

## 越桔菌根真菌的研究进展

和志娇<sup>1</sup>, 和加卫<sup>1\*</sup>, 和根强<sup>1</sup>, 杨洪涛<sup>1</sup>, 苏泽春<sup>1</sup>, 毕海林<sup>1</sup>, 和潭<sup>1</sup>, 杨正松<sup>1,2</sup>

(1. 云南省农业科学院高山经济植物研究所, 云南丽江 674199; 2. 丽江蓝玛生物科技开发有限公司, 云南丽江 674199)

**摘要** 越桔菌根真菌在土壤中分布较为广泛, 与越桔形成共生关系, 对越桔的生长发育具有多种重要的有益功能。从越桔菌根真菌的种类、侵染情况和分离方法, 以及其对越桔养分吸收、生长发育、矿质元素的吸收和土壤的适应性和抗逆性的影响等方面进行了综述, 进一步探讨越桔菌根真菌的应用前景, 为越桔菌根真菌的开发利用奠定理论基础, 尤其是为筛选优良高效菌株研发菌根制剂和促进我国蓝莓产业的发展提供参考。

**关键词** 越桔; 杜鹃花类菌根真菌; 共生

**中图分类号** S663.9 **文献标识码** A

**文章编号** 0517-6611(2022)23-0004-04

**doi**: 10.3969/j.issn.0517-6611.2022.23.002



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

### Advances in Ericoid mycorrhiza Fungi of *Vaccinium* L.

HE Zhi-jiao, HE Jia-wei, HE Gen-qiang et al (Alpine Economic Plant Research Institute of Yunnan Academy of Agricultural Sciences, Lijiang, Yunnan 674199)

**Abstract** Ericoid mycorrhiza fungi are widely distributed in soil and form a symbiotic relationship with *Vaccinium* L., which has many important beneficial functions for the growth and development of *Vaccinium* L.. In this article, the species, infection and isolation methods of Ericoid mycorrhiza fungi, as well as their effects on the nutrient absorption, growth and development of *Vaccinium* L., the absorption of mineral elements and the adaptability and stress resistance of soil were reviewed. To further explore the application prospect of Ericoid mycorrhiza fungi, and lay a theoretical foundation for the development and utilization of Ericoid mycorrhiza fungi, especially for screening excellent and efficient strains to develop mycorrhizal preparations and to provide reference for promoting the development of blueberry industry in China.

**Key words** *Vaccinium* L.; Ericoid mycorrhiza fungi; Symbiosis

菌根(mycorrhiza)是土壤中的真菌菌丝与植物根系形成的一种共生现象, 根据菌丝侵染植物根系后菌根形态特征, 主要分成内生菌根(endotrophic mycorrhiza)、外生菌根(ectotrophic mycorrhiza)及内外生菌根(ectendotrophic mycorrhiza)3种类型。另外, 还有一些菌根的变型。其中内生菌根真菌能促进寄主植物对养分的吸收, 并增强寄主植物的抗逆性, 同时促进了寄主植物的生长发育, 提高了产量和品质<sup>[1-5]</sup>。根据不同宿主植物还可分为浆果鹃类菌根(arbutoid mycorrhiza)、欧石楠类菌根(orchid mycorrhiza)、水晶兰类菌根(monotropoid mycorrhiza)和兰科菌根(orchidaceous mycorrhiza)<sup>[6]</sup>。越桔根系与菌根真菌共同形成杜鹃花类菌根(ericoid mycorrhiza, ErM), 也称欧石楠类菌根。

越桔(blueberry)又称为蓝莓、蓝浆果, 为杜鹃花科(Ericaceae)越桔亚科(Vaccinioideae)越桔属(*Vaccinium* L.)植物, 为多年生落叶或常绿灌木或小灌木树种<sup>[7]</sup>。果实呈蓝色, 果肉细腻, 是一种小浆果, 果实富含花青素、维生素、矿质元素等, 集较高的经济价值和丰富的营养保健功能于一身, 是一种极具发展潜力的“第三代新兴水果”, 被认为是21世纪最有发展前途的新兴树种<sup>[8]</sup>。越桔属根状茎, 有的是膨大的块根, 如白果越桔(*V. leucobotrys* (Nutt.) Nicholson), 有的

粗大成疙瘩状, 如乌鸦果(*V. fragile* Franch.), 根系不发达, 吸收能力弱。但是内生菌根真菌与越桔根系形成越桔菌根真菌, 从而促进了对土壤中养分的吸收, 增强植株的生长势, 提高栽苗成活率, 增加经济产量<sup>[9-12]</sup>。国外于1887年就开始栽培野生越桔, 1906年就对野生越桔进行了品种选育研究<sup>[8]</sup>, 了解到越桔与菌根真菌形成互惠共生关系<sup>[13]</sup>。而我国最早于20世纪80年代初由吉林农业大学郝瑞教授对野生笃斯越桔资源做了调查研究<sup>[14]</sup>。贾东贝等<sup>[15]</sup>对从野生越桔分离到的2株菌根真菌进行了生理特性的研究。陈小姝<sup>[16]</sup>对北高丛越桔内生菌根真菌的分离和鉴定以及次生代谢物进行了初步的研究。近年来, 对越桔菌根真菌展开了相关研究, 包括越桔菌根真菌的分离、菌根真菌对越桔生长结果的影响和菌根真菌制剂的研发。但是我国对越桔菌根真菌的研究起步比较晚, 还未能充分利用越桔菌根真菌资源, 研发出高效有用的菌根真菌制剂。为此, 笔者通过对越桔菌根真菌种类、侵染情况、分离方法、对宿主植物的作用等方面进行综述, 为越桔菌根真菌的开发利用奠定基础, 尤其是为筛选优良高效菌株研发菌根制剂和促进蓝莓产业的发展提供参考。

### 1 越桔菌根真菌的种类

越桔菌根真菌属于杜鹃类菌根, 1910年, Coville<sup>[17]</sup>首先发现所有的高丛越桔根系均有菌根真菌寄生。1936年, Frieslehen<sup>[18]</sup>首次从越桔根部分离出了菌根真菌, 发现分离出的菌根与包括越桔在内的大多数杜鹃花科植物有共生关系。1974年, Read<sup>[19]</sup>把分离到的越桔菌根真菌命名为欧石楠盘菌(*Pezizella ericae*. sp. nov.), 随后, 相继有人分离出了越桔菌根真菌。Coutuer等<sup>[20]</sup>从矮丛越桔和高丛越桔根系中分离出了3种能与越桔形成内生菌根的真菌。1989年, Dalpé

**基金项目** 国家自然科学基金项目(32160695); 高山农业科技創新及成果展示转化专项经费项目(530000210000000017045); 川滇生态蓝莓产业化应用技术项目(2021YFQ0014); 科技入滇专项(202105AF150199); 丽江市后备人才培养计划(2021rc04)。

**作者简介** 和志娇(1977—), 女, 云南丽江人, 副研究员, 硕士, 从事植物病理学与植物分子生物学研究。\*通信作者, 研究员, 硕士, 从事小浆果研发与利用研究。

**收稿日期** 2022-02-09; **修回日期** 2022-03-09

等<sup>[21]</sup>从矮丛越桔根系分离出丝孢纲真菌(*Scytalidium vaccinii* ssp.nov)*H.ericae* 的无性阶段 *S.ericae*。目前,在杜鹃类菌根真菌当中分离最早且最常见的是盘菌属(*Peziza*),另外还有珊瑚菌属(*Clavaria*)和其他只有菌丝的真菌。最常见的杜鹃类菌根真菌是盘菌属(*Peziza*),还有珊瑚菌属(*Clavaria*)和其他只有菌丝的真菌类群。除子囊菌外,担子菌也是杜鹃类菌根真菌之一<sup>[19]</sup>。其中,丝孢菌类的树粉孢属(*Oidiodendron*)专性共生于杜鹃花科某些植物中,比如从杜鹃花(*Rhododendron* spp.)植物中可以分离到 *O.maius* 菌株,但是在越桔根系中却没有分离到,而越桔根系中其他类型的树莓粉孢菌的菌株则多见。已报道的越桔菌根真菌种类有树粉孢属(*Oidiodendron*)*O.chalmydosporicum* Morall、*O.citrinum* Barron、*O.falvum* Szilvinyi、*O.griseum* Roba、*O.periconioides* Morrall、*O.rhodogenum* Robak、*O.scytaloides* W.Gams and Soderstrom,树粉孢属变型 *Myxotrichum setosum* (Eidam) Orr、*Gymnascella dankaliensis* (Castellani) Currah、*Pseudogymnoascus roseus* Raillo、*Stephanosporium cerealis* (Thum.) Swart, 盘菌属(*Pezizilla*) *Pezizilla ericace* sp. nov., 珊瑚菌属(*Clavaria*) *Clavaria oronoensis* Petersen & Litten。

## 2 菌根真菌对越桔侵染情况

土壤中的越桔菌根真菌分布广泛,越桔菌根真菌一旦接近杜鹃类植物根系,在根外形成的菌丝网,有时甚至可以充斥根系的整个细胞。菌根真菌的侵染首先进入植物根部表面增厚的表皮细胞,然后再进行分枝,在细胞内形成圈状或分枝状的菌丝团<sup>[22]</sup>。根细胞的内含物包括许多细胞器在菌丝圈衰老时就开始分解了,而真菌的菌丝圈仍可保持一段时间的存活,以加强物质循环<sup>[19]</sup>。越桔菌根真菌以多个入侵点的方式入侵宿主细胞,并且入侵后菌丝不侵染邻近细胞。因此,这是菌丝侵染后宿主植物的根系表明不形成菌套和哈蒂氏网的原因。

土壤中的有机物降解后主要以很难吸收的有机态形式存在,形成菌根的植物可以通过菌根真菌吸收土壤中的营养成分<sup>[23-25]</sup>。越桔菌根真菌只有在酸性土壤条件下才能保持活力,并且随着土壤中养分含量的增加而活力增强。以不同有机物料同硫磺粉混合进行土壤改良可以改变土壤 pH,增加土壤有机质,改善土壤通气状况,有利于菌根真菌侵染并提高根系活力<sup>[26]</sup>。菌根的感染力随着季节变化而不同,早春感染力弱而春末增强。

## 3 越桔菌根真菌的分离方法

越桔菌根真菌存在于越桔根系内,两者协同进化,互相促进,形成了互惠互利的共生体。在复杂的越桔菌根真菌中分离出高效的越桔菌根真菌菌株是开发应用的保障。有效内生菌种的获得要经过组织表面消毒培养、分离、菌种纯化、再培养、经形态鉴定、再回接验证的过程。但是,越桔菌根真菌的种类繁多,有些菌根真菌不能人工培养,单纯的人工培养根本替代不了复杂的根系内部环境,菌根真菌的感染力还随着季节的而变化,给菌根真菌的分离带来挑战和困难。目前采用 3 种方法进行菌根真菌的分离,即菌根组织分离

法、土壤浸提液法和根段组织研磨溶液培养法,采用不同分离方法获得的真菌菌落有所不同。采用土壤浸提液分离法获得的菌落数种类较为单一<sup>[27]</sup>,且与直接培养法和根段组织研磨溶液培养法相比,获得的内生菌根真菌的菌落少。肖军等<sup>[28]</sup>对蓝莓菌根真菌的分离方法做了比较,研究结果表明采用根段组织研磨溶液法培养得到的菌落,无论数量还是种类都多于根段直接培养法。要获得较多数量和种类的菌根真菌,除了要选择合适的分离方法外,还要选择适合的消毒方法。一般消毒方法采用化学灭菌方法,即不同浓度和处理时间的化学试剂升汞、过氧化钠、次氯酸钠和乙醇等进行消毒<sup>[29-30]</sup>。在分离越桔菌根真菌的人工培养基中,比较常用的是 PDA 培养基、MMN 培养基或改良 MMN 培养基,其中 PDA 培养基的分离效果优于其他两种方法,PDA 培养基是分离培养越桔菌根真菌的优良培养基<sup>[29]</sup>。不同的菌根真菌并非都具有相同的生长促进作用,所以分离到菌根真菌以后,根据实际需要筛选出有效的菌株也很关键。研究表明,有些菌株对蓝丰栽苗的苗高、叶片数、相对叶面积及分枝数的增长有显著的促进作用,而有些菌株对蓝丰苗的促进作用主要表现为苗高的增加。还有些菌株对蓝丰苗的生长指标表现无促进作用,但能使蓝丰缓苗快,其缓苗作用优于其他菌株<sup>[30-31]</sup>。因此,获得尽可能多菌根真菌后,要通过回接试验,筛选出有效菌株,并在菌根化苗实际应用中,根据不同时间、不同菌种的有效性来合理选择利用。

## 4 菌根真菌对越桔的影响

**4.1 菌根真菌促进越桔生长发育** 研究表明,越桔菌根真菌促进了越桔根系在土壤中对养分的吸收,进而促进了越桔的生长发育<sup>[13,32]</sup>。在自然条件下,土壤中有有机 N 含量很高,但是越桔生长的酸性有机质土壤中可被根系吸收利用的 N 含量较低,菌根侵染的一个重要生理作用是使越桔能够直接吸收利用土壤中的有机 N<sup>[33]</sup>。菌根菌可以促进越桔对无机 N 的吸收。Powell<sup>[9]</sup>用高丛越桔接种菌根真菌并向土壤中施肥,枝条中 N 含量比未接种的提高了 17%。Mitchell 等<sup>[34]</sup>研究发现,菌根真菌能促进对 P 的吸收。Cai 等<sup>[35]</sup>从分离的 14 种蓝莓内生菌根中挑选 6 个菌株对蓝莓幼苗进行接种,结果表明氮、磷含量显著增加。袁军<sup>[27]</sup>研究表明,接种杜鹃花类菌根真菌后,蓝莓植株内的 K 含量显著高于对照,促进了蓝莓植株内 K 的积累。除了 N、P、K 外,菌根菌可以促进越桔对其他元素(S、Ca、Cu、Zn、Fe 等)的吸收。菌根真菌对宿主的促进作用主要表现在种子发芽、幼苗存活、促进生长、果实产量和品质的提升等多个方面<sup>[9,36-37]</sup>。Stribley 等<sup>[38]</sup>接种菌根菌后蔓越桔植株干重比未接种菌根的植株增加很多。Powell 等<sup>[39]</sup>用 4 年生的 6 个越桔品种进行田间试验,每株用含有菌根真菌的 200 g 泥炭土接种,发现接种菌根菌的越桔果实产量比未接种的提高了 11%~92%,同时植株生长量增加了 17%。

**4.2 菌根真菌能提高越桔对土壤的适应性** 越桔对土壤条件要求极为严格,越桔要求土壤 pH 4.5~5.5,最适土壤 pH 4.5~4.8,合适的土壤 pH 有利于越桔根系对土壤中铵态氮

的吸收。越桔在商业栽培上称为蓝莓,大多数蓝莓可以在 pH 4.5~5.5 的酸性砂质土壤中正常生长,但是不同的蓝莓品种对土壤 pH 的要求范围也是不同的<sup>[40]</sup>。高丛蓝莓和矮丛蓝莓要求的土壤 pH 为 4.0~5.2,而兔眼蓝莓要求土壤 pH 不超过 5.5。除土壤 pH 外,栽培蓝莓最适合的沙壤土要求不低于 5% 的有机质含量。我国大多数土壤黏性重、肥力不足,除吉林长白山区等个别地区外,适宜种植的地区土壤因 pH 都偏高而需要改良。目前,土壤改良有几种方法,主要采用的是土壤中施用松针和硫磺粉,土壤中施入锯末、草炭、苔藓和硫磺粉,土壤中施用玉米秸秆、尿素和硫磺粉等,来增加土壤有机质和调节土壤 pH<sup>[25]</sup>。Haynes 等<sup>[41]</sup>研究发现,酸性土壤有利于菌根侵染。越桔根系与菌根真菌一旦形成菌根菌后,菌根真菌犹如充当了根毛的作用,不仅释放有机酸,促进越桔对土壤中养分的吸收,而且加大了越桔对土壤 pH 的适应范围,越桔可以在土壤 pH 6~7 范围内生长。因此,越桔菌根真菌提高了越桔对土壤的适应性。

**4.3 菌根真菌能提高越桔抗逆性** 越桔菌根真菌对越桔具有好的抗逆性和促进越桔生长的重要作用,因此,许多野生越桔都具有耐土壤贫瘠、抗重金属污染和耐高 pH 的特性,比如云南越桔、乌鸦果和笃斯越桔 (*V. uliginosum* L.) 等。其中土壤的重金属严重威胁着人类的健康,许多研究者开展了土壤重金属污染治理方面的研究,包括 ErM 菌对土壤重金属污染的作用。ErM 菌主要是通过菌丝对重金属螯合、固持钝化而留于菌根中,提高宿主对重金属的耐受性和矿质养分的吸收,从而改善植物的营养状况,促进植物的生长,缓解重金属对植物的毒害作用。越桔菌根真菌也具有保护宿主植物免受病害侵染的作用,Mandyam 等<sup>[42]</sup> 研究报道深色有隔内生真菌 (DSE) 是通过诱导被侵染的宿主植物产生防御系统而提高植物的抗病性。这种抗病机制在 Massicotte 等<sup>[43]</sup> 研究的越桔属植物红莓苔子在外的 5 种形成越桔菌根真菌根的宿主植物中也是存在的,宿主植物细胞壁的结构增强,抵御了病原物的侵染。

## 5 展望

我国蓝莓自 2000 年商业化栽培开始以来,种植面积逐年增加,目前我国蓝莓产业处在快速发展阶段。越桔菌根真菌能够促进越桔的生长发育、提高抗逆性和提高对土壤的适应性,且其资源非常丰富,在越桔的根系周围普遍存在,应用前景广阔,因此,近年来越桔菌根真菌的开发和利用在蓝莓生产中成为研究热点,一些改善蓝莓根际生长微环境、减低土壤 pH、促进蓝莓生长、提高抗性、改善蓝莓果品质等具有多重功效的蓝莓菌根活菌制剂被研发。人们对野生蓝莓果实的采摘食用已经有几千年的历史,但是栽培历史只有 100 多年,美国最早,我国从引进栽培到进行商业化栽培至今也只有几十年,显然,我国对越桔菌根真菌的研究也比较晚,加之复杂的土壤微生物系统和种类繁多的内生菌根真菌,研发出的越桔菌根真菌制剂还没有得到广泛的推广应用。

不同菌根真菌分离时对温湿度、pH 和培养基的成分要求都不同,在开发利用中,使用不同方法分离出更多的有效

菌株,才能使越桔菌根真菌在越桔生产上发挥作用。接种有效菌根真菌可显著提高蓝莓移植苗的成活率,促进生长,促进叶片数和分枝增多。但是不同的菌根真菌对蓝莓的促进作用不同,有的虽没有促进作用,但起缓苗作用。也可以进行混合接种,但是在根系分泌物的影响下,植物与根际微生物发生着广泛而复杂的相互作用,混合接种正效应还需试验验证<sup>[44-46]</sup>。另外,某些根际土壤微生物可通过与菌根真菌的相互作用,以特殊的方式影响菌根的形成并对宿主植物发生作用<sup>[47]</sup>。因此,针对蓝莓的需求选择适合的菌根真菌将有利于蓝莓的生长,优良菌株的筛选尤为重要。笔者认为有必要对越桔菌根真菌多样性的状况、结合真菌群体形态的分子分类鉴定、越桔菌根真菌与根际土壤微生物的互作机制、有效菌株的开发和利用等领域做系统研究,深入开展越桔菌根真菌的研究,对推动我国蓝莓产业的发展具有重要的作用。

## 参考文献

- [1] LYONS P C, EVANS J J, BACON C W. Effects of the fungal endophyte *Acremonium coenophialum* on nitrogen accumulation and metabolism in tall fescue [J]. *Plant physiology*, 1990, 92(3): 726-732.
- [2] SCHIPPERS B, BAKKER A W, BAKKER P A H M, et al. Beneficial and deleterious effects of HCN-producing pseudomonads on rhizosphere interactions [J]. *Plant and soil*, 1990, 129(1): 75-83.
- [3] BUCHENAUER H. Biological control of soil-borne disease by rhizobacteria [J]. *Plant disease and protection*, 1995, 44: 40-50.
- [4] RAMAMOORTHY V, VISWANATHAN R, RAGUCHANDER T, et al. Induction of systemic resistance by plant growth promoting rhizobacteria in crop plants against pests and diseases [J]. *Crop protection*, 2001, 20(1): 1-11.
- [5] 孙端方, 冉雪琴, 王嘉福. 一株产紫杉醇罗汉松内生真菌的分离和鉴定 [J]. *微生物学报*, 2008, 48(5): 589-595.
- [6] HARLEY J L. The significance of mycorrhiza [J]. *Mycological research*, 1989, 92(2): 129-139.
- [7] 方瑞征. 中国植物志: 第 57 卷 第 3 分册 [M]. 北京: 科学出版社, 1991.
- [8] 李亚东. 越橘 (蓝莓) 栽培与加工利用 [M]. 长春: 长春科学技术出版社, 2000.
- [9] POWELL C L. The effect of the ericoid mycorrhizal fungus *Pezizella ericae* (Read) on the growth and nutrition of seedlings of blueberry (*Vaccinium corymbosum* L.) [J]. *Journal of the American horticulture science*, 1982, 107(6): 1012-1015.
- [10] BOUGOURE D S, CAIRNEY J W G. Chitinolytic activities of ericoid mycorrhizal and other root-associated fungi from *Epacris pulchella* (Ericaceae) [J]. *Mycological research*, 2006, 110(3): 328-334.
- [11] MIDGLEY D J, CHAMBERS S M, CAIRNEY J W G. Inorganic and organic substrates as sources of nitrogen and phosphorus for multiple genotypes of two ericoid mycorrhizal fungal taxa from *Woolstia pungens* and *Leucopogon parviflorus* (Ericaceae) [J]. *Australian journal of botany*, 2004, 52(1): 63-71.
- [12] MIDGLEY D J, JORDAN L A, SALEEBA J A, et al. Utilisation of carbon substrates by orchid and ericoid mycorrhizal fungi from Australian dry sclerophyll forests [J]. *Mycorrhiza*, 2006, 16(3): 175-182.
- [13] BOYER E P, BALLINGTON J R, MAINLAND C M. Endomycorrhizae of *Vaccinium corymbosum* L. in North Carolina [J]. *Journal of the American horticulture science*, 1982, 107(5): 751-754.
- [14] 郝瑞. 长白山区笃斯越桔的调查研究报告 [J]. *园艺学报*, 1979, 6(2): 87-93.
- [15] 贾东贝, 杨涛, 肇莹, 等. 2 株越橘菌根菌培养条件的研究 [J]. *江苏农业科学*, 2011, 39(2): 466-468.
- [16] 陈小妹. 北高丛越橘内生真菌的分离、鉴定及次生代谢产物的研究 [D]. 长春: 吉林农业大学, 2008: 1-54.
- [17] COVILLE F V. Experiments in blueberry culture [R]. U.S. Department Agricultural Bureau plant Industry Bullitin, 1910: 193.
- [18] FRIESLEHEN R. Wieterer Untersuchungen über die Mykotropie des Ericaceen [J]. *Fahribücher für wissenschaftliche botanik*, 1936, 82: 413-459.
- [19] READ D J. *Pezizella ericae* sp. nov., the perfect state of a typical mycorrhizal endophyte of Ericaceae [J]. *Transactions of the British mycological society*, 1974, 63(2): 381-383.
- [20] COUTURE M, FORTIN J A, DALPE Y. *Oidiod endron griseum* robak: An endophyte of ericoid mycorrhiza in *Vaccinium* ssp. [J]. *New phytologist*, 1983, 95(3): 375-380.

- [21] DALPÉ Y, LITTEN W, SIGLER L. *Scytalidium vaccinii* sp. nov., an *Ericoid* endophyte of *Vaccinium angustifolium* roots [J]. *Mycotaxon*, 1989, 35: 371–377.
- [22] DUCLOS J L, PÉPIN R, BRUCHET G. Étude morphologique, anatomique et ultrastructurale d'endomycorhizes synthétiques d'*Erica carnea* [J]. *Canadian journal of botany*, 1983, 61(2): 466–475.
- [23] BENDING G D, READ D J. Nitrogen mobilization from protein-polyphenol complex by ericoid and ectomycorrhizal mycorrhizal fungi [J]. *Soil biology and biochemistry*, 1996, 28(12): 1603–1612.
- [24] BENDING G D, READ D J. Lignin and soluble phenolic degradation by ectomycorrhizal and ericoid mycorrhizal fungi [J]. *Mycological research*, 1997, 101(11): 1348–1354.
- [25] 和阳, 杨巍, 刘双, 等. 蓝莓栽培中土壤改良的方法及作用 [J]. *北方园艺*, 2010(14): 46–48.
- [26] 陈爱美. 越桔的组织培养及杜鹃类菌根真菌对越桔组培苗的生理效应研究 [D]. 重庆: 西南农业大学, 2004: 1–39.
- [27] 袁军. 越桔菌根真菌分离及其对越桔生长结果的影响 [D]. 重庆: 西南大学, 2005: 1–53.
- [28] 肖军, 杨涛, 杨镇, 等. 蓝莓菌根菌的分离与回接试验 [J]. *辽宁农业科学*, 2012(5): 13–16.
- [29] JACOBS L A, DAVIES F S, KIMBROUGH J M. Mycorrhizal distribution in Florida rabbiteye blueberries [J]. *HortScience*, 1982, 17(6): 951–953.
- [30] XIAO G P, BERCH S M. *Ericoid* mycorrhizal fungi of *Gaultheria shallon* [J]. *Mycologia*, 1992, 84(3): 470–471.
- [31] 刘小燕, 屈艾, 闫晶晶. 不同菌根真菌对蓝莓组培苗移栽成活率和生长的影响 [J]. *山东农业科学*, 2012, 44(5): 40–44.
- [32] PEARSON V, READ D J. The biology of mycorrhiza in the ericaceae. II. The transport of carbon and phosphorus by the endophyte and the mycorrhiza [J]. *The new phytologist*, 1973, 72(6): 1325–1331.
- [33] READ D J, STRIBLEY D P. Effect of mycorrhizal infection on nitrogen and phosphorus nutrition of ericaceous plants [J]. *Nature new biology*, 1973, 244(133): 81–82.
- [34] MITCHELL D T, READ D J. Utilization of inorganic and organic phosphates by the mycorrhizal endophytes of *Vaccinium macrocarpon* and *Rhododendron ponticum* [J]. *Transactions of the British mycological society*, 1981, 76(2): 255–260.
- [35] CAI B B, VANCOV T, SI H Q, et al. Isolation and characterization of endomycorrhizal fungi associated with growth promotion of blueberry plants [J]. *Journal of fungi*, 2021, 7(8): 1–16.
- [36] 肖龙海, 王德炉, 曹漫, 等. 接种 5 种菌根菌对蓝莓果实产量和品质的影响 [J]. *经济林研究*, 2021, 39(1): 168–175.
- [37] 尤式备, 徐佳慧, 郭怡文, 等. 蓝莓根毛缺失的机制及内生菌根真菌的促生作用 [J]. *浙江大学学报(农业与生命科学版)*, 2020, 46(4): 417–427.
- [38] STRIBLEY D P, READ D J. The biology of mycorrhiza in the Ericaceae VII. The relationship between mycorrhizal infection and the capacity to utilize simple and complex organic nitrogen sources [J]. *New phytologist*, 1980, 86(4): 365–371.
- [39] POWELL C L, BATES P M. *Ericoid* mycorrhizas stimulate fruit yield of blueberry [J]. *HortScience*, 1981, 16(5): 655–656.
- [40] 顾娟, 贺善安. 蓝浆果与蔓越桔 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2001.
- [41] HAYNES R J, SWIFT R S. Growth and nutrient uptake by highbush blueberry plants in a peat medium as influenced by pH, applied micronutrients and mycorrhizal inoculation [J]. *Scientia horticulture*, 1985, 27(3/4): 285–294.
- [42] MANDYAM K, JUMPPONEN A. Seeking the elusive function of the root-colonising dark septate endophytic fungi [J]. *Studies in mycology*, 2005, 53(1): 173–189.
- [43] MASSICOTTE H B, MELVILLE L H, PETERSON R L. Structural characteristics of root-fungal interactions for five ericaceous species in eastern Canada [J]. *Canadian journal of botany*, 2005, 83(8): 1057–1064.
- [44] YANG W Q, GOULART B L. Mycorrhizal infection reduces short-term aluminum uptake and increases root cation exchange capacity of highbush blueberry plants [J]. *HortScience*, 2000, 35(6): 1083–1086.
- [45] GARDEZI A K, FERRERA C R, LARA F V. Effect of the double inoculation of *Rhizobium* sp. and VA endomycorrhizae on *Acacia cyanophylla* in an andosol in Mexico [J]. *Nitrogen fixing tree research reports*, 1988, 6(1): 31–33.
- [46] LAL B, KHANNA S. Renodulation and nitrogen fixing potential of *Acacia nilotica* inoculated with *Rhizobium* isolates [J]. *Canadian journal of microbiology*, 1993, 39(1): 87–91.
- [47] LINDERMAN R G. Mycorrhizal interactions with the rhizosphere microflora: The mycorrhizosphere effect [J]. *Phytopathology*, 1988, 78(3): 366–371.
- [25] REITER R J, MANCHESTER L C, TAN D X. Melatonin in walnuts: Influence on levels of melatonin and total antioxidant capacity of blood [J]. *Nutrition*, 2005, 21(9): 920–924.
- [26] 张亭, 杜倩, 李勇. 核桃的营养成分及其保健功能的研究进展 [J]. *中国食物与营养*, 2018, 24(7): 64–69.
- [27] WILLIS L M, BIELINSKI D F, FISHER D R, et al. Walnut extract inhibits LPS-induced activation of BV-2 microglia via internalization of TLR4: Possible involvement of phospholipase D2 [J]. *Inflammation*, 2010, 33(5): 325–333.
- [28] CAREY A N, FISHER D R, JOSEPH J A, et al. The ability of walnut extract and fatty acids to protect against the deleterious effects of oxidative stress and inflammation in hippocampal cells [J]. *Nutritional neuroscience*, 2013, 16(1): 13–20.
- [29] MORRIS M C, EVANS D A, BIENIAS J L, et al. Dietary intake of antioxidant nutrients and the risk of incident Alzheimer disease in a biracial community study [J]. *JAMA*, 2002, 287(24): 3230–3237.
- [30] 沙玉欢, 习俞, 朱增芳, 等. 超声波辅助碱液提取核桃分心木黄酮及其抗氧化活性的研究 [J]. *农产品加工*, 2020(18): 25–31.
- [31] 谢东雪, 陆娟, 王月, 等. 长白山区核桃青皮多糖分离纯化、鉴定及抗氧化活性分析 [J]. *食品科学*, 2019, 40(18): 281–286.
- [32] 张春梅, 陈朝银, 林玉萍, 等. 几种云南核桃内种皮黄酮及多酚含量的测定 [J]. *云南中医学院学报*, 2013, 36(2): 10–13.
- [33] 吕泓霖, 许成梅, 陈丹, 等. 基于网络药理学研究核桃改善记忆的功能 [J]. *粮油食品科技*, 2020, 28(6): 166–173.
- [34] NOOYENS A C, BUENO-DE-MESQUITA H B, VAN BOXTEL M P J, et al. Fruit and vegetable intake and cognitive decline in middle-aged men and women: The Doetinchem Cohort Study [J]. *British journal of nutrition*, 2011, 106(5): 752–761.
- [35] PRIBIS P, BAILEY R N, RUSSELL A A, et al. Effects of walnut consumption on cognitive performance in young adults [J]. *British journal of nutrition*, 2012, 107(9): 1393–1401.
- [36] 张清安, 李建科, 范学辉. 核桃油对小鼠学习记忆能力的影响 [J]. *陕西师范大学学报(自然科学版)*, 2006, 34(4): 89–91.
- [37] 张伟, 胡永杰, 武海英, 等. 改善认知功能的植物多酚研究进展 [J]. *世界科学技术—中医药现代化*, 2014, 16(11): 2454–2459.
- [38] VALZADEH Z, EIDI A, SARKAKI A, et al. Dementia type of Alzheimer's disease due to  $\beta$ -amyloid was improved by gallic acid in rats [J]. *Healthmed*, 2012, 11(6): 3648–3656.
- [39] HAIDER S, BATTOOL Z, TABASSUM S, et al. Effects of walnuts (*Juglans regia*) on learning and memory functions [J]. *Plant foods for human nutrition*, 2011, 66(4): 335–340.
- [40] 付艾妮, 朱书秀, 艾永循, 等. 核桃仁提取物对阿尔茨海默病模型大鼠学习记忆能力和海马区神经元的保护作用 [J]. *医药导报*, 2015, 34(6): 722–725.
- [41] MUTHAIYAH B, ESSA M M, LEE M, et al. Dietary supplementation of walnuts improves memory deficits and learning skills in transgenic mouse model of Alzheimer's disease [J]. *Journal of alzheimers disease*, 2014, 42(4): 1397–1405.
- [42] COSENTINO S, SCARMEAS N, HELZNER E, et al. APOE epsilon 4 allele predicts faster cognitive decline in mild Alzheimer disease [J]. *Neurology*, 2008, 70: 1842–1849.
- [43] YASUNO F, TANIMUKAI S, SASAKI M, et al. Combination of antioxidant supplements improved cognitive function in the elderly [J]. *Journal of alzheimers disease*, 2012, 32(4): 895–903.
- [44] CHOI J G, PARK G, KIM H G, et al. *In vitro* and *in vivo* neuroprotective effects of walnut (*Juglandis Semen*) in models of Parkinson's disease [J]. *International journal of molecular sciences*, 2016, 17(1): 1–17.
- [45] MUTHAIYAH B, ESSA M M, CHAUHAN V, et al. Protective effects of walnut extract against amyloid beta peptide-induced cell death and oxidative stress in PC12 cells [J]. *Neurochemical research*, 2011, 36(11): 2096–2103.

(上接第3页)