterson E, Anderson IC, Alexander IJ, 2009. Reciprocal carbon and nitrogen transfer between an ericaceous dwarf shrub and fungi isolated from *Piceirhiza bicolorata* ectomycorrhizas. *New Phytologist*, 182: 359-366
- Grelet GA, Johnson D, Vrålstad T, Alexander IJ, Anderson IC, 2010. New insights into the mycorrhizal *Rhizoscyphus ericae* aggregate: spatial structure and co-colonization of ectomycorrhizal and ericoid roots. *New Phytologist*, 188(1): 210-222
- Grünig CR, Queloz V, Sieber TN, Holdenrieder O, 2008. Dark septate endophytes (DSE) of the *Phialocephala fortinii* s.l.-*Acephala applanata* species complex in tree roots: classification, population biology, and ecology. *Botany*, 86: 1355-1369
- Hambleton S, Currah RS, 1997. Fungal endophytes from the roots of alpine and boreal Ericaceae. *Canadian Journal of Botany*, 75: 1570-1581
- Hamím A, Miché L, Douaík A, Mrabet R, Ouhammou A, Duponnois R, Hafídi M, 2017. Diversity of fungal assemblages in roots of Ericaceae in two Mediterranean contrasting ecosystems. *Comptes Rendus Biologies*, 340: 226-237
- Hartley J, Cairney JW, Meharg AA, 1997. Do ectomycorrhizal fungi exhibit adaptive tolerance to potentially toxic metals in the environment? *Plant and Soil*, 189: 303-319
- He XH, DuanYH, ChenYL, Xu MG, 2010. A 60-year journey of mycorrhizal research in China: Past, present and future directions. *Science China-Life Science*, 53: 1374-1398
- Hofland-Zijlstra JD, Berendse F, 2010. Effects of litters with different concentrations of phenolics on the competition between *Calluna vulgaris* and *Deschampsia flexuosa*. *Plant and Soil*, 327(1): 131-141
- Hutton BJ, Dixon KW, Sivasithamparam K, 1994. Ericoid endophytes of Western Australian heaths (Epacridaceae). *New Phytologist*, 127: 557-566
- Ishida TA, Nordin A, 2010. No evidence that nitrogen enrichment affect fungal communities of *Vaccinium* roots in two contrasting boreal forest types. *Soil Biology and Biochemistry*, 42(2): 234-243
- Jansa J, Vosátka M, 2000. *In vitro* and post vitro inoculation of micropropagated rhododendrons with ericoid mycorrhizal fungi. *Applied Soil Ecology*, 15(2): 125-136
- Johansson M, 2000. The influence of ammonium nitrate on the root growth and ericoid mycorrhizal colonization of *Calluna vulgaris* (L.) Hull from a Danish heathland. *Oecologia*, 123: 418-424
- Kamal S, Varma A, 2008. Peatland microbiology. In: Dion P, Nautiyal CS (eds.) *Microbiology of extreme soils*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin. 177-203
- Kerley SJ, Read DJ, 1997. The biology of mycorrhiza in the Ericaceae. XIX. Fungal mycelium as a nitrogen source for the ericoid mycorrhizal fungus *Hymenoscyphus ericae* and its host plants. *New Phytologist*, 136: 691-701
- Kristensen HL, Henriksen K, 1998. Soil nitrogen transformations along a successional gradient from *Calluna* heathland to *Quercus* forest at intermediate atmospheric nitrogen deposition. *Applied Soil Ecology*, 8(1-3): 95-109
- Leake JR, Read DJ, 1989. The biology of mycorrhizas in the Ericaceae. XIII. Some characteristics of the extracellular proteinase activity of the

- ericoid endophyte *Hymenoscyphus ericae*. New Phytologist, 112: 69-76
- Leyval C, Turnau K, Haselwandter K, 1997. Effect of heavy metal pollution on mycorrhizal colonization and function: physiological, ecological and applied aspects. Mycorrhiza, 7: 139-153
- Lin LC, Lee MJ, Chen JL, 2011. Decomposition of organic matter by the ericoid mycorrhizal endophytes of Formosan rhododendron (*Rhododendron formosanum* Hemsl.). Mycorrhiza, 21(5): 331-339
- Liu G, Chambers SM, Cairney JWG, 1998. Molecular diversity of ericoid mycorrhizal endophytes isolated from *Woollsia pungens* (Cav.) F. Muell. (Epacridaceae). New Phytologist, 140: 145-153
- Lorberau KE, Botnen SS, Mundra S, Aas AB, Rozema J, Eidesen PB, Kauserud H, 2017. Does warming by open-top chambers induce change in the root-associated fungal community of the arctic dwarf shrub *Cassiope tetragona* (Ericaceae)? Mycorrhiza, 27: 513-524
- Marrs RH, Bannister P, 1978. The adaptation of *Calluna vulgaris* (L.) Hull to contrasting soil types. New Phytologist, 81: 753-761
- Martino E, Franco B, Piccoli G, Stocchi V, Perotto S, 2002. Influence of zinc ions on protein secretion in a heavy metal tolerant strain of the ericoid mycorrhizal fungus *Oidiodendron maius*. Molecular and Cellular Biochemistry, 231(1): 179-185
- McLean CB, Lawrie AC, 1996. Patterns of root colonization in epacridaceous plants collected from different sites. Annals of Botany, 77: 405-411
- McLean CB, Anthony J, Collins RA, Steinke E, Lawrie AC, 1998. First synthesis of ericoid mycorrhizas in the Epacridaceae under axenic conditions. New Phytologist, 139(3): 589-593
- McLean CB, Cunningham JH, Lawrie AC, 1999. Molecular diversity within and between ericoid endophytes from the Ericaceae and Epacridaceae. New Phytologist, 144: 351-358
- Meharg AA, Cairney JWG, 2000. Co-evolution of mycorrhizal symbionts and their hosts to metal contaminated environments. Advances in Ecological Research, 30: 69-112
- Midgley DJ, Greenfield P, Bissett A, Tran-Dinh N, 2017. First evidence of *Pezoloma ericae* in Australia: using the Biomes of Australia Soil Environments (BASE) to explore the Australian phylogeography of known ericoid mycorrhizal and root associated fungi. Mycorrhiza, 27: 587-594
- Monni S, Salemaa M, Millar N, 2000a. The tolerance of *Empetrum nigrum* to copper and nickel. Environmental Pollution, 109: 221-229
- Monni S, Salemaa M, White C, Tuittila E, Huopalaainen M, 2000b. Copper resistance of *Calluna vulgaris* originating from the pollution gradient of a Cu-Ni smelter, in southwest Finland. Environmental Pollution, 109: 211-219
- Monreal M, Berch SM, Berbee M, 1999. Molecular diversity of ericoid mycorrhizal fungi. Canadian Journal of Botany, 77: 1580-1594
- Myers MD, Leake JR, 1996. Phosphodiesterases as mycorrhizal P sources. II. Ericoid mycorrhiza and the utilisation of nuclei as a phosphorus and nitrogen source by *Vaccinium macrocarpon*. New Phytologist, 132: 445-451
- Nielsen PL, Andresena LC, Michelsena A, Schmidt IK, Kongstad J, 2009. Seasonal variations and effects of nutrient applications on N and P and microbial biomass under two temperate heathland plants. Applied Soil Ecology, 42(3): 279-287
- Ning CH, Li WB, Yang XL, Liang C, Zhao HH, 2018. Investigation on the root multiple symbionts and rhizosphere soil AM fungi of blueberry. Mycosystema, 37(9): 1143-1153 (in Chinese)
- Okuda A, Yamato M, Iwase K, 2011. The mycorrhiza of *Schizocodon soldanelloides* var. *magnus* (Diapensiaceae) is regarded as ericoid mycorrhiza from its structure and fungal identities. Mycoscience, 5: 1-6

- Perotto S, Actis-Perino E, Perugini J, Bonfante P, 1996. Molecular diversity of fungi from ericoid mycorrhizal roots. *Molecular Ecology*, 5: 123-131
- Perotto S, Girlanda M, Martino E, 2002. Ericoid mycorrhizal fungi: some new perspectives on old acquaintances. *Plant and Soil*, 244: 41-53
- Persson J, Högborg P, Ekblad A, Högborg MN, Nordgren A, Näsholm T, 2003. Nitrogen acquisition from inorganic and organic sources by boreal forest plants in the field. *Oecologia*, 137(2): 252-257
- Peterson TA, Mueller WC, Englander L, 1980. Anatomy and ultrastructure of a *Rhododendron* root-fungus association. *Canadian Journal of Botany*, 58: 2421-2433
- Peterson RL, Massicotte HB, Melville LH, 2004. Mycorrhizas: anatomy and cell biology. NRC Research Press, Ottawa. 1-173
- Piercey MM, Thormann MN, Currah RS, 2002. Saprobic characteristics of three fungal taxa from ericalean roots and their association with the roots of *Rhododendron groenlandicum* and *Picea mariana* in culture. *Mycorrhiza*, 12(4): 175-180
- Pócsi I, 2011. Toxic metal/metalloid tolerance in fungi—a biotechnology-oriented approach. In: Bánfalvi G (ed.) *Cellular effects of heavy metals*. Springer Netherlands. 31-58
- Rains KC, Bledsoe CS, 2007. Rapid uptake of ^{15}N -ammonium and glycine- ^{13}C , ^{15}N by arbuscular and ericoid mycorrhizal plants native to a Northern California coastal pygmy forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 39(5): 1078-1086
- Read DJ, Kerley SJ, 1995. The status and function of ericoid mycorrhizal systems. In: Varma A, Hock B (eds.) *Mycorrhiza: structure, function, molecular biology and biotechnology*. 2nd ed. Springer-Verlag, Berlin. 499-520
- Read DJ, 1996. The structure and function of ericoid mycorrhizal. *Annals of Botany*, 77: 365-374
- Read DJ, Perez-Moreno J, 2003. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems—a journey towards relevance? *New Phytologist*, 157: 475-492
- Rice AV, Currah RS, 2005. *Oidiodendron*: a survey of the named species and related anamorphs of *Myxotrichum*. *Studies in Mycology*, 53: 83-120
- Schulz B, 2006. Mutualistic interaction with fungal root endophytes. In: Schulz B, Boyle C, Sieber T (eds.) *Microbial root endophytes*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin. 261-279
- Selosse MA, Setaro S, Glatard F, Richard F, Urcelay C, Weiss M, 2007. Sebacinaleae are common mycorrhizal associates of Ericaceae. *New Phytologist*, 174: 864-878
- Setaro SD, Kron KA, 2011. Neotropical and North American Vaccinioideae (Ericaceae) share their mycorrhizal Sebacinaleae—an indication for concerted migration? *PLoS Currents*, 3: RRN1227
- Sharples JM, Meharg AA, Chambers SM, Cairney JWG, 2000a. Genetic diversity of root-associated fungal endophytes from *Calluna vulgaris* at contrasting field sites. *New Phytologist*, 148: 153-162
- Sharples JM, Meharg AA, Chambers SM, Cairney JWG, 2000b. Mechanism of arsenate resistance in the ericoid mycorrhizal fungus *Hymenoscyphus ericae*. *Plant Physiology*, 124: 1327-1334
- Sharples JM, Meharg AA, Chambers SM, Cairney JWG, 2000c. Symbiotic solution to arsenic contamination. *Nature*, 404: 951-952
- Sikes BA, Cottenie K, Klironomos JN, 2009. Plant and fungal identity determines pathogen protection of plant roots by arbuscular mycorrhizas. *Journal of Ecology*, 97(6): 1274-1280
- Smith SE, Read DJ, 2008. *Mycorrhizal symbiosis* (Third Edition). Academic Press, Cambridge. 389-390
- Steinke E, Williams PG, Ashford AE, 1996. The structure and fungal associates of mycorrhizas in *Leucopogon parviflorus* (Andr.) Lindl. *Annals of Botany*, 77: 413-419
- Straker CJ, 1996. Ericoid mycorrhiza: ecological and host specificity. *Mycorrhiza*, 6: 215-225
- Sun LF, Pei KQ, Wang F, Ding Q, Bing YH, Gao B,

- Zheng Y, Liang Y, Ma KP, 2012. Different distribution patterns between putative ericoid mycorrhizal and other fungal assemblages in roots of *Rhododendron decorum* in the southwest of China. *PLoS One*, 7(11): 1-10
- Thormann MN, Currah RS, Bayley SE, 2002. The relative ability of fungi from *Sphagnum fuscum* to decompose selected carbon substrates. *Canadian Journal of Microbiology*, 48(3): 204-211
- Tian W, Zhang CQ, Qiao P, Milne R, 2011. Diversity of culturable ericoid mycorrhizal fungi of *Rhododendron decorum* in Yunnan, China. *Mycologia*, 103(4): 703-709
- Usuki F, Abe JP, Kakishima M, 2003. Diversity of ericoid mycorrhizal fungi isolated from hair roots of *Rhododendron obtusum* var. *kaempferi* in a Japanese red pine forest. *Mycoscience*, 44: 97-102
- Vallino M, Zampieri E, Murat C, Girlanda M, Picarella S, Pitet M, Portis E, Martino E, Perotto S, 2011. Specific regions in the *Sod1* locus of the ericoid mycorrhizal fungus *Oidiodendron maius* from metal-enriched soils show a different sequence polymorphism. *FEMS Microbiology Ecology*, 75(2): 321-331
- van der Eerden LJ, Dueck ThA, Berdowski JJM, Greven H, van Dobben HF, 1991. Influence of NH_3 and $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ on heathland vegetation. *Acta Botanica Neerlandica*, 40: 281-296
- van der Heijden MGA, Bardgett RD, van Straalen NM, 2008. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 11: 296-310
- van der Heijden MGA, Horton TR, 2009. Socialism in soil? The importance of mycorrhizal fungal networks for facilitation in natural ecosystems. *Journal of Ecology*, 97(6): 1139-1150
- van der Wal A, van Veen JA, Pijl AS, Summerbell RC, de Boer W, 2006. Constraints on development of fungal biomass and decomposition processes during restoration of arable sandy soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 38: 2890-2902
- Villarreal-Ruiz L, Anderson IC, Alexander IJ, 2004. Interaction between an isolate from the *Hymenoscyphus ericae* aggregate and roots of *Pinus* and *Vaccinium*. *New Phytologist*, 164: 183-192
- Vohník M, Lukancic S, Bahr E, Regvar M, Vosatka M, Vodnik D, 2003. Inoculation of *Rhododendron* cv. Belle-Heller with two strains of *Phialocephala fortinii* in two different substrates. *Folia Geobotanica*, 38(2): 191-200
- Vohník M, Albrechtová J, Vosatka M, 2005. The inoculation with *Oidiodendron maius* and *Phialocephala fortinii* alters phosphorus and nitrogen uptake, foliar C:N ratio and root biomass distribution in *Rhododendron* cv. Azurro. *Symbiosis*, 40(2): 87-96
- Vohník M, Burdíková Z, Albrechtová J, Vosátka M, 2009. Testate amoebae (*Arcellinida* and *Euglyphida*) vs. ericoid mycorrhizal and DSE fungi: a possible novel interaction in the mycorrhizosphere of ericaceous plants? *Microbial Ecology*, 57(1): 203-214
- Vohník M, Albrechtová J, 2011. The co-occurrence and morphological continuum between ericoid mycorrhiza and dark septate endophytes in roots of six European *Rhododendron* species. *Folia Geobotanica*, 46: 373-386
- Vohník M, 2020. Ericoid mycorrhizal symbiosis: theoretical background and methods for its comprehensive investigation. *Mycorrhiza*, 30: 671-695
- Vrålstad T, Schumacher T, Taylor AFS, 2001. Mycorrhizal synthesis between fungal strains of the *Hymenoscyphus ericae* aggregate and potential ectomycorrhizal and ericoid hosts. *New Phytologist*, 153: 143-152
- Walker JF, Aldrich-Wolfe L, Riffel A, Barbare H, Simpson NB, Trowbridge J, Jumpponen A, 2011. Diverse Helotiales associated with the roots of three species of Arctic Ericaceae provide no

- evidence for host specificity. *New Phytologist*, 191(2): 515-527
- Wei X, Chen J, Zhang C, Pan D, 2016. Differential gene expression in *Rhododendron fortunei* roots colonized by an ericoid mycorrhizal fungus and increased nitrogen absorption and plant growth. *Frontiers in Plant Science*, 7: 1594
- Whittaker SP, Cairney JWG, 2001. Influence of amino acids on biomass production by ericoid mycorrhizal endophytes from *Woollsia pungens* (Epacridaceae). *Mycological Research*, 105: 105-111
- Wurzbarger N, Higgins BP, Hendrick RL, 2011. Ericoid mycorrhizal root fungi and their multicopper oxidases from a temperate forest shrub. *Ecology and Evolution*, 2(1): 65-79
- Xiao GP, Berch SM, 1992. Ericoid mycorrhizal fungi of *Gaultheria shallon*. *Mycologia*, 84: 470-471
- Xiao GP, 1994. The role of root-associated fungi in the dominance of *Gaultheria shallon*. PhD Dissertation, University of British Columbia, Vancouver. 1-148
- Yang HB, Fang RZ, Jin CL, 2006. *Flora of China*. Vol. 57. Fasc.1. Science Press, Beijing. 1-244 (in Chinese)
- Yu F, Zhang CY, Yin LJ, Lai ZX, 2008. *In vitro* inoculation technology of *Rhododendron fortunei* L. with ericoid mycorrhizal fungi and its inoculation effect. *Journal of Fujian Agricultural Forestry University (Natural Science Edition)*, 37(4): 360-364
- Zhang CY, Yin LJ, Dai SL, 2009. Diversity of root-associated fungal endophytes in *Rhododendron fortunei* in subtropical forests of China. *Mycorrhiza*, 19(6): 417-423
- Zhang YH, Ni J, Tang FP, Pei KQ, Luo YQ, Jiang LF, Sun LF, Liang Y, 2016. Root-associated fungi of *Vaccinium carlesii* in subtropical forests of China: intra- and inter-annual variability and impacts of human disturbances. *Scientific Reports*, 6: 22399
- Zhang YH, Ni J, Tang FP, Jiang LF, Pei KQ, Guo TR, Sun LF, Liang Y, 2017. The effects of different human disturbance regimes on root fungal diversity of *Rhododendron ovatum* in subtropical forests of China. *Canadian Journal of Forest Research*, 47: 659-666
- Zhang YH, Tang FP, Ni J, Dong LJ, Sun LF, 2019. Diversity of root-associated fungi of *Rhododendron simsii* in subtropical forests: fungal communities with high resistance to anthropogenic disturbances. *Journal Forest Research*, 30(6): 2321-2330
- Zheng Y, Gao B, Sun LF, Bing YH, Pei KQ, 2010. Diversity of fungi associated with *Rhododendron argyrophyllum* and *R. floribundum* hair roots in Sichuan, China. *Biodiversity Science*, 18 (1): 76-82 (in Chinese)
- Zijlstra JD, Van't Hof P, Baar J, Verkley GJM, Summerbell RC, Paradi I, Braakhekke WG, Berendse F, 2005. Diversity of symbiotic root endophytes of the Helotiales in ericaceous plants and the grass, *Deschampsia flexuosa*. *Studies in Mycology*, 53: 147-162

[附中文参考文献]

- 宁楚涵, 李文彬, 杨小龙, 梁晨, 赵洪海, 2018. 蓝莓根系复合共生体及其根区土壤中 AM 真菌调查. *菌物学报*, 37(9): 1143-1153
- 杨汉碧, 方瑞征, 金存礼, 2006. *中国植物志* (第 57 卷第一分册). 北京: 科学出版社. 1-244
- 郑钰, 高博, 孙立夫, 邴艳红, 裴克全, 2010. 银叶杜鹃和繁花杜鹃根部真菌的多样性. *生物多样性*, 18(1): 76-82

(本文责编: 王敏)