

DOI: 10.5846/stxb201412102454

陈云, 马克明. 城市菌根真菌多样性、变化机制及功能应用. 生态学报, 2016, 36(14): - .

Chen Y, Ma K M. Mycorrhizal fungi in urban environments: diversity, mechanism, and application. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(14): - .

城市菌根真菌多样性、变化机制及功能应用

陈 云, 马克明*

中国科学院生态环境研究中心城市与区域国家重点实验室, 北京 100085

摘要: 菌根真菌能够与大多数陆生植物的根系形成菌根共生体, 具有改善宿主植物矿质营养、增强抗逆性、改良土壤结构等重要生态功能。城市化过程中气候、土壤、植被、土地利用等因素的改变, 对菌根真菌的多样性产生了直接或间接的影响。目前城市菌根真菌的研究多侧重对其空间分布及群落组成的简单描述, 缺乏针对城市典型生态现象及生态问题系统性的探讨。本文分别从城市菌根真菌的多样性变化、影响机制及功能应用等三方面进行了综述, 全面揭示城市菌根真菌的研究现状及研究的复杂性, 发现当前研究存在多样性评估简单化、研究层次单一化、内在机制现象化及功能应用停滞化等问题, 认为今后应建立更为系统、综合、标准的研究体系以深刻而准确地认识与理解城市化对菌根真菌多样性的影响, 为城市微生物资源的保存及绿地系统维持提供理论依据。

关键词: 丛枝菌根真菌; 外生菌根真菌; 多样性; 人类干扰; 城市绿地; 城市化

Mycorrhizal fungi in urban environments: diversity, mechanism, and application

CHEN Yun, MA Keming*

State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China

Abstract: Mycorrhizal fungi colonize the roots of most terrestrial plants, facilitating mineral nutrient uptake, enhancing stress resistance, and improving soil structure. Although their functional importance is well recognized, they are often overlooked in urban ecological surveys. For instance, of 15,685 papers referring to mycorrhizal research published from 1990 to 2014, only 106 papers (0.68%) are related to urban areas. In addition, most of these studies focused only on preliminary assessment of mycorrhizal fungal diversity and community structure; knowledge of how these fungi are affected by urbanization and the roles they play in urban ecosystems remains relatively rare. However, mycorrhizal fungi are sensitive to various biotic and abiotic factors, and it is well documented that urbanization usually reduces their abundance and species richness, and changes their community composition. Thus, mycorrhizal fungi, especially ectomycorrhizal fungi, have potential as bioindicators of the quality of urban green-space systems. Anthropogenic activities cause many local environmental problems such as biotic homogenization, soil degradation, and pollution. Coupled with human management of landscapes, a variety of properties of urban environments are identified that may affect the survival of mycorrhizal fungi. However, given the ecological complexity of urban ecosystems, their mechanisms of action are still largely unknown. This paper first reviews the changes in mycorrhizal fungal diversity in cities, and then highlights the ecological processes and factors that may potentially affect their persistence. The subsequent discussion focuses on potential ecological benefits from mycorrhizal mutualisms. Because of its positive effect on plant nutrition and soil structure, the application of mycorrhizal technology in damaged ecosystems has been advocated. Nevertheless, because clear and comprehensive findings from field research are lacking, this technology is not available for landscape management, a field beset with many uncertainties and

基金项目: 国家自然科学基金重点项目(41430638); 城市与区域生态国家重点实验室自主项目(SKLURE2013-1-01)

收稿日期: 2014-12-10; **网络出版日期:** 2015-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: mkm@rcees.ac.cn

assumptions. Despite its promise, little work has been done on this technology, and more research is needed in the future to develop practical approaches within the context of urban landscapes. In general, knowledge of mycorrhizal fungi in cities is somewhat limited, and it is often hindered by the complexity of urban environments. A more sophisticated, systematic, and standard framework of research is needed to assess the diversity of mycorrhizal fungi in urban habitats and to clarify the impact of urbanization on their distribution and assemblages, as well as to understand the broader implications of altered fungal communities. This is of great importance in microbial resource conservation and green-space maintenance in cities.

Key Words: arbuscular mycorrhizal fungi (AMF); ectomycorrhizal fungi (ECM); diversity; human disturbance; urban green space; urbanization

城市化已成为全球性的发展趋势^[1]。城市不仅是人类物质生产、消费与废物产生的集中地^[2-3],更是生态与环境问题频发的焦点地区^[4]。城市环境污染、水体富营养化、生境破碎化、热岛效应、生物地球化学循环过程改变等一系列问题对城市生物多样性构成了严重威胁^[3, 5],直接或间接地改变了城市生物群落的组成与维持,进而影响了其在城市生态系统中的功能发挥。

菌根真菌与植物根系形成菌根(mycorrhiza)共生体的结构,使宿主植物根系得以延伸,增大了其表面积,从而有效促进了根系对土壤矿质元素及水分的吸收,同时真菌通过宿主植物获取光合作用产物^[6]。此外,菌根真菌还具有增强宿主植物抗逆性^[7]、改良土壤结构^[8-9]、促进幼苗建成^[10]等重要生态功能,对植物群落多样性及生产力的维持起着决定性作用^[11]。菌根真菌的研究起步较早,但主要针对农田生态系统^[12-14]及各类自然生态系统^[15-18],往往忽略了以人类为主导因子的城市生态系统。在 Web of Science 核心数据库中查阅 1990 - 2014 年以“mycorrhiz *”(* 为检索通配符)为主题词的文献,共检索到 15,685 篇;而同时以“urban”和“mycorrhiz *”为主题词的文献仅检索到 106 篇(2014 年 11 月 24 日)。采用 HistCite 软件^[19]对这 106 条文献记录进行分析,并根据 LCS (local citation score, 本地引用次数)最高的 23 篇文献绘制引文关系图(图 1)。通过文献图谱分析可以看出,这些文献主要分为两个研究主题,一方面是城市菌根真菌多样性、影响因素及功能应用的研究(图 1(a)),另一方面主要围绕城市垃圾作为有机肥料的添加对菌根真菌造成的影响(图 1(b),附表 1)。前者多集中于 2008 年之后,说明近些年该研究方向得到较多关注,为当前研究热点,也是本文主要的讨论内容;后者研究高峰期出现在 2000 年前后,且较重要的成果(LCS 较高)多为 20 世纪 90 年代报道。

尽管微生物具有重要的生态功能,但在城市生态系统中的相关研究长期以来为人们所忽视^[20]。菌根真菌是微生物的重要组成成分,开展城市菌根真菌的研究对城市微生物资源保存与城市绿地系统维持具有重要意义。本文以文献图谱分析结果为框架,针对城市菌根真菌的多样性变化、影响机制、功能应用等三方面进行了综述,全面揭示了城市菌根真菌的研究现状及研究的复杂性,总结了当前研究中存在的不足,并对未来研究方向进行了展望。

1 城市菌根真菌多样性变化

1.1 不同土地利用/覆盖类型上的变化

土地利用/覆盖类型变化是城市化典型特征之一,是导致城市区域气候、水文系统、生物地球化学循环、生物多样性等方面发生改变的重要驱动因子^[3]。Cousins 等^[21]采用孢子分离及诱集培养(trap culture)的方法,对美国亚利桑那州 Phoenix 城中不同土地利用类型(居民区、非居民区、农业区及沙漠地区)AM 真菌(arbuscular mycorrhizal fungi)多样性的调查发现,AM 真菌群落结构与当前土地利用类型、土地利用历史及植被类型密切相关。城市居民区及农业用地的真菌孢子密度与丰富度均低于周边沙漠地区,且城区土壤样品的 AM 真菌优势种(*Glomus microaggregatum*)不同于农业区与沙漠区的优势种(*G. eburneum*, 现已更正为 *Diversispora eburneum*)。尽管有研究表明,土壤养分(速效磷含量、C/N)是造成不同土地类型(耕地、牧场、针叶林、阔叶林)真菌群落组成差异的决定性因素^[22],但在上述 Cousins 等的研究中,AM 真菌物种丰富度与土

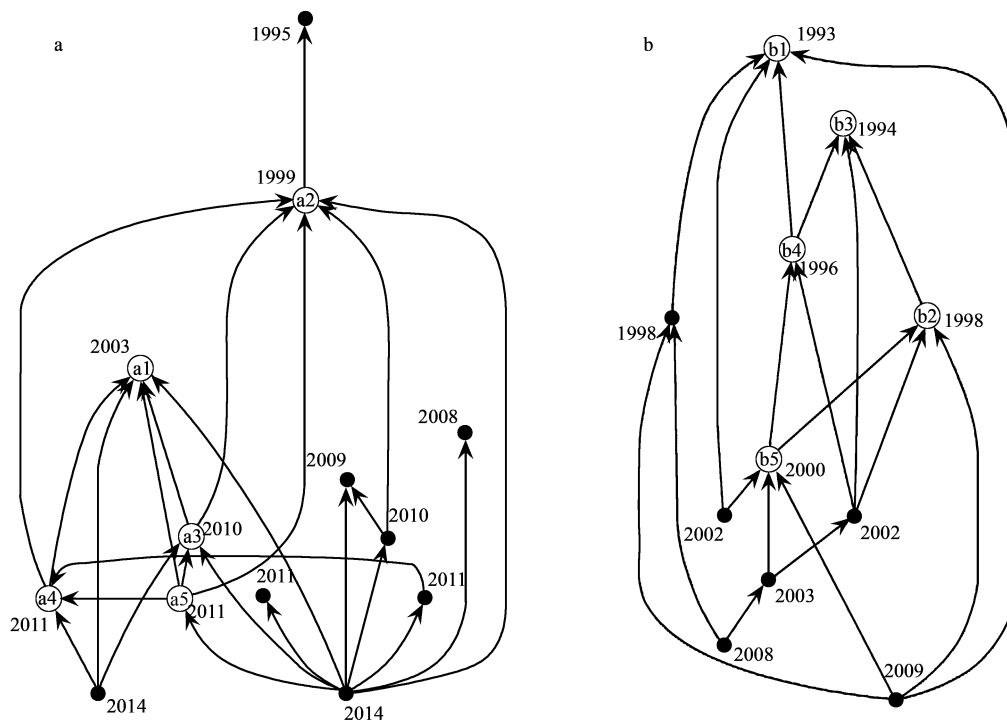


图1 基于 LCS 最高的 23 篇城市菌根真菌研究文献所绘制的引文关系图

Fig.1 Citation diagram based on top 23 LCS papers about urban mycorrhizal fungal studies

图中每个圆圈各代表一篇文献,圆圈大小与 LCS 成正比,旁边注明了该文献的出版年。圆圈之间连接的线表示文献的引用关系,箭头指向表示被引用。(a)、(b)图中的空心圆圈代表各部分 LCS 最高的前 5 篇文献

壤性质并没有表现出显著相关性。此外,唐宏亮等^[23]研究了不同土地利用类型(农田、人工草地、果园、撂荒地)对球囊霉素(glomalin)土层分布的影响,发现球囊霉素在不同土地利用类型与土层剖面之间均表现出显著差异,其中人工草地在 0 - 10cm 表土层具有最高的球囊霉素含量。球囊霉素是 AM 真菌菌丝分泌产生的一类含金属离子的糖蛋白,在调节土壤有机碳平衡、增强土壤团聚体稳定性等方面发挥着重要作用^[24],其含量变化也反映了菌根真菌生态功能的改变。

绿化用地是城市生态系统重要的土地覆盖类型之一,不仅为居民提供宜居的生存环境,同时也是城市生物主要栖息地,与生物多样性维持、资源保存及人类福祉密切相关。Lurdes 等^[25]对葡萄牙 Coimbra 市中心大型绿化用地(54.2 hm²)中三类主要植被类型(橡树林、桉树林、橄榄树林)大型真菌(macromycete)的调查发现,尽管研究区土地利用历史相似,但不同植被类型 ECM 真菌(ectomycorrhizal fungi)物种丰富度与多样性指标均具有显著差异,其中橡树林 ECM 真菌类群最为丰富。鉴于城市绿地系统的复杂性及重要生态服务功能,确立可行、可靠的生物指示种用以评估和预测其健康程度及发展水平,对城市的可持续发展、科学管理与规划具有重要意义。ECM 真菌群落结构与多样性对土地利用/覆盖类型变化较为敏感,并且有些种类产生大型子实体方便调查鉴定,因此可作为城市土地利用强度、绿地系统变化的指示种^[25-27]。

不同土地利用/覆盖类型上多样性的变化最能直接体现城市化对菌根真菌的影响。上述 Cousins 等的报道在城市菌根真菌多样性变化的研究领域具有最高的本地引用次数(LCS 值为 9,图 1(a)中的 a1),由此也说明了此类研究的重要意义,然而相关研究却鲜有报道。此外,目前研究多选择城市森林作为研究对象,往往忽视其他常见绿地类型,如道路绿地、生产绿地、居住绿地、社区公园等。这些绿地类型与城市居民生活息息相关,从土壤管理、植被建成到后期维护、使用均受到人类活动的强烈干扰,因而更能体现城市化过程的特征与影响。因此,为了更加深刻地了解城市化对菌根真菌生长状况的影响,更为普遍、典型的城市土地利用/覆盖类型上菌根真菌多样性变化的研究亟待开展。

1.2 城郊梯度上的变化

城市化过程对城市生物多样性的影响受到城市的地理位置、人口密度、历史文化、经济状况以及研究的空间尺度等因素的影响^[5]。对城市地区物种多样性直接进行调查往往受到这些复杂因素的限制,因此城市化梯度分析成为研究城市生态问题的有效手段^[28-29]。

城市地区菌根真菌多样性低于相邻郊区,城市化对菌根真菌的生长状况造成了一定威胁。Bainard 等^[30]分别对加拿大安大略省南部城区森林和郊区森林中 26 种乔木菌根真菌的侵染状态进行了研究,发现城区树木的 AM 真菌与 ECM 真菌侵染水平均显著低于郊区。Karpati 等^[31]研究表明,受城市化高度影响的地区宿主植物红橡 (*Quercus rubra*) 幼苗的 ECM 真菌侵染率及物种丰富度 (species richness) 显著低于未被干扰的森林对照区,并且 ECM 真菌的群落结构也发生了改变,城区菌根真菌多样性的降低及菌根繁殖体的减少可能会限制城市植物群落的发展,尤其是对处于演替后期的城市森林生态系统。此外,Jumpson 等^[32]利用 454 焦磷酸测序 (pyrosequencing) 的方法进一步对城区与相邻郊区生长的橡树所共生的 ECM 真菌群落的季节动态变化进行研究,发现三个不同采样期 (5 月、7 月、9 月) 城区橡树根系中 ECM 真菌的 OTU (operational taxonomic unit) 丰富度、Shannon 多样性指数及均匀度均显著低于郊区。Wiseman 等^[33]分别对城区及相邻郊区森林中的红枫 (*Acer rubrum*) 根系内的 AM 真菌侵染强度进行了研究,发现作为城市景观植物的红枫比生长于郊区森林中的红枫具有较低的 AM 真菌侵染率及较低的接种潜力 (inoculum potential)。Ochimaru 等^[34]沿城市、半郊区、郊区的梯度对常绿阔叶林中真菌群落进行了长达 4 年的调查采样,发现城市及半郊区森林斑块中 ECM 真菌物种丰富度与多样性均低于郊区。

上述研究结果一致表明,沿城郊梯度 (即城市化梯度) 菌根真菌的物种丰富度表现出下降趋势,且城区与郊区菌根真菌的群落组成不同,这意味着人为干扰频繁的城区生境与邻近相对自然的郊区环境相比,明显影响了菌根真菌的生存。然而也有研究表明,分别生长于城区与郊区环境中的景观植物马栗树 (*Aesculus hippocastanum* L.) 其细根 AM 真菌的侵染率并没有显著差异,这可能是由于该城区环境毒性效应较低或马栗树对不同土壤条件具有较强的适应性^[35]。

目前有关城市菌根真菌多样性变化的研究多侧重多样性指数及群落组成的简单描述与比较,反映菌根真菌多样性不同特征的多指标研究应当加强。同时对差异性结果多归因于“城市化过程”、“人为干扰”、“城市不利的环境条件”等,缺乏对关键影响机制的深入阐释。鉴于不同城市之间发展水平、干扰程度的差异以及研究尺度、调查方法的不同,如何准确评估城市菌根真菌多样性变化是个明显挑战,系统化、标准化、综合化的研究方法有待提出。

2 城市菌根真菌多样性的变化机制

城市建设过程中人类活动对城市景观高强度、高频率的干扰与管理造成了很多城市生态因子的改变,菌根真菌对环境变化较为敏感,这些因子的改变直接或间接地影响了菌根真菌的生长状况。史立君等^[36]对城市 AM 真菌群落结构的影响因素进行了总结,指出城市栖息地改变、外来植物引入、植被管理、植被重建与维护、土壤状况等均在一定程度上改变了 AM 真菌的侵染状态、多样性及群落结构。Newbound 等^[20]也对城市生态系统中影响真菌生存的生物与非生物因素进行了较全面综述,上述报道均提供了很好的借鉴意义。因而以下本文将侧重对各类因素对菌根真菌多样性的影响机制,产生的生态效应及未来的研究重点进行探讨。

2.1 宿主植物变化对城市菌根真菌多样性的影响

菌根真菌与宿主植物的多样性密切相关,宿主植物的多样性对菌根真菌的群落组成,产孢数量与孢子体积均有一定的影响^[37]。城市化过程导致植物物种空间组成同质化,城市植物物种丰富度的增加并不代表遗传多样性的增加,而是由适应城市环境且功能相似的物种增加所致^[38]。最新研究表明,不同生活型及不同抗逆性的宿主植物所共生的 AM 真菌群落组成不同^[39]。并有研究指出,宿主植物的选择作用会导致同种菌根真菌产生不同表型及遗传型的分化^[40]。因此城市植物同质化可能会造成宿主植物生活型、抗逆性及选择作

用等趋同,从而导致城市生态系统菌根真菌的遗传多样性降低。

由于园林绿化、观赏、农业生产等需求,城市大量引进外来植物,外来物种增加的速率甚至超过了本土植物物种灭绝的速率,从而导致城市植物种类的增加^[41]。Lothamer 等^[42]对美国曼哈顿城中常见本土景观树与外来景观树所共生的 ECM 真菌群落进行了比较,发现尽管两类宿主植物外生菌根根尖密度及侵染率没有显著差异,但外来植物较本土植物所共生的 ECM 真菌物种丰富度偏低,且偏好于宿主特异性不强的特定类群,而其他非菌根真菌的真菌类群则相对丰富。该研究结果表明,外来植物对本土菌根真菌的选择作用可能会造成城市菌根真菌某些类群的减少或丧失;同时也反映出城市背景下本土植物对当地菌根真菌资源保存的重要性。该研究结果对城市绿地建设、生物多样性保护及城市可持续发展均起到了一定的指导意义。

此外,城市植物物种丰富度的增加还表现在:城市地区多样化的地质类型维系了一系列环境高度异质性的植被斑块;城市热岛效应、降水量增加等中度干扰促进了植物类群的丰富^[43-44]。这些生态现象对菌根真菌的群落组成及多样性有哪些影响,是有利的还是有害的,对城市的发展与建设有哪些指导意义,在今后的研究中均应予以关注。

2.2 土壤性质变化对城市菌根真菌多样性的影响

城市生态系统中,市政建设、城市交通、土地利用类型变化等对城市土壤造成了严重干扰,导致城市土壤在物理、化学、生物特性及养分循环等方面发生了变化^[45-46]。城市土壤的主要问题包括:地表广泛封闭、土壤压实与板结、碱性增强、养分富集、微生物群体结构改变、土壤结构严重毁坏、土壤质量退化等^[47-48]。此外,大量非自然物质如建筑废弃物、煤渣等的加入,导致城市土壤质地粗化,砂粒含量增加^[49],而土壤质地的不同对菌根真菌侵染率、孢子密度、侵染强度等均具有一定影响^[50]。不同的土壤类型、土层深度、土地利用强度及土壤环境(包括土壤水分、温度、pH、营养状况)等还对菌根真菌的孢子分布、菌根结构的形成及物种丰富度均具有显著影响^[12, 18, 51]。城市土壤质量的普遍下降,致使菌根真菌的生存环境遭到恶化,改变了菌根真菌的分布情况,进而影响其功能发挥。以城市土壤压实为例,压实导致土壤容重增加、孔隙度降低、土壤结构遭到破坏,从而影响到植物生长、微生物活动及溶质运移等过程,产生了一系列负面的环境效应^[52]。研究表明,土壤紧实度增加对菌根结构的形成具有显著抑制作用,并降低了宿主植物根系对 P 的吸收,从而导致菌根生长效应下降^[53-55]。

此外,城市土壤发生的一系列不可逆变化对城市绿地植被也造成了一定影响,间接干扰了宿主植物-菌根真菌之间的共生关系。人类活动导致的土壤胁迫对菌根植物造成的初级影响,使分配到地下菌根真菌的光合产物发生改变,进而对共生结构造成次级影响^[56]。

2.3 污染对城市菌根真菌多样性的影响

城市垃圾与城市污水污泥是城市化进程中不可避免的产物,由于其中含有丰富的氮、磷、钾等营养元素,因而作为肥料广泛地应用于城市园林绿化、城市造林、农作物及牧草种植等活动中。尽管经过了一系列复杂的物理、化学、生物方法的处理,城市垃圾及污水污泥中仍含有较高水平的重金属及病原体等毒害物质,具有较高的病理与环境风险^[57]。研究表明,将城市垃圾作为有机肥料添加到土壤中能显著降低 AM 真菌的孢子数、根系侵染率、具侵染性繁殖体等^[58-59]。值得注意的是,这种负效应的产生不仅可能来自重金属的毒害作用,也可能是由于肥料中较高的 P 含量对菌根真菌产生了抑制作用^[60]。

目前,有关污染对菌根真菌群落多样性及生理结构的影响已有大量的报道,几乎涉及了所有污染物的种类,包括各种重金属污染物、化学污染物、氮沉降、硫沉降、酸沉降、臭氧等。从目前研究来看,基本上所有的污染物对菌根真菌都具有显著的负效应^[51, 61],如导致菌丝生物量及侵染力下降、物种丰富度降低、繁殖体密度减少、生理结构发生改变等^[62-64]。

但部分结果表明,某些浓度水平下的污染物对菌根真菌无显著影响甚至有促进作用。如 Val 等^[65]研究表明,中度重金属污染水平的土壤(每年 100 m³/hm²及每年 300 m³/hm²低重金属含量的污泥施加量)中,AM 真菌物种丰富度及 Shannon 多样性指数均显著高于对照组(无污泥添加)。而分别在大田试验与温室试验中

研究硫酸铵对菌根真菌的影响,随污染物浓度升高,同一宿主植物的菌根真菌侵染率则表现出了不同的变化趋势^[66]。此类研究结果的差异往往与所选用污染物的形态、处理浓度、处理时间、处理方式及所研究的菌根真菌种类等因素密切相关。

总而言之,大量相关研究结果为评估城市污染对菌根真菌的影响提供了重要参考,其中多数研究为小尺度上的控制试验。Louise 等^[67]调查了因车辆排放所造成的氮沉降梯度上 AM 真菌的分布情况,发现氮素富集不仅显著降低了 AM 真菌的物种丰富度,而且导致生产大孢子的 *Scutellospora* 与 *Gigaspora* 种类被生产小孢子的 *Glomus* 种类所替代,从而降低了 AM 真菌群落的功能多样性。由此作者指出 AM 真菌可作为氮素营养化的指示物种。类似建立在区域尺度上,针对特定城市所开展的研究鲜有报道,由于各城市间污染情况差别很大,此类调查对当地菌根真菌资源的保存具有重要意义,今后应重视具有研究区区域特色的研究,真正为城市发展而服务。

2.4 绿地管理对城市菌根真菌多样性的影响

城市绿地是城市生态系统的重要组成部分,具有降温增湿、净化空气、美化环境、维持生物多样性等重要生态服务功能^[68],因而往往受到人们的密集管理与维护。研究表明,城市绿地的施肥管理在提高土壤肥力的同时,降低了菌根真菌的侵染水平及孢子产率,进而降低了城市绿化植物对菌根真菌的依赖性^[69]。Martin 等^[70]研究表明,频繁修剪抑制了德州鼠尾草 (Texas sage) 根系的 AM 真菌侵染强度,却提高了夹竹桃 (oleander) 根系 AM 真菌的侵染强度。Koske 等^[71]研究结果显示,定期进行施肥、灌溉、杂草防除、修剪等养护措施的草坪草与缺乏这些常规管理的草坪草相比,具有更高的 AM 真菌孢子产率和多样性。可见,不同人工管护措施对菌根真菌的影响不同,宿主植物的特性可能对菌根真菌的响应也起着一定的作用。鉴于菌根真菌对城市绿地健康与生产力的积极意义,城市绿地管理对菌根真菌多样性的干扰机制、干扰程度及由此带来的生态效应有待进一步研究。

综上所述,城市生态系统的复杂性增大了探究城市菌根真菌多样性影响机制的难度。今后研究应从以下两方面予以加强:(1)单因子作用机制的深入化。目前研究多限于对照试验所观察到的现象描述,各影响因子对菌根真菌的作用机理尚不清楚,应积极运用分子、同位素标记等先进手段,从不同尺度、不同层次上揭示各因子的作用机制^[72];(2)多因子作用机制的综合化。菌根真菌与宿主植物、各种环境因子及其他生物等密切相关,城市生态系统中这些因素的任何扰动都会影响到菌根真菌的生存状态、繁殖体的传播与定植,继而导致其多样性及群落结构发生变化,如 Baxter 等^[73]认为城区与郊区森林 ECM 真菌群落结构、侵染率及物种丰富度的差异可能与蚯蚓活动、N 沉降、土壤重金属等多方面因素有关。因而在城市菌根生态学的研究中应根据研究区实际情况,综合考虑多类影响因素,否则将难以对研究结果做出很好的解释。

3 城市菌根真菌的功能应用

城市地区土壤结构改变、土壤质量退化等现象普遍存在,严重影响了园林植物的生长发育。菌根真菌能够提高土壤团聚体的稳定性,减少和抑制土传病原菌^[74];并且直径较小的菌丝比植物细根更容易穿过土壤小空隙而获得更多的养分及空气,从而减轻土壤压实效应^[75]。因此菌根真菌可有效提高城市土壤质量,缓解对城市植物的负面作用。例如城市荒地进行草地恢复时,土壤 pH、石块含量等不利因素显著降低了目标植物的物种丰富度,但对经菌根接种的目标植物无显著影响^[76]。此外,菌根真菌对 Cu、Zn、Cd、Pb、Hg、Ni、Mn 等多种重金属具有耐受性,能够减轻重金属对植物的毒害作用^[77];同时可降解多种有机污染物,如多卤化联苯、多环芳烃、甲苯、四氯乙烯等^[78]。因此,在污染严重的城市地区有选择地进行菌根植物培植具有广阔的应用前景。实际上,利用菌根生物修复技术针对土壤重金属污染、有机物污染、放射性污染及贫瘠化、盐碱化、荒漠化、酸化等各类退化土壤生态系统的研究已有大量报道,多数得到明显修复效果^[79]。尽管部分作用机理尚不明确,但这些结果为城市土壤污染的菌根修复提供了重要依据。

生长在城市地区的植物常常遭受着生物与非生物等多种因子的胁迫,如污染、机械损伤、高盐、干旱、树冠

与根系生长空间的限制等^[80]。菌根真菌可促进植物对土壤养分及水分的吸收,增强植物对逆境的抵抗能力,因此对城市植物的生长、健康状态及生产力均起着至关重要的作用。Charest 等研究表明,在 P 缺失或供应不足的情况下,AM 真菌可显著提高草坪草的地上生物量,菌根共生关系的建立具有减少肥料施用量的潜在应用价值^[81]。城市道路无机融雪剂的大量使用引发土壤 Na^+ 、 Cl^- 浓度急剧增加,致使城市绿化植物吸收后造成盐害胁迫而枯死,ECM 真菌能显著降低 Na^+ 在植物体内的积累,提高植物的抗盐能力,因此菌根共生关系的建立对城市植物具有重要意义^[75]。

值得注意的是,尽管菌根真菌接种技术具有较大的应用潜力,但目前这项技术并没有实际应用于城市的景观管理中。Findlay 和 Kendle^[82]认为,这主要是由于太多不确定性因素导致菌根共生体没有发挥促进作用甚至表现出负效应:(1)城市地区普遍存在的干旱等胁迫导致植株呼吸消耗的碳水化合物量超过了光合作用产生的量,从而造成植株体内碳水化合物的缺乏,影响了菌根共生体的作用;(2)土壤中有充足的养分供应,从而掩盖或抑制了菌根真菌的作用;(3)自然状态下,菌根真菌对植株的侵染强度已经很高,人为接种的作用不明显;(4)人工接种技术不成熟,只有少数真菌种类实现了商业化;(5)极端 pH、水涝、厌氧条件及杀菌剂的广泛应用,导致菌根真菌无法存活。此外还可能是由于接种的菌根真菌并非本地种,因而不能很好地适应当地环境,或被接种的植物并不能与真菌形成有效的互惠共生关系,因而选用从应用区城市直接分离获得、具有优良性能的菌根真菌接种物(孢子、菌丝)作为菌剂是一种高效、经济、可行的方法^[83]。

由此可见,生态功能多样化使菌根真菌在城市地区具有较大的应用价值。除此之外,还应重视城市生态系统中菌根真菌特殊功能群的研究。尽管菌根真菌对宿主植物的选择具有广谱性,但地理上邻近的不同生境中菌根真菌多样性也具有较大差异,这通常是由于不同生存环境对菌根真菌具有过滤的作用。例如农业用地中,产孢率高且孢子侵染力强的菌根真菌种类往往作为优势种群^[84]。因此,独特的城市生境中可能也生存着某些功能特殊的菌根真菌类群,比如对重金属或环境变化具有较强抵抗能力的种类可能会相对丰富。而这些独特的功能群在城市生态系统中发挥着重要的生态作用,具有重大的研究意义。

4 研究展望

多样性变化是反映城市化过程对菌根真菌影响最为直观的表征,是揭示城市菌根真菌变化机制与功能应用的基础,目前仍受到较多研究者的关注。但这类研究往往受限于城市生态系统的复杂性而存在评估指标简单化、研究层次单一化等问题,系统、综合、标准的研究体系亟待建立。由于各城市之间发展历史、经济水平、环境背景等方面的巨大差异,今后还应加强研究区生态现象的典型性及生态问题的针对性,并积极采用一些新视角、新技术以深化对城市菌根真菌多样性变化的研究与理解。

人类活动所带来的干扰无处不在,形式多样,城市地区菌根真菌的生长与分布不仅受当下各种生态因子的影响,同时还与土地利用历史密切相关^[21,31]。因此仅关注宿主植物、土壤营养、气候因子等环境指标是远远不够的,必须同时结合研究区典型的生态现象与生态问题,包括城市化水平、污染状况、当前与过去的土地管理情况等。例如,北京市土壤重金属的含量与街道环路布局有关,而多环芳烃化合物(polycyclic aromatic hydrocarbons, PAHs)的分布主要受到工厂点源的影响^[85],若只考虑污染因素,这种空间分布特征对菌根真菌的分布起着决定性的作用。此外,城市热岛效应、地表硬化、中水灌溉、城市地表径流增大等是城市地区普遍存在的生态问题,它们均在一定程度上改变了城市的局地气候及局部水文循环,这些城市典型性生态过程对菌根真菌多样性有哪些影响目前未见报道。但只有从这些研究入手,才能更加深刻地理解城市化过程对菌根共生关系的影响。

一些新视角、新技术的应用也有助于加深对城市菌根共生关系及菌根真菌多样性的认识。例如, Jacquemyn 等^[86]与 Navarro 等^[87]近些年的研究,分别从系统发育及植物群落的角度构建了宿主植物-AM 真菌共生网络,并揭示了嵌套性(nestedness)结构的存在。同样也可以通过网络分析来模拟与预测在人为干扰强烈的城市环境中植物与菌根真菌之间的共生关系是变得更加脆弱还是抗性更强^[88]。此外,近些年来第二代

高通量测序技术的快速发展为环境样品微生物多样性的研究掀开了新的篇章,利用这些测序手段,各种土壤、水体、沉积物、消化道内容物、粪便等环境样品中的微生物群落得以更深层次的研究^[89]。Öpik 等^[15]于 2009 年首次将 454 焦磷酸测序技术应用于 AM 真菌多样性的研究中,发现了较传统克隆测序技术更为丰富的真菌类群。Jumpponen 等^[32]2010 年首次将该项技术应用于城市菌根真菌多样性的研究中。随着高通量测序平台的升级、测序成本的降低及数据产出质量的优化,该技术的应用将成为未来研究的主流方法。

多样性的变化机制及功能应用是城市菌根真菌研究的重要内容与最终目标,但目前几乎处于停滞状态,城市生态系统的复杂性同样成为此类研究的瓶颈。在野外直接开展更为精巧、细致的试验可能会成为未来的研究突破。

总而言之,鉴于城市生态系统的复杂性,城市菌根真菌的研究充满了挑战,更为系统化且具城市生态特色的研究亟待开展,这样才能深刻认识城市化过程对菌根真菌生长状况的影响,准确了解城市背景下植物-菌根真菌共生关系的变化,从而真正地为城市菌根真菌多样性的保存与应用,为城市的绿地建设与维护提供理论基础。

致谢: 本文章得到了中国科学院生态环境研究中心曲来叶、张育新、张霜等老师及中国科学院植物研究所陈永亮老师的热心帮助与指导,特此致谢。

参考文献 (References):

- [1] Angel S, Sheppard S C, Civco D L, Buckley R, Chabaeva A, Gitlin L, Kraley A, Parent J, Perlin M. The Dynamics of Global Urban Expansion. Washington D C: World Bank, 2005: 1-11.
- [2] Ash C, Jasny B R, Roberts L, Stone R, Sugden A M. Reimagining cities. *Science*, 2008, 319(5864): 739-739.
- [3] Grimm N B, Faeth S H, Golubiewski N E, Redman C L, Wu J G, Bai X M, Briggs J M. Global change and the ecology of cities. *Science*, 2008, 319(5864): 756-760.
- [4] Pickett S T A, Cadenasso M L, Grove J M, Nilon C H, Pouyat R V, Zipperer W C, Costanza R. Urban ecological systems: linking terrestrial ecological, physical, and socioeconomic components of metropolitan areas. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2001, 32: 127-157.
- [5] McKinney M L. Effects of urbanization on species richness: a review of plants and animals. *Urban Ecosystems*, 2008, 11(2): 161-176.
- [6] Smith S E, Read D J. *Mycorrhizal Symbiosis*. 2nd ed. San Diego, London: Academic Press, 1997.
- [7] Augé R M. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza*, 2001, 11(1): 3-42.
- [8] Piotrowski J S, Denich T, Klironomos J N, Graham J M, Rillig M C. The effects of arbuscular mycorrhizas on soil aggregation depend on the interaction between plant and fungal species. *New Phytologist*, 2004, 164(2): 365-373.
- [9] Rillig M C, Mummey D L. Mycorrhizas and soil structure. *New Phytologist*, 2006, 171(1): 41-53.
- [10] van der Heijden M G A. Arbuscular mycorrhizal fungi as support systems for seedling establishment in grassland. *Ecology Letters*, 2004, 7(4): 293-303.
- [11] van der Heijden M G A, Klironomos J N, Ursic M, Moutoglou P, Streitwolf-Engel R, Boller T, Wiemken A, Sanders I R. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, 1998, 396(6706): 69-72.
- [12] Oehl F, Sieverding E, Ineichen K, Ris E -A, Boller T, Wiemken A. Community structure of arbuscular mycorrhizal fungi at different soil depths in extensively and intensively managed agroecosystems. *New Phytologist*, 2005, 165(1): 273-283.
- [13] Douds Jr D D, Millner P D. Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 1999, 74(1/3): 77-93.
- [14] Verbruggen E, van der Heijden M G A, Weedon J T, Kowalchuk G A, Rölting W F M. Community assembly, species richness and nestedness of arbuscular mycorrhizal fungi in agricultural soils. *Molecular Ecology*, 2012, 21(10): 2341-2353.
- [15] Öpik M, Metsis M, Daniell T J, Zobel M, Moora M. Large-scale parallel 454 sequencing reveals host ecological group specificity of arbuscular mycorrhizal fungi in a boreonemoral forest. *New Phytologist*, 2009, 184(2): 424-437.
- [16] Santos-González J C, Finlay R D, Tehler A. Seasonal dynamics of arbuscular mycorrhizal fungal communities in roots in a seminatural grassland. *Applied and Environmental Microbiology*, 2007, 73(17): 5613-5623.
- [17] Bohrer K E, Friese C F, Amon J P. Seasonal dynamics of arbuscular mycorrhizal fungi in differing wetland habitats. *Mycorrhiza*, 2004, 14(5): 329-337.

- [18] Oehl F, Laczko E, Bogenrieder A, Stahr K, Bösch R, van der Heijden M, Sieverding E. Soil type and land use intensity determine the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(5): 724-738.
- [19] Garfield E. From the science of science to Scientometrics visualizing the history of science with *HistCite* software. *Journal of Informetrics*, 2009, 3(3): 173-179.
- [20] Newbound M, McCarthy M A, Lebel T. Fungi and the urban environment: A review. *Landscape and Urban Planning*, 2010, 96(3): 138-145.
- [21] Cousins J R, Hope D, Gries C, Stutz J C. Preliminary assessment of arbuscular mycorrhizal fungal diversity and community structure in an urban ecosystem. *Mycorrhiza*, 2003, 13(6): 319-326.
- [22] Lauber C L, Strickland M S, Bradford M A, Fierer N. The influence of soil properties on the structure of bacterial and fungal communities across land-use types. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40(9): 2407-2415.
- [23] 唐宏亮, 刘龙, 王莉, 巴超杰. 土地利用方式对球囊霉素土层分布的影响. *中国生态农业学报*, 2009, 17(6): 1137-1142.
- [24] 田慧, 刘晓蕾, 盖京苹, 张俊伶, 李晓林. 球囊霉素及其作用研究进展. *土壤通报*, 2009, 40(5): 1215-1220.
- [25] Barrico L, Azul A M, Morais M C, Coutinho A P, Freitas H, Castro P. Biodiversity in urban ecosystems: plants and macromycetes as indicators for conservation planning in the city of Coimbra (Portugal). *Landscape and Urban Planning*, 2012, 106(1): 88-102.
- [26] Azul A M, Sousa J P, Agerer R, Martín M P, Freitas H. Land use practices and ectomycorrhizal fungal communities from oak woodlands dominated by *Quercus suber* L. considering drought scenarios. *Mycorrhiza*, 2010, 20(2): 73-88.
- [27] Azul A M, Castro P, Sousa J P, Freitas H. Diversity and fruiting patterns of ectomycorrhizal and saprobic fungi as indicators of land-use severity in managed woodlands dominated by *Quercus suber*-a case study from southern Portugal. *Canadian Journal of Forest Research*, 2009, 39(12): 2404-2417.
- [28] McDonnell M J, Pickett S T A. Ecosystem structure and function along urban-rural gradients: an unexploited opportunity for ecology. *Ecology*, 1990, 71(4): 1232-1237.
- [29] McDonnell M J, Hahs A K. The use of gradient analysis studies in advancing our understanding of the ecology of urbanizing landscapes: current status and future directions. *Landscape Ecology*, 2008, 23(10): 1143-1155.
- [30] Bainard L D, Klironomos J N, Gordon A M. The mycorrhizal status and colonization of 26 tree species growing in urban and rural environments. *Mycorrhiza*, 2011, 21(2): 91-96.
- [31] Karpati A S, Handel S N, Dighton J, Horton T R. *Quercus rubra*-associated ectomycorrhizal fungal communities of disturbed urban sites and mature forests. *Mycorrhiza*, 2011, 21(6): 537-547.
- [32] Jumpponen A, Jones K L, Mattox J D, Yaeger C. Massively parallel 454-sequencing of fungal communities in *Quercus* spp. ectomycorrhizas indicates seasonal dynamics in urban and rural sites. *Molecular Ecology*, 2010, 19(Suppl 1): 41-53.
- [33] Wiseman P E, Wells C. Soil inoculum potential and arbuscular mycorrhizal colonization of *Acer rubrum* in forested and developed landscapes. *Journal of Arboriculture*, 2005, 31(6): 296-302.
- [34] Ochimaru T, Fukuda K. Changes in fungal communities in evergreen broad-leaved forests across a gradient of urban to rural areas in Japan. *Canadian Journal of Forest Research*, 2007, 37(2): 247-258.
- [35] Karliński L, Jagodziński A M, Leski T, Butkiewicz P, Brosz M, Rudawska M. Fine root parameters and mycorrhizal colonization of horse chestnut trees (*Aesculus hippocastanum* L.) in urban and rural environments. *Landscape and Urban Planning*, 2014, 127: 154-163.
- [36] 史立君, 刁志凯, 刘润进. 城市生态系统中 AM 真菌侵染与群落结构特征. *应用生态学报*, 2011, 22(7): 1939-1943.
- [37] Burrows R L, Pflieger F L. Arbuscular mycorrhizal fungi respond to increasing plant diversity. *Canadian Journal of Botany*, 2002, 80(2): 120-130.
- [38] Knapp S, Kühn I, Schweiger O, Klotz S. Challenging urban species diversity: contrasting phylogenetic patterns across plant functional groups in Germany. *Ecology Letters*, 2008, 11(10): 1054-1064.
- [39] Guo X H, Gong J. Differential effects of abiotic factors and host plant traits on diversity and community composition of root-colonizing arbuscular mycorrhizal fungi in a salt-stressed ecosystem. *Mycorrhiza*, 2014, 24(2): 79-94.
- [40] 唐明, 陈辉, 高延锋. 5 种林木的 11 个丛枝菌根菌株分子遗传初步研究. *林业科学*, 2006, 42(1): 126-128.
- [41] McKinney M L. Do human activities raise species richness? Contrasting patterns in United States plants and fishes. *Global Ecology and Biogeography*, 2002, 11(4): 343-348.
- [42] Lothamer K, Brown S P, Mattox J D, Jumpponen A. Comparison of root-associated communities of native and non-native ectomycorrhizal hosts in an urban landscape. *Mycorrhiza*, 2014, 24(4): 267-280.
- [43] Kent M, Stevens R A, Zhang L. Urban plant ecology patterns and processes: a case study of the flora of the City of Plymouth, Devon, U. K.. *Journal of Biogeography*, 1999, 26(6): 1281-1298.
- [44] Kühn I, Brandl R, Klotz S. The flora of German cities is naturally species rich. *Evolutionary Ecology Research*, 2004, 6(5): 749-764.
- [45] Scharenbroch B C, Lloyd J E, Johnson-Maynard J L. Distinguishing urban soils with physical, chemical, and biological properties. *Pedobiologia*,

- 2005, 49(4): 283-296.
- [46] Kaye J P, Groffman P M, Grimm N B, Baker L A, Pouyat R V. A distinct urban biogeochemistry?. *Trends in Ecology & Evolution*, 2006, 21(4): 192-199.
- [47] 卢琰, 龚子同, 张甘霖. 城市土壤的特性及其管理. *土壤与环境*, 2002, 11(2): 206-209.
- [48] 张甘霖, 朱永官, 傅伯杰. 城市土壤质量演变及其生态环境效应. *生态学报*, 2003, 23(3): 539-546.
- [49] 吴新民, 潘根兴, 姜海洋, 居玉芬. 南京城市土壤的特性与重金属污染的研究. *生态环境*, 2003, 12(1): 19-23.
- [50] 蔡晓布, 钱成, 彭岳林, 冯固, 盖京平. 环境因子对西藏高原草地植物丛枝菌根真菌的影响. *应用生态学报*, 2005, 16(5): 859-864.
- [51] Entry J A, Rygiewicz P T, Watrud L S, Donnelly P K. Influence of adverse soil conditions on the formation and function of *Arbuscular mycorrhizas*. *Advances in Environmental Research*, 2002, 7(1): 123-138.
- [52] 杨金玲, 汪景宽, 张甘霖. 城市土壤的压实退化及其环境效应. *土壤通报*, 2004, 35(6): 688-694.
- [53] Nadian H, Smith S E, Alston A M, Murray R S. Effects of soil compaction on plant growth phosphorus uptake and morphological characteristics of vesicular-arbuscular mycorrhizal colonization of *Trifolium subterraneum*. *New Phytologist*, 1997, 135(2): 303-311.
- [54] Nadian H, Smith S E, Alston A M, Murray R S, Siebert B D. Effects of soil compaction on phosphorus uptake and growth of *Trifolium subterraneum* colonized by four species of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 1998, 140(1): 155-165.
- [55] Entry J A, Reeves D W, Mudd E, Lee W J, Guertel E, Raper R L. Influence of compaction from wheel traffic and tillage on arbuscular mycorrhizae infection and nutrient uptake by *Zea mays*. *Plant and Soil*, 1996, 180(1): 139-146.
- [56] Andersen C P, Rygiewicz P T. Stress interactions and mycorrhizal plant response: understanding carbon allocation priorities. *Environmental Pollution*, 1991, 73(3/4): 217-244.
- [57] Cabaret J, Geerts S, Madeline M, Ballandonne C, Barbier D. The use of urban sewage sludge on pastures: the cysticercosis threat. *Veterinary Research*, 2002, 33(5): 575-597.
- [58] S3niz M J, Taboada-Castro M T, Vilari3o A. Growth, mineral nutrition and mycorrhizal colonization of red clover and cucumber plants grown in a soil amended with composted urban wastes. *Plant and Soil*, 1998, 205(1): 85-92.
- [59] Roldan A, Albaladejo J. Vesicular-arbuscular mycorrhiza (VAM) fungal populations in a xeric torriorthent receiving urban refuse. *Soil Biology and Biochemistry*, 1993, 25(4): 451-456.
- [60] Weissenhorn I, Mench M, Leyval C. Bioavailability of heavy metals and arbuscular mycorrhiza in a sewage-sludge-amended sandy soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 1995, 27(3): 287-296.
- [61] Cairney J W G, Meharg A A. Influences of anthropogenic pollution on mycorrhizal fungal communities. *Environmental Pollution*, 1999, 106(2): 169-182.
- [62] K3r3n O, Nylund J -E. Effects of ammonium sulphate on the community structure and biomass of ectomycorrhizal fungi in a Norway spruce stand in southwestern Sweden. *Canadian Journal of Botany*, 1997, 75(10): 1628-1642.
- [63] Wang S G, Feng Z Z, Wang X K, Gong W L. Arbuscular mycorrhizal fungi alter the response of growth and nutrient uptake of snap bean (*Phaseolus vulgaris* L.) to O₃. *Journal of Environmental Sciences*, 2011, 23(6): 968-974.
- [64] Verdin A, Sahraoui A L H, Fontaine J, Grandmougin-Ferjani A, Durand R. Effects of anthracene on development of an arbuscular mycorrhizal fungus and contribution of the symbiotic association to pollutant dissipation. *Mycorrhiza*, 2006, 16(6): 397-405.
- [65] del Val C, Barea J M, Azc3n-Aguilar C. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungus populations in heavy-metal-contaminated soils. *Applied and Environmental Microbiology*, 1999, 65(2): 718-723.
- [66] Heijne B, Hofstra J J, Heil G W, Van Dam D, Bobbink R. Effect of the air pollution component ammonium sulphate on the VAM infection rate of three heathland species. *Plant and Soil*, 1992, 144(1): 1-12.
- [67] Egerton-Warburton L M, Allen E B. Shifts in arbuscular mycorrhizal communities along an anthropogenic nitrogen deposition gradient. *Ecological Applications*, 2000, 10(2): 484-496.
- [68] Bolund P, Hunhammar S. Ecosystem services in urban areas. *Ecological Economics*, 1999, 29(2): 293-301.
- [69] van der Heijden M G A, Horton T R. Socialism in soil? The importance of mycorrhizal fungal networks for facilitation in natural ecosystems. *Journal of Ecology*, 2009, 97(6): 1139-1150.
- [70] Martin C A, Whitcomb S A, Stutz J C. Effects of frequent shearing on root growth and mycorrhizal colonization of two landscape shrubs. *HortScience*, 2010, 45(10): 1573-1576.
- [71] Koske R E, Gemma J N, Jackson N. Mycorrhizal fungi associated with three species of turfgrass. *Canadian Journal of Botany*, 1997, 75(2): 320-332.
- [72] Simard S W, Perry D A, Jones M D, Myrold D D, Durall D M, Molina R. Net transfer of carbon between ectomycorrhizal tree species in the field. *Nature*, 1997, 388(6642): 579-582.

- [73] Baxter J W, Pickett S T A, Carreiro M M, Dighton J. Ectomycorrhizal diversity and community structure in oak forest stands exposed to contrasting anthropogenic impacts. *Canadian Journal of Botany*, 1999, 77(6): 771-782.
- [74] 梁宇, 郭良栋, 马克平. 菌根真菌在生态系统中的作用. *植物生态学报*, 2002, 26(6): 739-745.
- [75] Polanco M C, Zwiazek J J, Voicu M C. Responses of ectomycorrhizal American elm (*Ulmus americana*) seedlings to salinity and soil compaction. *Plant and Soil*, 2008, 308(1/2): 189-200.
- [76] Fischer L K, von der Lippe M, Rillig M C, Kowarik I. Creating novel urban grasslands by reintroducing native species in wasteland vegetation. *Biological Conservation*, 2013, 159: 119-126.
- [77] 廖继佩, 林先贵, 曹志洪. 内外生菌根真菌对重金属的耐受性及机理. *土壤*, 2003, 35(5): 370-377.
- [78] Meharg A A, Cairney J W G. Ectomycorrhizas—extending the capabilities of rhizosphere remediation?. *Soil Biology and Biochemistry*, 2000, 32(11-12): 1475-1484.
- [79] 王发园, 林先贵, 周健民. 丛枝菌根与土壤修复. *土壤*, 2004, 36(3): 251-257.
- [80] Alzetta C, Scattolin L, Scopel C, Accordi S M. The ectomycorrhizal community in urban linden trees and its relationship with soil properties. *Trees*, 2012, 26(3): 715-767.
- [81] Charest C, Clark G, Dalpé Y. The impact of arbuscular mycorrhizae and phosphorus status on growth of two turfgrass species. *Journal of Turfgrass Management*, 1997, 2(3): 1-14.
- [82] Findlay C M, Kendle A D. Towards a mycorrhizal application decision model for landscape management. *Landscape and Urban Planning*, 2001, 56(3/4): 149-160.
- [83] Fini A, Frangi P, Amoroso G, Piatti R, Faoro M, Bellasio C, Ferrini F. Effect of controlled inoculation with specific mycorrhizal fungi from the urban environment on growth and physiology of containerized shade tree species growing under different water regimes. *Mycorrhiza*, 2011, 21(8): 703-719.
- [84] Helgason T, Daniell T J, Husband R, Fitter A H, Young J P W. Ploughing up the wood-wide web?. *Nature*, 1998, 394(6692): 431-431.
- [85] Peng C, Ouyang Z Y, Wang M E, Chen W P, Jiao W T. Vegetative cover and PAHs accumulation in soils of urban green space. *Environmental Pollution*, 2012, 161: 36-42.
- [86] Jacquemyn H, Honnay O, Cammue B P A, Brys R, Lievens B. Low specificity and nested subset structure characterize mycorrhizal associations in five closely related species of the genus *Orchis*. *Molecular Ecology*, 2010, 19(18): 4086-4095.
- [87] Montesinos-Navarro A, Segarra-Moragues J G, Valiente-Banuet A, Verdú M. The network structure of plant-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 2012, 194(2): 536-547.
- [88] Albert R, Jeong H, Barabási A L. Error and attack tolerance of complex networks. *Nature*, 2000, 406(6794): 378-382.
- [89] Shokralla S, Spall J L, Gibson J F, Hajibabaei M. Next-generation sequencing technologies for environmental DNA research. *Molecular Ecology*, 2012, 21(8): 1794-1805.

附表 1 引文关系图中两个研究主题分别所对应的文献

Table S1 Papers corresponding respectively to the two research topics revealed by the citation diagram

研究主题 Research topic	编号 Identifier	出版年 Publication year	作者 Authors	题目 Title	LCS
城市菌根真菌多样性、影响因素及功能应用 Diversity, influencing factors, functions and applications of mycorrhizal fungi in urban ecosystems	a1	2003	Cousins <i>et al.</i>	Preliminary assessment of arbuscular mycorrhizal fungal diversity and community structure in an urban ecosystem	9
	a2	1999	Baxter <i>et al.</i>	Ectomycorrhizal diversity and community structure in oak forest stands exposed to contrasting anthropogenic impacts	7
	a3	2010	Newbound <i>et al.</i>	Fungi and the urban environment: a review	6
	a4	2011	Bainard <i>et al.</i>	The mycorrhizal status and colonization of 26 tree species growing in urban and rural environments	5
	a5	2011	Karpati <i>et al.</i>	<i>Quercus rubra</i> -associated ectomycorrhizal fungal communities of disturbed urban sites and mature forests	3
	—	1995	Markkola <i>et al.</i>	Estimates of fungal biomass in Scots pine stands on an urban pollution gradient	3
	—	2008	Polanco <i>et al.</i>	Responses of ectomycorrhizal American elm (<i>Ulmus americana</i>) seedlings to salinity and soil compaction	2

续表

研究主题 Research topic	编号 Identifier	出版年 Publication year	作者 Authors	题目 Title	LCS
	—	2009	Jumpponen <i>et al.</i>	Massively parallel 454 sequencing indicates hyperdiverse fungal communities in temperate <i>Quercus macrocarpa</i> phyllosphere	2
	—	2010	Jumpponen <i>et al.</i>	Massively parallel 454-sequencing of fungal communities in <i>Quercus</i> spp. ectomycorrhizas indicates seasonal dynamics in urban and rural sites	2
	—	2011	Fini <i>et al.</i>	Effect of controlled inoculation with specific mycorrhizal fungi from the urban environment on growth and physiology of containerized shade tree species growing under different water regimes	2
	—	2011	Schaefer <i>et al.</i>	Remembering our roots: A possible connection between loss of ecological memory, alien invasions and ecological restoration	2
	—	2014	Lothamer <i>et al.</i>	Comparison of root-associated communities of native and non-native ectomycorrhizal hosts in an urban landscape	1
	—	2014	Karliński <i>et al.</i>	Fine root parameters and mycorrhizal colonization of horse chestnut trees (<i>Aesculus hippocastanum</i> L.) in urban and rural environments	1
城市垃圾作为有机肥料的添加对菌根真菌造成的影响	b1	1993	Roldan <i>et al.</i>	Vesicular-arbuscular mycorrhiza (VAM) fungal populations in a xeric torriorthent receiving urban refuse	8
Effects on mycorrhizal fungi of organic amendment of urban refuse	b2	1998	Querejeta <i>et al.</i>	The role of mycorrhizae, site preparation, and organic amendment in the afforestation of a semi-arid Mediterranean site with <i>Pinus halepensis</i>	6
	b3	1994	Roldan <i>et al.</i>	Effect of mycorrhizal inoculation and soil restoration on the growth of <i>Pinus halepensis</i> seedlings in a semiarid soil	5
	b4	1996	Roldan <i>et al.</i>	Growth response of <i>Pinus halepensis</i> to inoculation with <i>Pisolithus arhizus</i> in a terraced rangeland amended with urban refuse	5
	b5	2000	Garcia <i>et al.</i>	Organic amendment and mycorrhizal inoculation as a practice in afforestation of soils with <i>Pinus halepensis</i> Miller; effect on their microbial activity	5
	—	1998	Sáinz <i>et al.</i>	Growth, mineral nutrition and mycorrhizal colonization of red clover and cucumber plants grown in a soil amended with composted urban wastes	3
	—	2003	Caravaca <i>et al.</i>	Application of composted urban residue enhanced the performance of afforested shrub species in a degraded semiarid land	3
	—	2002	Caravaca <i>et al.</i>	Aggregate stability changes after organic amendment and mycorrhizal inoculation in the afforestation of a semiarid site with <i>Pinus halepensis</i>	1
	—	2002	Caravaca <i>et al.</i>	Improvement of rhizosphere aggregate stability of afforested semiarid plant species subjected to mycorrhizal inoculation and compost addition	1
	—	2008	Püschel <i>et al.</i>	Cultivation of flax in spoil-bank clay: Mycorrhizal inoculation <i>vs.</i> high organic amendments	1
	—	2009	Alguacil <i>et al.</i>	Increased diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in a long-term field experiment via application of organic amendments to a semiarid degraded soil	1