

菌 根 学

刘润进 陈应龙 编著

科 学 出 版 社

北 京

内 容 简 介

菌根的研究已有 120 多年的历史,随着科学技术的不断发展,特别是近 20 年来菌根研究可谓突飞猛进。对于建立在真菌学和植物学基础上的这一交叉研究领域,其理论和研究方法等已独具特色,形成了一门独立的边缘学科——菌根学。本书系统而深入地介绍了菌根学的概念、理论和方法、研究内容和进展以及存在的问题和发展前景等内容。

本书既是生物类和农、林、牧科技工作者的研究参考资料和工具书,又可作为高等院校生物类微生物专业研究生和本科生的教学参考书。

图书在版编目(CIP)数据

菌根学/刘润进,陈应龙编著. —北京:科学出版社,2007

ISBN 978-7-03-017290-6

I . 菌… II . ①刘…②陈… III . 菌根-研究 IV . Q949.32

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2006)第 052461 号

责任编辑:李 悦 彭克里 席 慧 / 责任校对:张小霞
责任印制:钱玉芬 / 封面设计:王 浩

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街 16 号
邮政编码: 100717

<http://www.sciencep.com>

中国科学院印刷厂印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2007 年 1 月第 一 版 开本: B5(720×1000)

2007 年 1 月第一次印刷 印张: 28 3/4

印数: 1—1 200 字数: 561 000

定价: 72.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换〈环伟〉)

MYCORRHIZOLOGY

By

Runjin Liu and Yinglong Chen

Science Press

Beijing

序 言

真菌种类繁多，分布广泛，通常被描述为具有细胞核、能产生孢子、无叶绿素的有机体，以吸收方式获得营养、普遍以有性和无性两种方式进行繁殖、菌丝体丝状、具细胞壁的真核异养生物。很早以前人们就发现一类真菌能与植物根系共生，后来被逐渐认为是互惠共生。事实上，早在 3.5 亿~4.5 亿年前，菌根真菌就与古老的陆生植物形成了菌根。在漫长的进化过程中，菌根真菌与陆生植物一起经历了陆地生态系统的变迁过程。化石证据和分子遗传学研究表明 4 亿年前陆生植物的根被现代丛枝菌根（AM）真菌的祖先侵染。今天，80% 多的陆生植物仍然利用 AM 真菌从土壤中获取养分，反映了这种互惠共生体进化的成功。AM 形成期间，植物和真菌在组织功能上结合成单个而相连的超有机体，其生理能力优于两生物体中的任何一个。这种整合改进了植物对养分的利用，并且有利于异养专性共生真菌完成它的生命周期。

近年来，由于广泛采用分子生物学、细胞学、组织培养、显微镜学和核磁共振等技术，菌根形态解剖学、菌根真菌分类学、菌根生理学、菌根生态学、菌根研究法与菌根真菌的应用等方面取得了令人瞩目的研究进展，尤其是理论与方法的系统建立和完善，奠定了形成《菌根学》的坚实基础。刘润进同志从事菌根学研究 20 余年，对 AM 真菌分类与生物多样性、形态与解剖、分离与培养、生理与生态、研究法与应用等开展了比较全面系统的工作，积累了大量的第一手资料；陈应龙同志专攻外生菌根和混合菌根，掌握多种现代研究技术，具有丰富的研究经验和科研成果。他们联合完成的这部《菌根学》，全面、系统地介绍了近 20 年来国内外菌根研究领域基本概念、基本理论、基本技术以及所取得的成果、存在的问题和今后发展的方向。这在国内外还是比较少见的。尽管《菌根学》的某些内容还需要继续更新，但对目前该领域的科研工作具有一定参考价值，有利于推动我国菌根学的发展。

中国科学院院士



2006 年 2 月 20 日

中国农业大学生物学院

前 言

菌根是植物根系和真菌所建立的共生体，是生物界最广泛的一类互惠共生体。菌根真菌及其寄主植物、菌根形态和解剖结构多种多样，具有丰富的生物多样性。尽管这类共生体早在数亿年前就已形成，但人们研究菌根的历史才仅仅 100 余年！而菌根学独立成为一门学科，只有几年的时间，而且还在不断发展和完善之中。

随着菌根学研究的不断深入，人们发现菌根真菌不仅对植物的生长发育有利，而且还能改善土壤肥力和健康状况，更为重要的是，由于地下菌根菌丝网络的多种生理功能，菌根真菌对于保护地球上生物多样性、稳定生态系统、保持生态平衡、提高环境安全性具有不可替代的重大作用。为此，不管是发达国家还是发展中国家都十分重视菌根真菌、菌根生物学在农林生产和生态系统中的重要作用。当前，全世界有关菌根方面的专著已出版了 60 多部，我国出版了 6 部，并不断有新书出版。然而，尚缺乏全面、系统介绍整个菌根学方面的专著。10 年前，作者就开始着手积累有关资料、准备书稿。经过 10 年的努力，该书得以完成。在编著本书时，在内容的取舍上，一方面尽量包括菌根学的基础知识；另一方面力求反映当前该研究领域中的最新进展，突出新理论、新技术和有关生产实践上的问题。全书共分 14 章，包括菌根学概述、菌根的形态解剖学特征、菌根真菌的分类、菌根的生长发育、菌根真菌的分离与培养、菌根真菌生理学、菌根真菌生态学、菌根生物多样性、菌根真菌与其他根围生物的相互作用、菌根真菌与土壤肥力、菌根真菌对植物的影响、菌根生物学的应用、菌根食用菌及其栽培技术和菌根学研究法。

鉴于我国菌根研究发展和实际需要，在编写过程中，本书在内容上有所侧重。作为一门新兴的发展学科，菌根学的一些研究领域尚有待菌根工作者不断研究和探索，有关菌根学的内容必将得到进一步地补充和完善。由于作者水平有限，错误和遗漏在所难免，请广大读者批评指正。

在编著本书过程中，作者得到莱阳农学院和中国林业科学院热带林业研究所领导的大力支持和鼓励，同时还得到国内外专家和同行的大力支持和帮助。作者特别感谢中国科学院院士李季伦教授在百忙之中为本书作序，并对在编写本书的过程中王淼焱、李俊喜、戴梅等同志的大力协助一并表示感谢。书中所涉及的部分科研成果以及本书的编著和出版由国家自然科学基金项目（30471164）、中国

林业科学院重点课题 (CAF2001-03)、国际科学基金 (IFS) 项目 (D/2894-1、D/2894-2) 和山东省自然科学基金重点项目 (Z2005D03) 资助。科学出版社的编辑为本书的编辑出版付出了辛勤的汗水, 在此致以诚挚的感谢!

刘润进 陈应龙

2006年5月6日

目 录

序言

前言

第一章 菌根学概述	1
第一节 菌根学的概念	1
第二节 菌根学研究的意义	2
第三节 菌根学研究进展	6
第二章 菌根的形态解剖学特征	14
第一节 外生菌根	15
第二节 丛枝菌根	22
第三节 其他类型菌根	34
第三章 菌根真菌的分类	44
第一节 外生菌根真菌的分类	44
第二节 丛枝菌根真菌的分类	76
第三节 其他菌根真菌的分类	116
第四章 菌根的生长发育	125
第一节 外生菌根的生长发育	125
第二节 丛枝菌根的生长发育	127
第三节 丛枝菌根/外生菌根混合菌根的生长发育	136
第四节 其他菌根的生长发育	139
第五章 菌根真菌的分离与培养	145
第一节 外生菌根真菌的分离与培养	145
第二节 丛枝菌根真菌的分离与培养	150
第三节 其他菌根真菌的分离与培养	161
第六章 菌根生理学	163
第一节 外生菌根真菌的生长与生殖	163
第二节 丛枝菌根真菌的生长与生殖	168

第三节	菌根真菌的代谢·····	171
第四节	菌根真菌次生物质的代谢·····	196
第七章	菌根生态学·····	200
第一节	菌根真菌资源生态学·····	200
第二节	菌根微生态·····	208
第三节	影响菌根真菌的因子与调控·····	209
第八章	菌根生物多样性·····	234
第一节	菌根形态多样性·····	234
第二节	菌根真菌物种多样性·····	236
第三节	菌根真菌遗传多样性·····	246
第四节	菌根真菌功能多样性·····	248
第五节	菌根真菌寄主多样性·····	253
第六节	菌根真菌生态系统多样性·····	256
第九章	菌根真菌与其他菌根围生物的相互作用·····	260
第一节	菌根真菌与细菌的相互作用·····	260
第二节	菌根真菌与放线菌的相互作用·····	267
第三节	菌根真菌与其他真菌的相互作用·····	268
第四节	菌根真菌与线虫的相互作用·····	269
第五节	菌根真菌与其他生物的相互作用·····	272
第十章	菌根真菌与土壤肥力·····	274
第一节	菌根真菌与土壤理化特性·····	274
第二节	菌根真菌与土壤生物修复·····	276
第十一章	菌根真菌对植物的影响·····	289
第一节	菌根真菌对植物根系结构的影响·····	289
第二节	菌根真菌对植物营养代谢的影响·····	290
第三节	菌根真菌对植物水分代谢的影响·····	297
第四节	菌根真菌对植物抗病性的影响·····	303
第五节	菌根真菌对植物抗逆性的影响·····	314
第六节	菌根真菌对植物生长、产量和品质的影响·····	316
第十二章	菌根生物技术的应用·····	320
第一节	菌根真菌的接种物·····	320

第二节	菌剂生产技术·····	323
第三节	菌根菌种和菌剂的储存与质量检验技术·····	329
第四节	菌根菌剂在农林牧生产中的应用·····	334
第十三章	菌根食用菌及其栽培技术·····	347
第一节	菌根食用菌概述·····	347
第二节	菌根食用菌资源·····	350
第三节	块菌·····	354
第四节	松茸·····	360
第十四章	菌根学研究法·····	376
第一节	菌根调查与样品采集方法·····	376
第二节	菌根形态结构观察与侵染率测定方法·····	381
第三节	丛枝菌根真菌孢子分离与定量测定·····	388
第四节	菌根真菌接种方法·····	388
第五节	菌根分子生物学技术·····	393
主要参考文献 ·····		405

CONTENTS

Foreword

Preface

Chapter 1	Introduction of mycorrhizology	1
Section 1	Conceptions of mycorrhizology	1
Section 2	Significance of mycorrhizal research	2
Section 3	Advances in the study of mycorrhizology	6
Chapter 2	Anatomy and morphology of mycorrhizas	14
Section 1	Ectomycorrhizas (ECM)	15
Section 2	Arbuscular mycorrhizas (AM)	22
Section 3	Other types of mycorrhizas	34
Chapter 3	Taxonomy of mycorrhizal fungi	44
Section 1	Taxonomy of ECM fungi	44
Section 2	Taxonomy of AM fungi	76
Section 3	Taxonomy of other types of mycorrhizal fungi	116
Chapter 4	Growth and development of mycorrhizas	125
Section 1	Growth and development of ECM	125
Section 2	Growth and development of AM	127
Section 3	Growth and development of dual AM/ECM	136
Section 4	Growth and development of other types of mycorrhizas	139
Chapter 5	Isolation and culture of mycorrhizal fungi	145
Section 1	Isolation and culture of ECM fungi	145
Section 2	Isolation and culture of AM fungi	150
Section 3	Isolation and culture of other types of mycorrhizal fungi	161
Chapter 6	Physiology of mycorrhizal fungi	163
Section 1	Growth and reproduction of ECM fungi	163
Section 2	Growth and reproduction of AM fungi	168
Section 3	Metabolism of mycorrhizal fungi	171
Section 4	Secondary metabolites of mycorrhizal fungi	196
Chapter 7	Ecology of mycorrhizal fungi	200
Section 1	Resource ecology of mycorrhizal fungi	200

Section 2	Micro-ecosystem of mycorrhizas in rhizosphere	208
Section 3	Factors influencing mycorrhizal fungi and their adjustment	209
Chapter 8	Biodiversity of mycorrhizas	234
Section 1	Morphological diversity of mycorrhizas	234
Section 2	Species diversity of mycorrhizal fungi	236
Section 3	Genetic diversity of mycorrhizal fungi	246
Section 4	Functional diversity of mycorrhizal fungi	248
Section 5	Host diversity of mycorrhizal fungi	253
Section 6	Ecological diversity of mycorrhizal fungi	256
Chapter 9	Interactions between mycorrhizal fungi and other mycorrhizospheric organisms	260
Section 1	Interactions between mycorrhizal fungi and bacteria	260
Section 2	Interactions between mycorrhizal fungi and actinomyces ...	267
Section 3	Interactions between mycorrhizal fungi and other fungal groups	268
Section 4	Interactions between mycorrhizal fungi and nematodes	269
Section 5	Interactions between mycorrhizal fungi and other organisms	272
Chapter 10	Mycorrhizal fungi and soil fertility	274
Section 1	Mycorrhizal fungi and soil physico-chemical properties	274
Section 2	Mycorrhizal fungi and soils bioremediation	276
Chapter 11	Effects of mycorrhizal fungi on host plants	289
Section 1	Effects of mycorrhizal fungi on root morphology	289
Section 2	Effects of mycorrhizal fungi on plant nutrient metabolism	290
Section 3	Effects of mycorrhizal fungi on plant water metabolism ...	297
Section 4	Effects of mycorrhizal fungi on plant disease resistance	303
Section 5	Effects of mycorrhizal fungi on plant stress resistance	314
Section 6	Effects of mycorrhizal fungi on plant growth, development, yield and quality	316
Chapter 12	Application of mycorrhizal biotechnology	320
Section 1	Mycorrhizal fungal inocula	320
Section 2	Production methods of mycorrhizal inocula	323
Section 3	Preservation and quality test of mycorrhizal inocula	329

Section 4	Application of mycorrhizal inocula in production of agriculture, forestry and pasture	334
Chapter 13	Edible mycorrhizal fungi and their cultivation techniques	347
Section 1	Introduction	347
Section 2	Edible mycorrhizal fungal resources	350
Section 3	Truffles (Tuber spp.)	354
Section 4	<i>Tricholoma matsutake</i>	360
Chapter 14	Research methods of mycorrhizology	376
Section 1	Investigation of mycorrhizas and methods of collecting samples	376
Section 2	Observation of mycorrhizal morphological architecture and methods to determine mycorrhizal colonization percentage	381
Section 3	AM fungal spore isolation and quantification	388
Section 4	Inoculation technology	388
Section 5	Molecular biological techniques of mycorrhizas	393
References	405

第一章 菌根学概述

长期以来，人们就观察到植物与一些微生物共同生活的有趣现象，后来被逐渐认识到这是生物间所建立的正常的互惠共生（mutualism）关系。其中，植物根系与真菌所形成的互惠共生体即“菌根”（mycorrhizas）在自然界的分布是十分普遍的。自19世纪发现菌根现象并开始研究以来，尤其是20世纪后半叶分子生物学的发展，极大地推动了菌根研究及其技术的进展。在此基础上所建立起来的菌根学（mycorrhizology），目前已独立成为菌物学（mycology）的一个分支学科。本章主要介绍菌根学的基本概念、研究概况和意义等。

第一节 菌根学的概念

一、共生关系

生物之间的共生（symbiosis）是一种极为普遍的生命活动和生态现象，第一个提出生物界广义共生概念的是德国医生，著名的真菌学奠基人 de Bary (1831~1888)。他在1879年明确指出：“共生是不同生物密切生活在一起”（living together）。共生是生物科学中的一个非常重要的基本概念，这一广义的共生定义是生物学领域里的一个里程碑，对当前及今后的研究具有深远的影响。所谓广义的共生概念包括三种情况：①寄生共生（parasitic symbiosis），就是参与共生成员之一危害另一共生成员；②互惠共生（mutual symbiosis），即参与共生的双方均受益；③共栖（commensalism），即参与共栖的一方或双方均受益。早在1859年，达尔文就深刻地指出：“生物之间的相互关系是一切关系中最重要，生物的进化主要是在生物的相互关系之中。”从生态学角度出发“共生是不同种类生物成员在不同生活周期中重要组成部分的联合”（Margulis 1981）。1982年 Golf 指出：共生包括各种不同程度的寄生、共生和共栖，这说明了生物间相对利害关系的动态变化，共生关系是生物之间最基本、最重要的相互关系。而“共生”这个概念，随着研究的深入和认识的扩展和深化，不断地发展变化。

二、菌根及菌根类型

自然界中，几乎所有的生物都不是独立生活的，而是普遍存在着共生关系。

例如，植物都能与一定种类的细菌、放线菌和真菌建立互惠共生关系，形成互惠共生体。其中，我们把植物根系与一类土壤真菌形成的互惠共生体称做菌根。将参与菌根形成的真菌称为菌根真菌（mycorrhizal fungi）。早期人们将菌根分为外生菌根（ectomycorrhizas, ECM）、内生菌根（endomycorrhizas, EM）和内外（兼生）菌根（ectoendomycorrhizas, EEM）三大类型。然而，随着研究的不断深入，人们逐渐认识到将菌根仅分成这三类是远远不够的，而且具有一定的局限性，因为一些植物的菌根具有特殊性。为此，1989年 Harley 根据参与共生的真菌和植物种类及它们形成共生体的特点，重新将菌根进一步分为7种类型，即泡囊-丛枝菌根（vesicular-arbuscular mycorrhizas, VAM）、外生菌根、内外生菌根、浆果鹃类菌根（arbutoid mycorrhizas, ARM）、水晶兰类菌根（monotropoid mycorrhizas, MM）、欧石南类菌根（ericoid mycorrhizas, ERM）和兰科菌根（orchid mycorrhizas, OM）。由于所有 VAM 真菌都能形成丛枝，而部分真菌不产生泡囊，故将泡囊-丛枝菌根简称为丛枝菌根（arbuscular mycorrhizas, AM）。第二章则详细介绍这些菌根的形态解剖学特征。

三、菌 根 学

菌根的研究已有 120 多年的历史，随着科学技术的不断发展，特别是近 30 年来菌根研究可谓突飞猛进。对于建立在菌生物学和植物学（botany）等学科基础上的这一交叉研究领域，其理论和研究法等方面已独具特色，已具备形成一门独立的边缘学科——菌根学的全部条件，我们将研究菌根及菌根真菌的学科称为菌根学，它属于菌生物学的一个分支学科。该学科主要探讨菌根和菌根真菌的基本概念、基本理论、研究法和应用技术等内容，其主要研究内容包括菌根的形态与解剖、菌根真菌的分类、菌根的生长发育、菌根真菌的分离与培养、菌根真菌的生理代谢、菌根真菌生态学、菌根生物多样性、生理效应、菌根生物技术的应用及其研究法与技术等方面的内容。菌根学与共生学（symbiology）、菌生物学、植物学、植物生理学（phytophysiology）、生态学（ecology）、土壤学（soil science）、植物病理学（phytopathology）、微生物学（microbiology）、耕作学（farming system）、作物栽培学（crop cultivation）等密切相关。

第二节 菌根学研究的意义

菌根是生物界最广泛、最重要的一类共生体，对促进各生态系统中生物之间的物质交换、能量流动、信息传递，生物的演化与分布，保护生物多样性，稳定

生态系统，保持生态平衡和可持续发展，促进农、林、牧业生产，具有不可替代的深远的经济、社会和生态意义。因此，开展菌根学研究不仅增加生物学的内容，而且其所建立起来的菌根生物技术在诸多方面意义深远。

一、丰富生物学理论和方法

理论方面，菌根学研究和发​​展可以丰富生物学 (biology) 的内容，尤其是所研究的菌根真菌分离与培养、生理代谢、生态学、共生机制、作用机制以及菌根真菌分类方面的进展，有助于丰富该方面的理论和知识。而菌根学所建立起来的实验体系、研究方法和技术不仅能促进本学科的发展，而且可以应用到相关学科。因此，菌根学在方法上也能增加整个生物学领域的研究技术，从而促进生物学的发展。

二、促进农林牧业生产

自 20 世纪中期，由于国际性的环境、资源危机，许多国家开始重新选择农林牧业发展的路子，以实现社会发展与资源、环境的相互促进与协调。根据生态平衡和可持续发展的原理与思路，菌根生物技术在促进农林牧业生产和农村经济发展上意义重大。

1. 促进植物养分吸收

菌根真菌能活化土壤中的矿质养分，促进植物根系对营养元素尤其是移动性较差的磷、锌、铜等矿质元素的吸收，促进植物对铵离子的吸收能力和在体内的运输，增强有机质的分解和氮的捕获能力，活化土壤中的磷。因此，菌根真菌被誉为“生物肥料”。

2. 改善植物水分代谢

菌根真菌的菌丝能直接吸收水分；根外菌丝的延伸和扩展、菌根侵染能增加根系分枝数量和生长量或者改变根系形态，增大植物根系的吸收范围和吸收能力；降低永久凋萎点，提高植物抗旱性和水分利用效率。

3. 增强植物耐盐性

农业生态系统中分布着大量盐渍化土壤，菌根真菌同样也存在于这类土壤。从生物进化的角度讲，菌根真菌在这种环境中的存在是二者共同适应环境的结果。盐胁迫条件下接种菌根真菌能够促进植物生长，提高其适应盐胁迫的能力。例如，AM 真菌能够通过增加植物对磷、铜、镁的吸收而减少植物对钠的吸收 (Giri et al. 2004)，菌根真菌通过改变植物体内糖类和氨基酸的含量和组成，改

变根组织中的渗透平衡，减少植物对 Na^+ 和 Cl^- 的吸收，提高植物耐盐能力。

4. 提高植物抗病性

菌根真菌与其他菌根微生物之间的相互作用在改善土壤与植物健康状况中发挥着重要作用。与其他土壤微生物相比，菌根真菌占据着独特的生态位。菌根真菌与寄主植物形成良好的共生关系后，能诱导植物对土传病原物产生抗病性。已证明 AM 真菌能够减轻一些土传病原真菌和孢囊线虫、根结线虫等对植物造成的危害（李海燕等 2003，李敏等 2004，Elsen et al. 2003，Thygesen et al. 2004）。接种菌根真菌作为生物防治林木幼苗根部病害的一种手段，已取得显著效果。在火炬松幼苗上接种彩色豆马勃形成 ECM，有效地防治了立枯丝核菌所造成的病害，提高了松苗成活率。乳牛肝菌在苗圃对油松幼苗进行生物防治猝倒病，也取得同样效果。

5. 改善土壤物理性状

菌根真菌的菌丝对土壤团聚体结构的形成、稳定性和保持土壤孔隙度等方面具有重要作用（Bever et al. 2001），而且这种作用只经过一个生长季节就非常明显。菌根植物代谢活动旺盛，向土壤中分泌多糖类或氨基酸类物质，能对土壤颗粒产生黏结作用。根外菌丝可穿过土壤颗粒间极细小的孔隙，由于根外菌丝与土壤颗粒密切接触，其分泌的有机小分子物质可作为土壤颗粒的黏着吸附剂，促进土壤颗粒形成团聚体，提高其水稳性。土壤团聚体的形成使土壤保持较好的水渗透速率、良好的耕作条件和通气状况，从而更好地抵抗风和水的侵蚀。

6. 增加植物产量

对植物接种菌根真菌最直观的效应就是促进植株生长、提高经济产量、改善品质。尤其在山旱薄地条件下这一效应更大。这主要是由于菌根真菌在地下土壤中形成广阔的菌丝网络，吸收更多的养分和水分供给植物，改善植物的矿质营养、水分和内源激素代谢，提高抗旱性和苗木移栽成活率，增强光合作用；同时结合其生物修复作用，可减少有害物质含量和病原物的数量，增加土壤中其他生物的数量和活性，促进和保持合理、有益的生物区系和稳定生态平衡体系。可见，接种菌根真菌可以直接或间接提高农林牧业生产效率。因此，菌根生物技术在土肥水管理、病害防治、高产稳产、优质、高效生产中，以及我国西部大开发过程中具有广阔的应用前景。

三、提高环境安全性

现代农业的发展是以生态破坏为代价的，而且这些对环境和生态造成的破坏作用与日俱增，甚至会危及人类赖以生存的生态环境。当前，工业“三废”、城市污水不断向农村漫延，农业污染十分严重。生态环境的持续恶化，环境安全性

问题日益突出。

大多数情况下，菌根真菌能够减轻由重金属、有机污染物、放射性元素等对土壤环境造成的污染及其对植物造成的不利影响。菌根化的植物不仅能够在重金属污染的土壤环境中生存下来，而且还能增加对土壤中重金属元素的吸收。Kaldorf 等（1999）发现锌、镍等金属元素在菌丝和含有丛枝结构的根皮层细胞区含量较高。接种菌根真菌的植物能比不接种的吸收更多的重金属而不受毒害，其原因可能是菌根真菌细胞壁分泌的黏液和真菌组织中的聚磷酸、有机酸等能与重金属形成络合物，从而减少重金属从根部向地上部的运输。另外，AM 真菌也能够参与有机污染物的降解，它们可能在植物降解有机污染物中具有潜在价值。

在绿色食品生产上利用菌根真菌“生物肥料”和“生物农药”的作用，可以降低速效化肥和农药的用量，从而减轻硝态氮对蔬菜、水果、粮食、蛋、奶、肉等农产品，地下水，地表水资源以及大气的污染程度；接种菌根真菌促进了植物生长、增加产量，提高了农产品的质量和安全性。这为进一步组装集成主要农作物的无公害生产技术规程和技术体系奠定了坚实的基础。

在环境综合治理方面，利用工厂化菌根育苗技术，例如，菌根化育苗造林的配套技术的应用可明显促进林木生长发育，增强林木的抗逆性和抗病性，大大提高不良环境中造林的成活率，促进逆境中林木的生长量；利用菌根真菌能提高植物的抗旱性，增强山旱薄地植物的抗旱性，促进生长，对荒山造林、水土保持、增加森林覆盖率具有重大意义，从而实现“天更蓝、水更清、地更绿”的目标，达到净化环境、美化环境的目的，以满足人们对生态环境质量的要求。

四、保护生物多样性

当前，我国自然资源的匮乏与浪费、生物多样性破坏的现象十分严重。如何保护现有资源和生物多样性并加以合理利用的问题，已提到议事日程。解决这一问题是摆在科技工作者面前的一项紧迫任务。由于菌根真菌在生态系统中的重要地位和功能，通过它们在地下的菌丝网络可以将多种植物甚至整个植被连成一个有机整体，实现养分、水分、能源、信息共享和最高效的利用，从而促进了整个植被的繁茂，保护了植物的多样性。而依赖于植物的一些动物也会从中受益，发展壮大起来，并进一步通过食物网增加动物多样性。而其他一些与植物关系密切的微生物的生长、发育、分布、多样性和功能也会受到不同程度的影响。

五、稳定生态系统

长期以来，人们对菌根功能的朴素认识总是局限在促进养分吸收、增加植物

生长方面，而忽视了其强大的生态功能，更没有把其生理与生态功能有机结合起来，在生态系统中给予综合认识。

1935年，Tansley首次提出了将生物间相互关系和环境条件通过物质的循环、能量的转换与流动联系起来为核心的生态系统理论。

菌根是陆地生态系统中生物量最大、分布最广、功能最齐全强大、占据最大生态位的超有机体，已经历了数亿年的演化和进化。由于是两种或两种以上生物构成的一个有机整体，菌根及其菌根真菌具有十分丰富的物种、生态系统和功能多样性，尤其是在地下通过形成庞大的菌根菌丝网络，几乎可以和所有植被中的各种植物联结起来，进行养分交换、能量流动和信息传递，从而最高效地充分利用有限的时间、空间和资源，保证植物根深叶茂，生生不息，整个植被繁荣昌盛。而且，通过植物间接与地上食物网相连，间接为动物提供了充足的食物资源和栖息空间，而动物的发展壮大，也有利于菌根真菌的传播分布，这样，使整个生态系统进入一个完整有序的正反馈良性循环。正是由于生物之间这种高效的共生关系，地球上的生灵才得以繁茂，而人类是最终受益者。可见，菌根在陆地生态系统中直接、间接和与其他生物协同发挥作用，在促进全球土圈内养分转化、吸收、利用、循环，维持大气成分平衡、保持水土、促进生物演化与分布、增加生物多样性、稳定全球生态系统具有重要意义。因此，作者首次提出关于菌根真菌稳定生态系统的原理是通过地下菌根菌丝网的直接作用和地上部食物网的间接作用来保护和增加生物多样性、稳定生态系统、实现生态平衡和提高环境安全性的理论。这一理论概括了菌根所具有的生理和生态功能与作用机制，可望为环境保护、退化生态的恢复治理提供新思维、新方法。

综上所述，无论从理论上、方法上、经济上还是生态上，均值得开展菌根学研究。

第三节 菌根学研究进展

一、菌根学研究发展的早期历史

早在1926年，Rayner就对菌根学研究的早期历史作了介绍。当时她把菌根学研究的历史分为三个时期：早期阶段1840~1880年；第二阶段1880~1900年和近期1900~1925年。Harley、Mosse和Schenck在1984年召开的第六届北美菌根会议(NACOM)上，分别对ECM和内生菌根的研究历史做了很好的回顾。2004年，Koide和Mosse又从菌根学各个研究领域的角度对AM的研究历史进行了总结分析。一致认为，1885年德国植物生理学家和森林学家Frank发

表的论文是菌根学研究的第一篇报告。“菌根”概念的提出具有划时代的意义，是人们开始对菌根进行科学研究的标志。可以说 Frank 是菌根学的奠基人。

我们知道，蘑菇、块菌等是与一定种类树木共生的。德国森林学家 Frank 在块菌生产上的重要研究成果是非常著名的。当时他受命于德国林业部，希望知道能否增加块菌的产量。在以橡树、山毛榉、鹅耳枥和榛等树木为试材的研究中，Frank (1885) 看到根系表面和细胞间隙有真菌的菌丝组织，能与这些根系正常地共生结合，并首次拟创了“菌根”(fungus-root, 即 mycorrhizas) 这个术语来描述土壤中一定种类的真菌与植物根系所建立的互惠共生体。两年后即 1887 年，他又看到许多植物尤其是兰科和杜鹃科，以及一些树木如白蜡树、槭树、悬铃木和红豆杉以另一种方式侵染形成菌根。为了相区别，他把前者称为 ECM，而把后者称为内生菌根。因此，最初将菌根划分成 ECM 和内生菌根的人还是 Frank。ECM 主要是由担子菌纲、子囊菌纲、半知菌纲等一些真菌侵染松科、杨柳科、壳斗科和桦木科等植物的根系所形成的一类菌根，其特征是菌根具有菌套(mantle)，部分菌丝进入根系皮层细胞间隙形成相互连接的网络结构即哈氏网(Hartig net)，真菌组织不进入细胞内部。因此，真菌组织不能进入根系皮层细胞内部，而只能进入细胞间隙及附着在根系表面的则属于 ECM；真菌组织可进入根系皮层细胞内部，则属于内生菌根。而内外(兼生)菌根可同时具有这二者的特点，即真菌组织既可在皮层细胞内部又可在细胞间隙和根系表面形成一定结构。继 Frank 的观察之后，已明显地看到一些健壮的植物与其形成大量菌根有关，这逐渐地被认为是有益的互惠共生。根据菌根的解剖特点，可将其分成多种类型。早在 1900 年，人们就知道分布最广的一种内生菌根真菌是能在植物根细胞内产生“泡囊”(vesicle)和“丛枝”(arbuscule)这两大典型结构而得名的泡囊-丛枝菌根(VAM)。最早对这类菌根进行描述和广泛研究的是 Frank 的弟子 Schlicht 和 Janse。1896 年 Janse 首先命名了“泡囊”，他也是第一个使用氢氧化钾染整株咖啡树的根系，受侵染的根系被染成红色；而由另一个法国人 Gallaud 拟创了“丛枝”来描述菌丝在根细胞内不断再生长形成花椰菜状的结构。

早在 Frank 发现菌根现象之前，对菌根真菌已有零星观察和描述。很多早期研究者将 AM 真菌大的球形接合孢子、厚垣孢子或泡囊错误地认为是子囊菌的子囊，而将其放在子囊菌亚门中。19 世纪(1809~1875 年)期间已描述的属有内囊霉属(*Endogone*)、硬囊霉属(*Sclerocystis*)和球囊霉属(*Glomus*)。自 1889 年 Paoletti 提出内囊霉科分类以后，1922 年，Thaxter 将 *Endogone*、*Sclerocystis*、*Glaziella* 和 *Sphaerocreas* 归入内囊霉科。同年，Bucholtz 研究了它们的有性生殖，指明这类真菌属于毛霉目。后来发现内囊霉科的一些真菌能形成 AM，这大大增加了人们对该类真菌研究的热情。然而，由于标本收集的困

难，这类真菌的分类研究一直进展缓慢，分类归属也非常混乱。

1840年，Link首先发现兰科植物根内有内生真菌（endophytic fungi）生长，以后不断有真菌与兰科植物根系共生的报道。例如，1847年 Reissek 首先报道了一种雀巢兰（*Neottia nidus-avis*）的菌根结构及其细胞内的菌丝。但真正揭开 OM 之谜的应归功于法国的 Bernard 和德国的 Burgeff。对 OM 的研究要比 AM 开展得早，也比较系统。许多成果对 AM 和 ECM 研究有启发作用。所发现大量的 OM 真菌都属于半知菌（Deuteromycotina）丝核菌属（*Rhizoctonia*），包括匍匐丝核菌（*R. repens*）、斑叶兰丝核菌（*R. goodyerae*）和立枯丝核菌（*R. solani*）。1929年，Caton 从一种兰科杓兰属（*Cypripedium*）植物上分离到真菌，并在培养中观察到其子实体的形成，故将它重命名为 *Corticium catorio*，归为伏革菌属（*Corticium*）。在培养基上成功地诱导和形成子实体，大大推动了 OM 真菌的分离和鉴定。

MM 也是人类最早发现并开展研究的菌根类型之一。Ungen、Lees、Ryland 等都先后对水晶兰植物根部的真菌进行了观察和研究，当时认为是寄生性真菌。直到 1881 年，Kamienski 深入研究了水晶兰根系真菌与水晶兰之间的关系，提出水晶兰是由根系真菌提供营养物质的观点，从而开创了菌根学研究的新局面。

最早试图确定 ERM 真菌的类别，却引起争论。Rayner 主张植物的根被茎点霉（*Phoma*）类真菌侵染，菌丝从根部扩增，穿过枝条，进入花器官，那里是形成种子壳的部位。这种所谓的系统侵染被认为是种子发芽时期能被真菌侵染的根本，然后后期幼苗的生长都依赖于侵染的扩展。在那时，一些学者——非常有名的 Knudson 和欧洲的 Christoph，反对这种观点，他们主张系统侵染是不正常的，而且它并不是幼苗生长的前提，在灭菌条件下，仍有可能获得幼苗的正常生长，然后将此真菌再次接种保证获得同样典型的菌根。在 Koch 的主张中，他认为这是确定真菌类别的前提，但当它广泛应用于植物病理方面研究时，却在菌根侵染尤其是杜鹃花科（*Ericaceae*）植物中的研究被 Rayner 及其同事忽略。

1928 年，Doak 是第一个报道从 ERM 分离到寄生菌的学者，通过回接来证实越橘属（*Vaccinium*）植物在菌根上的地位。1937 年，Bain 在北美洲的杜鹃花科许多属植物中观察到的，与 Freisleben 在欧洲观测到的相吻合。他们发现生长在琼脂培养基的真菌产生黑色、生长缓慢的菌丝。这些基本特征在研究杜鹃花科及尖苞树科（*Epacridaceae*）植物的根系中重复被证实。

从 1885 年到 1950 年这 65 年中，ECM 的研究一直处于平稳进展阶段，尽管这期间进行了不少激烈的学术争论。此期终于证实了菌根对树木是有益而无害的结论，并开展了一系列有关 ECM 真菌生理、纯培养特性、生态、对树木生长和养分吸收作用等方面的研究。所有这些工作均走在内生菌根研究工作的前面。进入 20 世纪 60 年代，ECM 研究有了更快速的发展，一方面是由于科学技术的发

展与进步，为研究工作提供了先进的手段，大大推动了菌根研究。另一方面则在于 ECM 真菌自身的特点，即能进行纯培养，研究起来比较容易而加速了研究进展。例如，菌根超微结构、生理生化代谢、菌根真菌分离与鉴定及应用等方面领先于内生菌根的工作。

从 1885 年到 1950 年，欧洲大陆，首先是法国，其次是德国和意大利，对内生菌根研究做出了很多重大贡献。完美的观察描述、极大的研究热情，尤其是 OM 研究取得了重大成就。早期的解剖学与生态学观察是极好的，即使最近的观察，特别是电镜的应用，也许只是把这些观察结果推到一个更精确的基础上。

继早期的巨大进展之后，内生菌根研究陷入了论战之中，进入了可以比作“黑暗的中世纪”阶段。而此时 ECM 的研究继续前进，远远走在内生菌根的前面。AM 生理学、分类学的研究均是空白。但是，到了 20 世纪 50 年代，菌根学研究史上发生了戏剧性变化，菌根学研究进入了一个新的发展阶段。

二、菌根学研究主要进展

(一) 我国菌根学研究发展概况

我国菌根学研究起步较晚，开始于 20 世纪 50 年代。根据我国菌根学研究特点可将研究发展历程划分为 3 个阶段：

1. 初始阶段（1950~1980 年）

在 20 世纪 50 年代末首先对马尾松菌根开展了研究，发现菌根对苗木生长影响较大。本期的工作主要是集中在 ECM 真菌影响松属植物生长方面。70 年代末开始了 AM 的研究。

2. 快速发展阶段（1980~1995 年）

进入 80 年代以后，无论从研究内容来看，还是从研究队伍发展来看，我国菌根学研究进入迅速进展时期。该阶段有 3 个显著特点：①研究队伍年轻化，以中青年为主的科研队伍在大专院校、科研院所日益发展壮大起来；②以 AM 为主的内生菌根研究所占比例越来越大，已超过 ECM；③研究内容广泛而深入，主要涉及 AM、ECM、OM 等，许多研究结果达到或超过世界先进水平。例如，在 AM 真菌的分类、资源与生物多样性方面，迄今为止已经报道了 7 个属 115 种 AM 真菌（新记录种 103 个，新种 12 个），包括无梗囊霉属（*Acaulospora*）21 种，原囊霉属（*Archaeospora*）2 种，内养囊霉属（*Entrophospora*）3 种，球囊霉属 58 种，巨孢囊霉属（*Gigaspora*）3 种，类球囊霉属（*Paraglomeras*）1 种，盾巨孢囊霉属（*Scutellospora*）13 种，并不断有新种和新记录种报道；在

生理效应及生态学等方面开展了系统研究工作，提出了菌根真菌诱导植物抗病性的理论；对主要造林树种的菌根应用技术达到国际先进水平；在菌根研究技术方面，建立了测定 AM 真菌接种势的新方法 (Liu and Luo 1994)。这些工作使我国在世界菌根学研究领域处于相当的地位而占有一席之地。

3. 平稳发展阶段 (1996 年至今)

在这 10 年里，我国菌根研究队伍和研究内容基本上是平稳发展的，但在研究水平上更加深入和系统，许多科研工作已进入分子水平。例如，在 AM 真菌分类鉴定上已开始应用分子生物学技术 (郑世学等 2004a, 沙涛等 2004, 姚青等 2006, 董秀丽和赵文斌 2006)；设计了 3 对相应的用于嵌套式 PCR 扩增的分子探针，成功地跟踪或检测到特定的 AM 真菌，为 AM 真菌分子生态学研究提供了良好的工具；建立了用于检测多种 AM 真菌的嵌套式多重 PCR 技术 (Dong and Zhao 2005)。在菌根研究技术方面，设计了 AM 真菌的垂直平板定时转动培养及菌丝生长观察方法 (杨晓红等 2001)；建立了测定 AM 真菌侵染势 (Liu et al. 2006) 的新方法。

目前，国内已出版了多部菌根专著 (郭秀珍和毕国昌 1989, 弓明钦等 1997, 刘润进和李晓林 2000)，并不断有新的专著问世，每年发表的论文近百篇，而且高水平论文越来越多，我国菌根学研究经过几代人的不懈努力，在经历了初始阶段 30 年之后，便一跃奋起直追，奋力赶超世界先进水平。

(二) 国外菌根学研究发展概况

20 世纪 50 年代是菌根学研究发展的转折时期。在 1950~1960 年的 10 年间，研究 AM 的技术方法已基本确立。1953 年，英国女菌根学家 Mosse 创立了“纯盆培养法”来分离土壤中或根系内的 AM 真菌。1963 年，Gerdemann 应用线虫学家采用的“湿筛技术”从土壤中分离出 AM 真菌的孢子。这些方法的建立为以后 AM 研究奠定了基础，也标志着 AM 真菌分类学开始进入快速发展阶段，尤其最近 10 年更为迅速。目前已有近 200 种 AM 真菌，并不断地有新种报道，而且分类方法、分类概念和分类系统都有了新的发展。现代分子生物学和生化技术在分类学中的应用越来越受到重视。

1960~1970 年，AM 与 ECM 展开研究“竞赛”。此期研究者和研究报道数目迅速增加。许多试验是在温室内土壤灭菌条件下探索 AM 真菌对植物生长的影响。分类学上，1968 年 Gerdemann 和 Nicolson 两个人首先描述了第一个种。许多工作者研究了 AM 真菌与土壤中磷吸收的关系。也是在这 10 年里，第一篇关于杀虫剂和土壤熏蒸剂对菌根发育不良作用的报道颇引人注目。并开始探索 AM 真菌与植物病原菌的关系和 AM 的超微结构。

1970~1980年是AM研究全面进展的10年。本期有三个突出特点：①文献数量迅猛增长。在1969年召开的第一届NACOM上有关AM的论文只有两篇。1979年召开的第四届NACOM上则有73篇，增长了36倍。②研究方法不断完善及新技术新方法的应用，有力地推动了AM的研究进程。1970年，Phillips和Hayman改进了根系透明和染色方法，可通过显微镜快速镜检。1979年，Potter提出了一个“最大可能数”计算方法来测定土壤中接种物的含量。③研究内容更加广泛深入。诸如AM生理生化代谢（磷素生理、糖代谢、类脂生理、酶学研究等）、X射线、¹⁴C和³²P示踪技术的应用也全面展开。AM真菌与植物水分状况的关系在本期也开始了探索。分类学上也有了一定进展，1974年，Gerdemann和Trappe提出的检索表是比较完善的。

1980~2005年是菌根研究日益受到重视的25年。目前，全世界已出版菌根方面的专著达60余部（Smith and Read 1997, Peterson et al. 2004, Declerck et al. 2005）。从1990年开始在荷兰出版世界性的*Mycorrhiza*学报，这是有史以来第一份菌根学方面的专业期刊。美国西弗吉尼亚大学建立了“国际AM真菌保藏中心”，现在成为国际AM研究、培训及菌种保藏中心。国际科学基金资助的7大领域之一是“绿化与菌根”。当前不仅经济发达的国家如美国、英国、加拿大、澳大利亚、法国、意大利、瑞典、俄罗斯、新西兰、德国等，而且许多发展中国家，如印度、中国、马来西亚等也都在加紧研究与开发菌根。以往北美、欧洲、亚洲都有各自定期的学术会议，其中以北美菌根会议历史最久、最著名；自1996年8月首届国际菌根会议（ICOM）召开，随后每2~3年轮流在各大洲召开，2006年在西班牙召开第五届ICOM。研究人员的队伍不断扩大，参加菌根学研究的已不只是植物学家、微生物学家和病理学家了，更多的则是农学家、园艺学家、土壤学家、植物生理学家、生物化学家、生态学家和遗传学家等。随着新方法、新技术的不断建立，研究内容更加广泛，重点是在分子水平上的深入。菌根学研究已成为一项包括多种学科相互渗透的一门边缘生物科学。

三、菌根学研究动向与展望

目前，国外菌根学研究在许多领域已达到分子水平，分子生物学技术在菌根真菌分类与鉴定、生物多样性、生理学、分子生态学、系统学及种间种内关系等方面的研究工作中得到大量应用，而国内在此方面则刚刚起步，广度和深度都远远不够。

AM真菌的分类研究从最早的形态特征鉴定法到辅助以生物化学、免疫生物学等方法，再到今天以分子生物学方法为基础的系统分类方法，AM真菌分类方法不断得到完善，分类系统也越来越科学。Schüßler等（2001）和Schüßler

(2002) 的分类系统反映了 AM 真菌内部及其与其他真菌间的亲缘关系和进化地位,因而这一分类系统具有更强的科学性。随着各种科学技术尤其是分子技术和计算机多媒体技术的发展以及人们对 AM 真菌认识的不断深入,相信 AM 真菌分类学将会有更快更新的发展。

我国地域广阔,生态环境多种多样,菌根真菌资源十分丰富,但我国菌根学的研究工作与欧美等国相比还有很大差距,绝大多数地区的菌根真菌资源尚待调查,尤其是在某些特殊的环境中,很可能存在许多有利用和开发价值的菌根真菌。因此,菌根真菌资源调查工作亟待加强。菌根真菌具有生存环境多样、寄主种类多样、繁殖方式多样、代谢类型多样、功能多样等特点。我国开展菌根真菌多样性研究具有独特的优势。未来的研究工作应着重向以下几个方向发展:①森林生态系统、水稻田生态系统、草地生态系统和保护地(塑料大棚和温室)等生态系统中 AM 真菌多样性研究,应重点开展 AM 真菌物种多样性调查,以探明这些子系统中 AM 真菌种属构成、优势种群、种群丰度等资源状况,为进一步研究奠定基础;②生态系统中菌根真菌资源生态学研究,通过野外调查与室内分析相结合,应用数学分析等手段,以初步确定各生态因子尤其是不同子系统中关键限制性生态因子对菌根真菌分布频率、丰度、相对多度、均匀度、多样性指数等影响的特点;③生态系统中菌根真菌遗传多样性、功能多样性研究,在各子系统中设置试验、建立中长期试验观测点,以明确菌根真菌促进森林、作物和土壤健康、增加农业生产、改善生态环境乃至维持生态平衡的重要作用。

AM 真菌纯培养技术还没有突破,部分 ECM 真菌也不能获得纯培养。这对于菌根真菌的分类鉴定、菌剂的生产 and 应用推广是一个重要限制因素。从生理生化代谢水平上继续探索这些真菌的纯培养技术是十分必要的,在近期可望获得突破性进展。

菌根真菌在养分的吸收和运转过程中发挥着不可替代的作用。由寄主植物根皮层细胞的质膜和菌根真菌丛枝质膜共同形成的真菌-植物界面是营养物质交换的场所。菌根内进行的养分交换不仅存在主动运输机制,还存在精细的调控系统。虽然利用同位素示踪、原位化学定位和活体荧光等技术对菌根真菌吸收和转运矿质养分的机制做了多方面的研究并有了较为深刻的认识。当前和今后还应着重从细胞水平和基因水平上解释菌根真菌促进植物对营养物质吸收和转运的机制,甚至通过胞间信号传导分析和植物-AM 真菌共有基因的研究,有助于揭示这一共生机制。

菌根真菌具有提高寄主植物抗病性、抗旱性、抗盐性等抗逆性,但对有关作用机制的研究还相当薄弱,要加强菌根生理学的研究。例如,对于菌根真菌生物修复污染土壤的机制研究,应主要利用同位素示踪技术和分子生物学技术开展工作,以探索菌根真菌如何促进污染物的吸收或运输、迁移或转化、积累或降解等

过程，这对于揭示菌根真菌生物修复作用机制是必要的。

生态因子对菌根及其菌根真菌的影响是菌根生态学研究的重要内容。深入系统研究菌根真菌与生态因子尤其是与其他土壤微生物之间的相互作用，为菌根真菌的应用及与其他有益菌根围微生物的联合应用提供理论基础。今后可以考虑向以下方向发展：①设计多因子试验，研究多种生态因子的综合作用；②研究菌根真菌与其他生物的相互作用；③研究生态系统中调控菌根真菌多样性的途径，在不同子系统中并结合室内试验，探索和评价调控菌根真菌物种和功能多样性的各种技术措施，从而为菌根真菌发挥作用创造良好的条件，为菌根真菌生物肥料和生物农药的开发和应用提供理论和技术基础，为菌根真菌在田间的实际应用提供依据和技术。

高效菌种筛选、驯化与菌根菌剂的商业化生产是菌根学研究的一个重要方向。菌种筛选工作还远不能适应生产上的需要。今后应针对不同植物和环境条件筛选高效菌株，尤其是极端环境中的菌根真菌很可能具有特殊的生物学特性，对其进行筛选和驯化后，可能获得能降解多种污染物的优良菌种。另外，分子生物学技术的发展也为构建高效修复污染土壤的基因工程菌提供了可能。ECM 菌剂的生产效益已初具规模，而 AM 菌剂的生产由于该类真菌还无法纯培养，目前只能采用毛氏纯盆培养法、静止液培法、流动液培法、喷雾液培法等来生产，成本很高，限制了其大面积的应用。建立适合我国国情的菌根菌剂生产线及其应用配套技术是摆在我们面前的一项紧迫任务。

可以预见，在了解各子生态系统中生物之间、生物和环境之间物质交换，能量、信息与基因的传递规律的基础上，研究菌根真菌多样性在农业生态系统中的演化特点，保持农业生态系统可持续发展，促进农、牧业生产，为开发相关的配套技术奠定基础是十分有意义的。在不同植被、作物、土壤、栽培条件和模式、不同层次、不同规模下，广泛应用菌根生物技术及其相关的配套技术，就能充分利用时、空、光、热、水等资源，以达到高产高效的生物共生互利模式，大大提高农林牧业经济效益和生态效益。

第二章 菌根的形态解剖学特征

菌根在生物界发生发展的历史是非常悠久的。大约在 3.7 亿年以前，属于泥盆纪的古蕨类植物根的化石中，就明显看到有类似现在 AM 的结构（Kidston and Lang 1921）。在一些古老的碳酸盐沉积物地层中，也发现许多具有 AM 状石松类植物和裸子植物的化石。这表明菌根真菌早在高等植物产生以前，就已经同古老的陆生植物形成了共生体。它们同植物一起共同进化发展，在陆生植物的形成和进化中起了重要作用。它们一直保持着同植物根器官营共生的生活方式。当植物从水生环境转向陆生过程中，“土壤”是不适于植物生长的，而那些同菌根真菌共生的植物，能在岩石基质或缝隙中生存下来。现在松柏科和壳斗科植物的 ECM 大约出现在 1 亿年前的白垩纪，OM 大约出现在 4000 万年前的新生代第三纪；形成最晚的是 EEM，大约不到 4000 万年的历史。

根据菌根形态解剖特征、菌根真菌种类和植物种类，通常将菌根分为 AM、ECM、EEM、ARM、MM、ERM 和 OM（表 2-1）。这 7 种类型菌根的形态解

表 2-1 菌根类型及其特点

特点	菌根类型						
	丛枝菌根	外生菌根	内外菌根	浆果鹃类菌根	水晶兰类菌根	欧石南类菌根	兰科菌根
菌丝隔膜	— (+)	+	+	+	+	+	+
菌丝进入细胞	+	—	+	+	+	+	+
菌鞘	—	+	+ (—)	+	+	—	—
哈氏网	—	+	+	+	+	—	—
胞内菌丝圈	+ —	—	+	+	—	+	+
菌丝二叉分枝	+	—	—	—	—	—	—
泡囊	+ —	—	—	—	—	—	—
菌根真菌	球菌纲	担子菌纲 子囊菌纲 半知菌纲 接合菌纲	担子菌纲 子囊菌纲	担子菌纲	担子菌纲	子囊菌纲 半知菌类 担子菌纲	担子菌纲 半知菌类
寄主植物	苔藓植物 蕨类植物 裸子植物 被子植物	裸子植物 被子植物 蕨类植物	裸子植物 被子植物	欧石南类	水晶兰类	欧石南类	兰科植物

依据 Harley (1989)，并做改进。“+”和“—”分别表示“有”和“无”；(+)有时存在，(—)有时不存在

剖学特征各不相同，了解和掌握这 7 种类型菌根的形态解剖学特点，对于识别和研究菌根是非常必要的。

第一节 外生菌根

ECM 是由 ECM 真菌菌丝体侵染寄主植物尚未木栓化的吸收根形成的，其菌丝体不进入细胞内部，而仅在根系表面和细胞壁之间延伸生长；在植物吸收根表面，形成一层由 ECM 真菌的菌丝体紧密交织而成的菌套，菌套表面可见许多外延菌丝；在根系皮层细胞间隙形成类似网格状的结构，即“哈氏网”。形成菌根的吸收根肥大而短粗，分支或不分支，并具有一定的特殊形状和颜色（图 2-1），顶端不具根冠，也没有根毛，所以用肉眼很容易发现。菌根颜色主要决定于 ECM 真菌种类的颜色，有时也会随着寄主植物种类和环境条件的不同而变化。菌根的形状因寄主植物种类和 ECM 真菌的不同差异很大。根据这些形态解剖特征，可以判断和辨别菌根的种类。

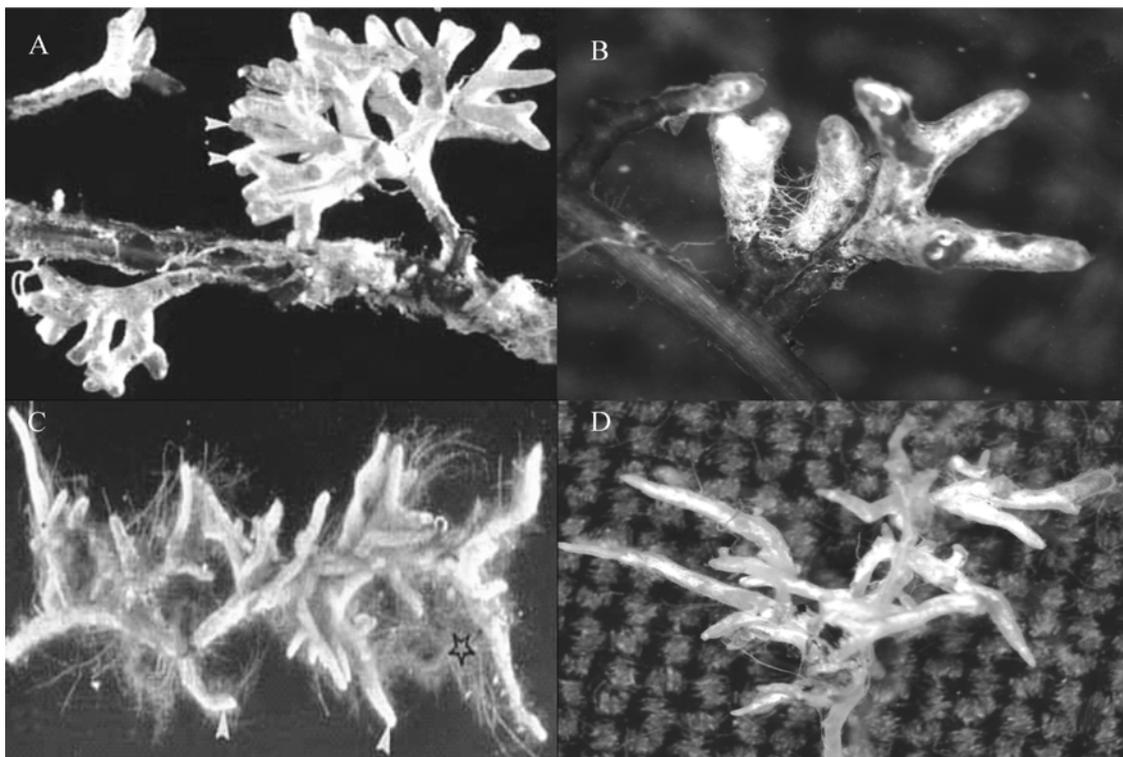


图 2-1 无菌条件下合成的 4 种外生菌根形态

A. 辐射松 (*Pinus radiata*) 与毒蝇鹅膏菌 (*Amanita muscaria*) 形成的外生菌根，箭头示高度分叉的短根和根尖。由 Nick Malajczuk, Randy Molina 和 Jim Trappe 博士提供。B. 灰疣硬皮马勃 (*Scleroderma verrucosum*) 湿地松 (*Pinus elliotii*) 根系上合成的外生菌根。C. 花皮桉 (*Eucalyptus maculata*) 与 *As-traeus pteridis* 形成的外生菌根，箭头示相对不分支，星号处示菌丝束。由 Nick Malajczuk、Randy Molina 和 Jim Trappe 博士提供。D. 尾叶桉 (*Eucalyptus urophylla*) 与光硬皮马勃 (*Scleroderma cepa*) 形成的外生菌根

一、外生菌根的形态

ECM 的形态有几个主要样式, Agerer 曾给予总结。真菌或植物可能影响 ECM 的形态。虽然寄主植物在菌根形成上是最重要的组成部分, 但真菌能够在一定程度上控制菌根的最终形态。1999 年, Bradn 用不同的真菌侵染欧洲水青冈 (*Fagus sylvatica*) 及 1992 年 Pillukat 和 Agerer 用黄白红菇 (*Russula ochroleuca*) 真菌侵染不同的树种的试验也证实了上述结论。环境因素如土壤条件等也影响菌根的形态。

(一) 颜色

菌根颜色各种各样是 ECM 重要形态特征之一, 1973 年, Zak 阐述了菌根颜色在菌根分类上的价值。ECM 颜色变化主要取决于 ECM 真菌菌丝体颜色、菌套厚度以及寄主植物根部皮层颜色。例如, 土生空团菌 (*Cenococcum geophilum*) 形成的菌根, 从幼嫩期到老熟期都不发生变化, 始终是黑色; 而 *Lactarius deterrimus* 的菌根从幼嫩到老熟, 颜色可由黄绿色变深绿色 (Agerer 1986); 彩色豆马勃 [*Pisolithus tinctorius* (Pers.) Coker et Couch] 形成的菌根基本上是黄褐色; 多根硬马勃 (*Scleroderma polyrhizum* Pers.) 形成的菌根也是黄褐色; 陆生卧孔菌 [*Poria terrestris* (DC.) Sacc.] 形成的菌根有蓝色、橘黄色或玫瑰色; 而毒红菇 [*Russula emetica* (Schaeff. ex Fr.) Fers. ex Gray] 形成的菌根则是粉红色。

幼嫩菌根与老熟菌根的颜色, 以及新鲜菌根与采集后的菌根颜色不是一成不变的, 而且容易随环境条件改变而变化, 因此, 对菌根形态或颜色鉴定描述时, 应注意其变化, 这些仅能作为鉴定时的参考。为了更加正确描述, 一般可固定一个观察条件, Agerer 在一个体视显微镜下, 规定用日光型光源照射、黑色背景下进行观测的固定条件, 与标准色谱进行比对, 以便准确记载。尽管如此, 在菌根分类鉴定时, 其形态及颜色仍只供参考。

(二) 形状

常见的 ECM 可分为单轴状 (或称棒状)、二叉分枝状、羽状、珊瑚状、塔状、块状、疣状或不规则状等。单轴状菌根往往不分枝, 形成一个短棒状, 如杨属 (*Populus*) 和桉属 (*Eucalyptus*) 树种就常常形成单轴状菌根。二叉状分枝是菌根前端再分出两个同等或近似的分叉, 其菌套基部联成一体, 各种松树及桦

树的菌根多数属于二叉分枝，仅少数属单轴分枝。珊瑚状或鹿角状菌根是在二叉分枝基础上再次进行二叉分枝，从而形成珊瑚状。羽状分枝型菌根一般有一主轴，主轴的两侧近乎平行排列着短的菌根，越在端部越短，形状似羽毛而得名。如桉树与 *Hebeloma* 形成的菌根就常呈羽状。塔状菌根主轴明显，在主轴四周都可长出多排近乎平行的小菌根，愈靠端部其小菌根愈短，形成宝塔状，常见壳斗科 (Fagaceae) 树木菌根就属此类。疣状菌根主轴极短，在这个短轴上密集着生许多短而小的二叉状分枝的小菌根，如红松 (*Pinus koraiensis*) 菌根就常呈疣状或根瘤状。块状菌根或称球型菌根由许多细小菌根簇拥丛生而成，其外由一层密集的菌丝体包围，状似马铃薯块茎，有时若干个菌根集成一团，呈小绒球状，如乳牛肝属 (*Suillus* sp.) 真菌在松树上就可形成这种菌根。此外，不规则分叉的菌根一般是在二叉分枝或羽状分枝的基础上，由于某些菌根的不均匀生长而成，有时分枝菌根的长度可超过主轴的长度。一般说来，同属植物之间，其 ECM 的形态及分枝情况没有明显的差异。

ECM 分枝状况还与 ECM 真菌种类有关。例如，土生空团菌和粘云杉根菌 (*Piceirhiza gelatinosa*) 形成的菌根常呈二叉状、珊瑚状或疣状；沥青色乳菇 (*Lactarius picinus* Fr.) 和绒白乳菇 (*L. vellereus* Fr) 就常常形成塔型菌根；而西澳黏滑菇 (*Hebeloma westraliense* Bougher, Tommerup and Malajczuk)、黄口蘑 [*Tricholoma vaccinum* (Pers. : Fr.) Quel.] 常常形成羽状菌根。

二、外生菌根的结构

ECM 由菌套、哈氏网、外延菌丝 (extraradical hyphae)、菌索 (rhizomorph) 以及菌核 (sclerotium) 等几部分组成。

(一) 菌套

植物吸收根表面由于受到根系分泌物的影响，ECM 真菌的菌丝体以及孢子聚集在根系周围繁殖，层叠交织，紧紧地包围着吸收根，形成一层或厚或薄的菌丝层，即菌套。菌套重量可占吸收根重量的 25%~40%。因此，它不仅是进行吸收作用的器官，也可能是一个贮藏养分的器官。

菌套层的厚度变化较大，薄的仅几层松散的菌丝，厚的则由几十层菌丝组成，厚度可达 60~100 μm ，而有的很薄，甚至几乎观测不到菌套。大多数菌套厚度为 30~40 μm 。菌套表面形状、颜色、质地也有很大变化 (图 2-2)。有的较光滑，有的呈絮状、网状或颗粒状。1885 年，Frank 在描述欧洲鹅耳枥 (*Carpinus betulus*) 和欧洲水青冈菌根时，将菌套表面特征分为三类：①菌丝密集

型组织，其外面有许多外延菌丝；②密丝组织，但外延菌丝少；③表面光滑，为拟薄壁组织，表面无外延菌丝。用扫描电镜对新英格兰桉（*Eucalyptus nova-anglica*）3种菌根菌套进行观测，其表面结构差异很大。土生空团菌形成的菌根表面在光学显微镜下呈现波纹状，扫描电镜显示，这些波纹由紧密而平行排列的菌丝组成，并且从星状的中心射出；彩色豆马勃形成的菌根表面由菌丝密集交织而成，紧贴于根表；而星裂硬皮马勃（*Scleroderma geaster* Fr.）形成的菌根，菌丝体仅疏松地排列在根表。此外，还有人发现菌根套表面还有其他特征，如纹饰特征、菌丝联结以及分泌物等。如 *Lactarius deterrimus* 和黑乳菇（*L. picinus*）在云杉上形成的菌根具有乳汁分泌物，这是识别由乳菇（*Lactarius*）属真菌所形成菌根的重要特征。

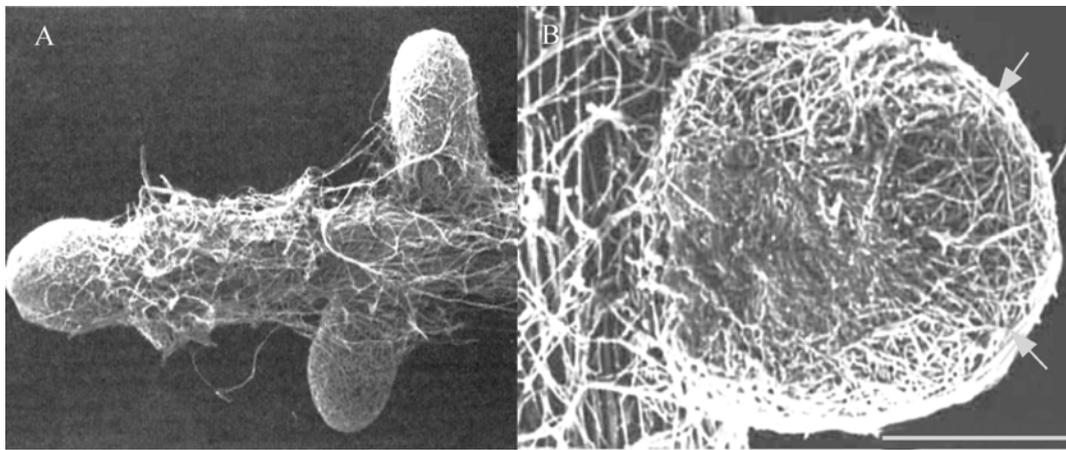


图 2-2 外生菌根的菌套

A. 桉树外生菌根的羽状分枝和发育良好的菌套（扫描电镜照片，由加拿大 Guelph 大学 H. B. Massicotte 和 R. L. Peterson 博士提供）；B. 彩色豆马勃（*Pisolithus tinctorius*）侵染北美乔松（*Pinus strobus*）在根表形成的菌套，箭头示密集的菌套菌丝（引自 Piché et al. 1983）

不同菌套切面解剖学特征也存在很大差异，结构可以从简单的长轴组织到紧密复杂的拟薄壁组织。桉树菌根菌套的长轴组织还可以进一步分成毡状长轴组织和网状长轴组织；拟薄壁组织又可分为规则状和不规则状薄壁组织。但是，在超显微结构中，菌套菌丝与子实体菌丝差异并不大，如 *Tuber albidum* 的菌套菌丝和子实体的菌丝相似。子囊菌形成的 ECM，菌丝分隔处往往有伏鲁宁体，而担子菌形成的 ECM 菌套菌丝细胞可以看到双核。1973 年 Mark 指出，菌套菌丝的表面有一层不定形物，稍加浸解后，露出两层微纤丝，内层排列比外层规则，这与其他真菌的情况一致。担子菌形成的菌根，菌套菌丝上还可以看到桶孔隔膜。菌套菌丝绝大多数是活细胞，最表层菌丝相互分离，而内层菌丝由电子透明的胞间物质相互连接成拟薄壁组织。

Agerer (1991) 定义描述了 15 种不同的菌套表面样式，菌套各种特征会随