

## 外生菌根的功能及与环境因子的关系<sup>\*</sup>

贺小香 谭周进<sup>\*\*</sup> 肖启明 陈力力

(湖南农业大学 长沙 410128)

**摘要** 本文对外生菌根的功能、环境因子对外生菌根及外生菌根菌的影响进行了综述,并针对当前存在的主要问题提出了建议。

**关键词** 外生菌根 功能 环境因子

**A review on the function of ectomycorrhiza and the effects of environmental factors on them.** HE Xiao-Xiang, TAN Zhou-Jin, XIAO Qi-Ming, CHEN Li-Li (Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China), *CJEA*, 2007, 15(2): 201~204

**Abstract** The functions of ectomycorrhiza, and the effect of environmental factors on ectomycorrhiza and ectomycorrhizal fungi are discussed. Some advice on the existing problems of ectomycorrhizal research at present in our country are put forward.

**Key words** Ectomycorrhiza, Function, Environmental factors

(Received May 14, 2005; revised Aug. 29, 2005)

菌根(Mycorrhiza)是真菌与植物根系形成的一种共生组织,菌根一般分为外生菌根(Ectomycorrhiza)和内生菌根(Endomycorrhiza),现趋向分为外生菌根、内生菌根和内外生菌根(Ectendomycorrhiza)以及一些次要类型。在这种共生联合体中,一方面真菌通过菌丝从土壤中和宿主植物根部摄取生长必需的碳水化合物和其他有机物等营养成分来完成自身的生活史;另一方面,外生菌根扩大了宿主的吸收面积和吸收范围,促进宿主植物的生长,形成互惠互利的共生关系。外生菌根真菌遍及各个生态系统的土壤中,尤其在森林生态系统中起着重要的作用。近几十年来对外生菌根功能研究不断深入,越来越多的植物学、真菌学和植物病理学家,特别是植物生态学和森林生态学家认识到了外生菌根菌在生态系统中起着不容忽视的作用。

### 1 外生菌根的功能

外生菌根对宿主植物营养生长的作用一是扩大宿主的吸收面积及吸收范围。从严格意义上讲,构成森林的大多数树种没有真正的根系,外生菌根是植物主要的吸收器官<sup>[15]</sup>,大部分外生菌根通过外延菌丝与地下菌丝网络相连接。在森林立地条件下,地下庞大复杂的菌丝网络系统是菌根的主要吸收器官,树木一旦同外生菌根真菌形成菌根,其直径明显大于未形成菌根的营养根,加上菌根真菌的外延菌丝,菌根同土壤的接触面积大幅度增加。多年研究表明,同样的投入,菌丝的吸收面积和吸收长度比根系的分别大10倍和1000倍<sup>[16]</sup>,大大增加了植物营养根的吸收面积和吸收范围。二是提高营养元素的吸收利用。研究表明,外生菌根能提高宿主植物对营养元素的吸收和利用,尤其是促进P和N的吸收利用。外生菌根真菌分泌的磷酸酶能把难溶性的P转化为可直接被植物根吸收利用的可溶性P<sup>[1]</sup>,从而提高了宿主对难溶性P的吸收利用;植物能直接吸收利用的N源主要为无机氮,土壤中N主要以有机氮的形态存在,某些外生菌根真菌直接吸收有机氮和分泌硝酸还原酶<sup>[2]</sup>,从而提高植物对土壤中N源的利用。另外,由于外生菌根根际pH较低(与有机酸的分泌有关),因而能够增加K<sup>+</sup>、Ca<sup>2+</sup>、Mg<sup>2+</sup>等离子子的有效性,促进宿主植物对这些元素的吸收<sup>[17,18]</sup>。三是外生菌根菌分泌植物激素的促生长作用。绝大多数外生菌根真菌能合成或分泌植物激素和长生调节剂来调节共生关系。如植物生长素(Auxin),包括赤霉素(Gibberellin)、细胞分裂素(Cytokinin)、吲哚乙酸(IAA)、玉米素(Zeatin)等,这些激素在植物生长发育过程中起着多重作用。

<sup>\*</sup> 湖南农业大学人才基金资助课题(05WD01)和湖南省自然科学基金课题(05JJ30152)资助

<sup>\*\*</sup> 通讯作者

收稿日期:2005-05-14 改回日期:2005-08-29

外生菌根可提高宿主植物抗病、抗逆能力。一是提高植物的抗病能力。近年来关于外生菌根抗病机理研究较多,已成功利用牛肝菌(*Boletus* spp.)、乳牛肝菌(*Suillus bovinus*)等外生菌根真菌接种云杉、落叶松、油松、马尾松和樟子松等,防治由镰刀菌、腐霉菌及疫霉菌等引起的根部病害。外生菌根防御宿主植物根部病害的主要机制:首先,外生菌根的微生物群落具有防御病害侵袭的作用,外生菌根的形成能吸引根圈周围其他有益微生物,在松苗外生菌根根圈的真菌数量约为非菌根根圈的 10 倍<sup>[19]</sup>,外生菌根根圈几乎没有腐霉和镰孢菌,但在非菌根根圈这类根腐霉却大量存在。其次,宿主植物营养根形成外生菌根后,菌套和哈蒂氏网的机械屏障作用使病原菌侵入植物营养幼根时,必须通过由菌丝紧密交织而成的菌套,然后通过皮层组织内的哈蒂氏网,才能进入根的组织细胞,使病原菌难以接触到植物根<sup>[3]</sup>。再次,外生菌根菌能产生抗病害的次生代谢物,如,许多外生菌根真菌能产生抗生素,云杉白桩菇(*Leucopaxillus cereal* var. *piceina*)能产生穿孔蕈炔素<sup>[4]</sup>,对樟疫霉有拮抗作用;形成外生菌根的植物受病害侵染,植物会产生或合成一些能抑制病害的酚类化合物及半萜类化合物等;另外,某些外生菌根真菌能产生具抗病作用的酶类,如过氧化氢酶,能增强植物细胞壁机械拮抗作用。二是外生菌根菌可提高植物的抗逆能力。许多外生菌根菌能耐极度的干旱、寒冷、高温、高盐等不良环境。外生菌根的形成能极大地提高树木对不良环境的适应能力。如吕全<sup>[5]</sup>等对外生菌根形成提高板栗的抗旱能力的研究表明,菌根真菌在土壤中有庞大的菌丝网,扩大根系的吸收面积,降低土壤与植物之间的液流阻力;另外,菌根的合成可提高叶绿素含量,增强光合作用效率,减小蒸腾作用,提高植物的水分利用率。Theodorou 等在研究辐射松对不同菌根菌的反应时发现,用点柄乳牛肝菌(*Suillus granulatus*)和淡黄须腹菌(*Rhizopogon luteolus*)接种的辐射松幼苗比未接种幼苗对干旱的适应性有很大增强。

外生菌根的其他作用一是对土壤有机污染物的降解作用。外生菌根真菌可通过特殊途径把有机污染物直接分解为自身可吸收利用的简单有机物或碳水化合物、水和盐等,使有毒有机污染物分解为无毒可利用的营养物质;外生菌根真菌还可通过共代谢的作用降低土壤中有机污染物的毒性。外生菌根对土壤有机污染物的降解通过菌根根圈微生物群落的作用,一般在菌根根圈的微生物量比周围土壤中要高 1000 倍;二是对土壤中重金属离子毒力的抗性作用,外生菌根技术作为一种重金属污染土壤的生物修复技术正为全球环境工作者所关注。一方面外生菌根真菌通过真菌细胞壁和液泡分隔区直接吸附土壤中重金属离子,降低土壤中重金属的毒性;另一方面外生菌根真菌能分泌  $H^+$ 、草酸、氨基酸、苹果酸、植物激素及其他有机酸类<sup>[6]</sup>,降低植物根际的 pH 和改变重金属离子环境吸附特性,同时也降低重金属对宿主植物的毒性;外生菌根还可以通过在植物体内的累积以及菌根真菌菌丝体的整合等各种机制<sup>[7]</sup>,实现对重金属的提取和固定,达到菌根修复重金属污染的目的;三是外生菌根真菌能加速土壤养分循环,改善土壤结构,提高土壤中养分的有效性。外生菌根真菌还可以通过参与凋落物的酶降解过程影响有机物的循环,通过促进生物固 N、加速土壤 P 的风化、提高土壤溶液离子的有效性以及直接吸收等过程影响 N、P、K、Ca、Mg 等元素的无机循环。

## 2 环境因子对外生菌根的影响

外生菌根菌在森林生态系统中起着重要的作用,尤其在植树造林中被广泛利用。但在外生菌根与其环境因子关系中,任何不适的环境因子都会影响、抑制外生菌根的形成及其真菌的生长。

### 2.1 树种、植被、林龄及林分密度对外生菌根真菌分布的影响

不同树种、植被、林龄及林分密度对外生菌根菌分布有很大的影响。在国外松(湿地松、火炬松)及马尾松人工幼林下,外生菌根真菌比较单一,种类相对较少,主要是硬皮马勃科(*Sclerodermataceae*)和须腹菌科(*Rhizopogonaceae*)的菌根菌,它们也是四川省人工造林的主要外生菌根菌种<sup>[8]</sup>。而马尾松和云南松林下的外生菌根真菌的种类繁多且复杂,主要优势菌种是牛肝菌科(*Boletaceae*)和伞菌科(*Agaricaceae*)。对陕西省杨树的 9 种外生菌根菌调查表明,大多数外生菌根菌是食用真菌,少数[大抱硬皮马勃(*Scleroderma bovista*)]可药用,乳菇(*Lactarius*)和大抱硬皮马勃等菌具有抗细菌和真菌的活性。四川桉树外生菌根真菌以硬皮马勃科、红菇科(*Russulaceae*)、马勃科(*Lycoperdaceae*)占优势,也出现少数的鹅膏科(*Amanitaceae*)、根须腹菌科(*Rhizopogonaceae*)、鸡油菌科(*Cantharellaceae*)、牛肝菌科等外生菌根菌种。

谭方河等<sup>[8]</sup>和花晓梅<sup>[9]</sup>等研究外生菌根菌分布时发现,随着林龄的增加,菌根菌的种类也不断增加。在我国南方 1~5a 生松幼林下,通常出现的是彩色豆马勃(*Pisolithus tinctorius* Pers.)和多根硬皮马勃(*Sclerodermas polyrhizum* Pers.);5~10a 生幼林下开始出现红菇科、鹅膏科、牛肝菌科的菌根菌,但仍以彩色豆马勃为主,出现相对频率为 78.8%;10a 生以上的松林的菌根菌则主要是红菇、牛肝菌、鹅膏科的菌根菌

种类。四川省的马尾松和国外松 10a 幼林下<sup>[8]</sup>,优势菌种为多根硬皮马勃和彩色豆马勃,出现的频率分别为 68.6%和 54.3%;马尾松、云南松天然林下的菌根资源则十分丰富,除硬皮马勃科外,还出现了红菇科、牛肝菌科、鹅膏科和其他菌根菌。我国东北外生菌根真菌资源调查表明<sup>[10]</sup>,10a 生以下的落叶松、樟子松、油松林外生菌根真菌种类单一,15~30a 生林内菌根真菌种类繁多,且子实体数量多。

林木生长好,林分密度高,光线薄弱,有利于菌根菌的生长。林分密度和林下活地被物对菌根真菌的分布也有很大影响,在林分密度小(郁闭度小于 0.7)和林下灌木及草本植物稀少的情况下,外生菌根菌以硬皮马勃科和须腹菌科等腹菌目的真菌为主,种类单一,随着林分密度增加,林下菌根真菌的类群趋于复杂,种类繁多。

## 2.2 土壤因子对外生菌根菌的影响

土壤是影响外生菌根菌分布的重要因子之一,土壤因子包括土壤 pH、养分、土壤类型、土壤质地以及土壤含水量等因子。一是土壤类型、质地。不同类型、质地的土壤中外生菌根菌的种类、数量均不同。何绍昌<sup>[11]</sup>对贵州省土壤贫瘠、干燥、含砂量高的林地外生菌根菌种类进行调查发现,多种林木特别是松树形成菌根的真菌种类少,较单一,主要是一些耐旱性的外生菌根真菌,如多根硬皮马勃、彩色豆马勃;谭方河<sup>[8]</sup>对四川松树、桉树的外生菌根菌研究表明,早期优势外生菌根菌彩色豆马勃和多根硬皮马勃多出现在土壤贫瘠的黄壤、紫色沙壤土上及植物盖度 75%以下、岩石裸露的山顶和山脊;另有报道,彩色豆马勃、多根硬皮马勃、乳牛肝菌等菌根真菌生长在土壤较为贫瘠、林地腐殖质及枯枝落叶较少的林下;而牛肝菌、红菇类、丝膜菌则相反,多发生在腐殖质及枯枝落叶较丰富的森林土壤地区<sup>[9]</sup>。二是土壤 pH。pH 也是影响菌根菌生长和菌丝体代谢的重要因素之一,外生菌根真菌对 pH 不太敏感,大多数真菌以微酸性为佳;彩色豆马勃可在 pH 3~6 下生长良好,属喜酸性菌根真菌;也有少数外生菌根真菌能在碱性土壤上生长,如点柄牛肝菌(*Suillus granulatus*)。赵志鹏等<sup>[12]</sup>在外生菌根菌的生态学特性研究中发现 pH 的变化对灰盖牛肝菌(*Boletus griseus*)、小美牛肝菌(*Boletus* spp.)、厚环乳牛肝菌(*Suillus greville*)的生长影响比较小,其中灰盖牛肝菌比较适宜于在酸性条件下生长,厚环乳牛肝菌喜中性,小美牛肝菌则偏碱性。三是土壤养分。Baum 等<sup>[20]</sup>的研究表明,柳树林木外生菌根真菌的数量与土壤中 N 含量显著相关,N 含量高的土壤(200kg/hm<sup>2</sup>,沙土)中外生菌根菌的侵染率高于 N 含量低的土壤(100kg/hm<sup>2</sup>,黏土)。弓明钦等<sup>[13]</sup>在对 3 种桉树菌根菌培养条件的研究中表明,彩色豆马勃对牛肉浸膏和酵母浸膏不能利用,而多根硬皮马勃对氨态氮利用较好。四是土壤水分。土壤水分与外生菌根的形成有密切的关系,同时也影响外生菌根菌子实体的产生。水分过多或过少,都不利真菌菌丝的生长,也不利于菌根的形成,一般土壤含水量保持在 50%~60%田间持水量之间就能满足外生菌根的形成和菌根菌的生长。有的真菌较为耐旱,如土生空团菌(*Cenococcum geophilum*)在土壤水势降至-10bar 具有一定的生长速度,-15bar 时仍能生长。赵志鹏等<sup>[12]</sup>利用聚乙二醇(PEG 4000)调节水势,依据 J. Mexal 等提出的对应关系进行试验,发现灰盖牛肝菌、小美牛肝菌和厚环乳牛肝菌在低水势下生长极好,均表现出很强的耐旱特性。

## 2.3 气候和季节对外生菌根的影响

温度是外生菌根真菌生长的决定因子,大多数菌根真菌菌丝生长的最适温度为 22~28℃,而外生菌根子实体产生所需最适温度稍低。同一菌种在人工纯培养条件下与在自然环境中对温度的要求有所不同,在自然条件下温度范围要宽些。菌根真菌在土壤中形成菌根所要求的温度低于纯培养下的最适温度,如点柄乳牛肝菌生长的最适温度为 20℃左右,而形成菌根的最适温度为 16℃。湿度是影响外生菌根真菌分布的另一重要因素,一般说来,子实体的生长发育比菌丝体需要更多的水分和空气湿度,水分不足或过多,都会影响子实体的产生。均匀的中、小雨有利于土壤的通气和水分的保持,使空气相对湿度保持 70%~80%,对外生菌根的形成及外生菌根真菌的子实体产生最为有利<sup>[9]</sup>。由于外生菌根的形成及菌根菌子实体的产生受上述温度和湿度的影响,故雨热同季的夏季是子实体产生的高峰。南方松林下外生菌根真菌子实体春季出现的极少;春末夏初(5~6 月份)开始有少量乳菇和牛肝菌的发生;7~8 月是绝大多数菌根真菌子实体出现的盛期,主要是红菇类、乳菇类和牛肝菌类;9 月出现的数量减少,主要是马勃类;10 月中旬以后很少出现子实体。四川桉树菌根菌种类调查发现<sup>[14]</sup>,外生菌根真菌子实体春季出现的极少;春末夏初(5~6 月)开始有少量的牛肝菌、钟形斑褶菇(*Panaeolus campanulatus*)、小鸡油菌(*Cantharellus minor*)和少量彩色豆马勃的发生;7~8 月是绝大多数菌根真菌子实体出现的盛期,主要是红菇类、紫晶腊蘑(*Laccaria amethystea*)、牛肝菌、黄根须腹菌(*Rhizopogo luteolus*)、大白菇(*Russula delica*)及粗托灰毒伞(*Amanita vaginata*);9 月出现的

数量减少,主要是马勃类;10月中旬以后基本结束。

### 3 展望与建议

我国外生菌根研究起步较晚,但发展迅速,并在某些研究领域取得了突破性的进展,有的研究成果甚至超过国际先进水平。如 *Pisolithus tinctorius* 菌根剂的研究、开发和利用<sup>[1]</sup>和对主要造林树种的菌根应用技术等。在实践中,外生菌根菌剂已经应用于逆境造林、退化生态系统的恢复与重建及解决土壤贫瘠化等问题上。外生菌根菌常出现在松柏科林木中,故菌根菌应用目前主要集中在松类育苗、造林上,且效果显著,应用前景广泛。然而,在森林外生菌根菌的研究与应用上,还有很多需要解决的问题:首先至今还未建立一套成熟的鉴定技术体系,对重要的经济树种的外生菌根菌尚未完全弄清楚,对选择适宜的树种和不同立地条件下选用外生菌根真菌的研究不够。应加强各自然地区、森林类型及土壤环境下外生菌根菌资源调查和研究,同时把分子生物学等技术和传统的分类鉴定研究方法相结合,形成一套完整的分类鉴定技术体系;其次,在对外生菌根功能机理的研究基础上,应利用环境胁迫条件试验,筛选更多优良菌株应用于衰退森林的恢复和森林生态安全上;另外,应加强对外生菌根食用及药用菌的研究,并深入研究外生菌根真菌的抗病机制。目前已应用分子生物学技术、免疫和组织化学分析技术来研究菌根的抗病性,但这种抗病性是局部的还是系统的还不清楚。

### 参 考 文 献

- 1 朱教君,徐 慧,许美玲,等.外生菌根与森林树木的相互关系.生态学杂志,2003,22(6):70~76
- 2 周崇莲,齐玉臣.外生菌根与植物营养.生态学杂志,1993,12(1):37~44
- 3 杨国亭,宋关玲,高兴喜.外生菌根在森林生态系统中的重要性(I)——外生菌根对宿主树木的影响.东北林业大学学报,1999,27(6):72~77
- 4 李阜棣.土壤微生物学.北京:中国农业出版社,1993.217
- 5 吕 全,雷增普.外生菌根提高板栗苗木抗旱性能及其机理的研究.林业科学研究,2000,13(3):249~256
- 6 张小燕,黄建国,许金山,等.外生菌根真菌与重金属相互作用研究现状.江苏林业科技,2004,31(2):41~43
- 7 白淑兰,房耀维,赵春杰.菌根技术在重金属污染修复中的研究与展望.生态环境,2004,13(1):92~94
- 8 谭方河,王云璋.四川松树、桉树外生菌根菌种类调查.四川林业科技,2000,21(3):65~69
- 9 花晓梅,姜春前.我国南方松树外生菌根真菌资源调查.南京林业大学学报,1995,19(3):29~36
- 10 孟繁荣,邵景文.东北主要林区针叶林下外生菌根真菌及生态分布.菌物系统,2001,20(3):413~419
- 11 何绍昌.贵州林木外生菌根菌种类及生态、分布的初步研究.贵州林业科学,1991,9(1):51~58
- 12 赵志鹏,郭秀珍.外生菌根真菌纯培养的生态学研究.林业科学研究,1989,2(2):136~141
- 13 弓明钦,陈 羽,王凤珍.三种桉树菌根菌培养条件的研究.林业科学研究,1997,10(1):1~5
- 14 朱天辉,张 健,胡庭兴,等.四川桉树外生菌根真菌的研究.四川农业大学学报,2001,16(2):137~140
- 15 Brundrett M., Bougher N., Dell B., et al. Working with Mycorrhizae in Forestry and Agriculture. Canberra: Pirie Printers, 1996
- 16 Pankow W., Boller T., Wiemken A. The significance of mycorrhizas for protective ecosystems. Cellular and Molecular Life Sciences, 1991, 47(4): 391~394
- 17 Arocena J. M., Glowa K. R. Mineral weathering in ectomycorrhizosphere of subalpine fir (*Abies lasiocarpa* (Hook.) Nutt.) as revealed by soil solution composition. Forest Ecology and Management, 2000, 133: 61~70
- 18 Jentschke G., Brandes B., Kuhn A. J., et al. The mycorrhizal fungus *Paxillus involutus* transports magnesium to Norway spruce seedlings. Evidence from stable isotope labeling. Plant and Soil, 2000, 220: 243~246
- 19 Zak B. Role of Mycorrhizae in forest disease. Annual Review of Phytopathology, 1964, 15: 203~222
- 20 Baum C., Weih M., Verwijst T., et al. The effects of nitrogen fertilization and soil properties on mycorrhizal formation of *Salix viminalis*. For. Ecol. Man., 2002, 160: 35~43