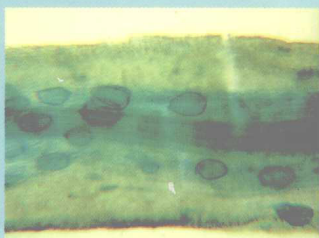


Arbuscular Mycorrhizal
Research and Application of Horticultural Plants

园艺植物 丛枝菌根研究与应用



吴强盛 著



科学出版社
www.sciencep.com

Arbuscular Mycorrhizal Research and Application
of Horticultural Plants

园艺植物丛枝菌根 研究与应用

吴强盛 著

科学出版社

北 京

版权所有,侵权必究

举报电话:010-64030229;010-64034315;13501151303

内 容 简 介

本书是关于丛枝菌根在园艺植物中的生理生态作用及丛枝菌根真菌在园艺植物上的应用及管理技术的专著。全书在结合作者的研究成果和国内外研究成果的基础上,围绕园艺植物丛枝菌根,从丛枝菌根的建立、形态结构、生理生态功能、真菌多样性、共生体的管理和接种技术等多个方面进行阐述。本书的特点是突出学科性,强调丛枝菌根真菌的应用和管理技术。章节安排上注重系统性、可读性,使读者通过本书既可掌握丛枝菌根的一般知识,也可了解园艺植物丛枝菌根的研究与应用。本书的出版能延伸一个新的园艺学科研究方向——丛枝菌根。

本书可作为高等院校园艺专业本科或研究生选修课程教材,也可供从事园艺、土壤微生物学的研究人员或其他农业科技工作者参考使用,还可作为菌根科研人员的参考资料。

图书在版编目(CIP)数据

园艺植物丛枝菌根研究与应用/吴强盛著. —北京:科学出版社, 2010.7

ISBN 978-7-03-028317-7

I. 园… II. 吴… III. 园林植物—丛枝菌属—研究 IV. S68

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2010)第 137687 号

责任编辑:高 嵘 责任校对:王望容
责任印制:彭 超 封面设计:苏 波

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>

武汉市科利德印务有限公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2010 年 7 月第 一 版 开本: B5(720×1000)

2010 年 7 月第一次印刷 印张: 13 1/4

印数: 1—1 800 字数: 257 000

定价: 48.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

前 言

园艺植物根围存在大量的微生物,其中一种古老的微生物丛枝菌根真菌就能与园艺植物根系建立互惠共生体——丛枝菌根。这种共生体能够在根系外形成发达的根外菌丝,帮助园艺植物吸收水分和矿质营养。凡是园艺植物能健康生长的土壤,都可找到一种或多种丛枝菌根真菌,没有它的存在反而是不正常的。假如人们在生产实践中无意地破坏土著丛枝菌根真菌,往往会导致园艺植物严重的营养缺乏症。因此,丛枝菌根对园艺植物健康生长至关重要。但是,人们在认识丛枝菌根对园艺植物重要性上曾经出现过误区。例如,1944年 Neill 对新西兰、澳大利亚和库克岛的柑橘根系调查后发现,大多数柑橘根系有丛枝菌根存在,丛枝菌根对柑橘树体无利也无害。因而,丛枝菌根在果树上的研究在 20 世纪中期一度处于低谷。1969 年美国农业部在实行“植物卫生防护”计划中规定柑橘苗圃的土壤必须用溴化甲烷熏蒸,以消除苗木的疫菌病害、线虫及杂草等。然而这项计划启动不久,在柑橘田间就观察到经过溴化甲烷熏蒸的柑橘幼苗矮小,生长衰弱,叶缘坏死,叶片枯瘦失绿,呈现缺磷的症状。当时认为这种现象可能是溴的毒害所致,可通过施入磷肥矫正这种现象。Kleinschmidt 和 Gerdemann 在 1972 年进行的研究表明,在溴化甲烷熏蒸及蒸气灭过菌的土壤中接种 *Glomus mosseae* 的失绿柑橘迅速恢复正常生长,从而认为溴化甲烷及蒸气灭菌杀死了土著丛枝菌根真菌才导致植株生长被抑制的现象。至此,丛枝菌根在果树上的研究才开始活跃起来。许多发达国家(如西班牙、美国、澳大利亚、日本)和发展中国家(如印度)都十分重视丛枝菌根真菌在园艺植物上的研究与应用,已经在菌根形态结构、物种多样性、生理生态、应用等不同角度展开广泛深入的研究,取得丰硕成果。

当浏览国内外有关菌根方面的专著时,发现这些著作都是围绕菌根学的研究与进展进行编著的,而缺少某一学科菌根方面的著作。从 2003 年以来,作者就开始着手积累大量的相关资料,也围绕果树特别是柑橘丛枝菌根展开大量的研究。本书是作者多年积累的研究成果,并结合国内外同行的研究特别是观赏植物和蔬菜丛枝菌根的研究与应用。全书共分八章,围绕丛枝菌根的建立、形态结构和功能、园艺植物丛枝菌根的生理生态功能、园艺植物丛枝菌根真菌的生物多样性、园艺植物丛枝菌根共生体的管理和接种技术等多个方面阐述,使读者一方面可以掌握丛枝菌根的知识,另一方面也可了解丛枝菌根在园艺学科中的研究与应用。



本书的出版得到了国家自然科学基金项目(编号:30800747)和国家自然科学基金项目配套经费(长江大学,编号:2008ZP004)的资助,在此表示衷心的感谢。同时,感谢我的导师夏仁学教授将我带入到菌根的研究,并给予大量的经费(国家科技部三峡移民开发专项资助项目,编号 2002EP090016、2003EP090018、2004EP090019)进行柑橘菌根的研究。书中引用了国内外同行的大量文献,在此一并表示由衷的感谢!

近年来丛枝菌根的研究日新月异,由于作者的知识水平有限,书中的不足之处在所难免,敬请读者提出批评建议。

吴强盛

2010年3月4日于古城荆州

E-mail:wuqiangsh@163.com

目 录

第一章 菌根概述	(1)
第一节 菌根概况	(1)
一、菌根的进化	(1)
二、菌根的历史	(2)
三、菌根的分类	(4)
四、丛枝菌根真菌的分类	(6)
第二节 国际园艺植物丛枝菌根研究概况	(8)
一、果树研究历程	(8)
二、蔬菜研究历程	(13)
三、观赏植物研究历程	(14)
第三节 国内园艺植物丛枝菌根研究概况	(15)
一、果树研究历程	(15)
二、蔬菜研究历程	(18)
三、观赏植物研究历程	(19)
第二章 丛枝菌根的形态结构与功能	(20)
第一节 根外结构与功能	(21)
一、根外菌丝(external hyphae)	(21)
二、侵入点(entry point)	(24)
三、根外孢子(extraradical vesicle)	(25)
第二节 根内结构与功能	(25)
一、根内菌丝(internal hyphae)	(25)
二、丛枝(arbuscule)	(27)
三、泡囊(vesicle)	(29)
第三章 丛枝菌根建立的生物学	(31)
第一节 菌丝接触根前共生信号的产生和传导	(32)
一、寄主植物根系分泌的信号	(32)
二、丛枝菌根真菌释放的信号	(33)



第二节 附着器的形成与菌丝的入侵	(35)
一、附着器的形成	(35)
二、菌丝的侵入	(36)
三、防御反应	(37)
第三节 共生体建立过程中的信号转导	(39)
一、丛枝的生长、发育	(39)
二、根外菌丝	(40)
三、泡囊的生长	(40)
四、土生辅助细胞的生长	(41)
五、基因表达	(41)
第四章 园艺植物丛枝菌根真菌的资源及多样性	(43)
第一节 园艺植物菌根的类型	(43)
一、外生菌根	(43)
二、丛枝菌根	(43)
三、欧石南菌根	(45)
四、混合菌根	(46)
五、不产生菌根	(46)
第二节 园艺植物丛枝菌根真菌的资源	(47)
一、丛枝菌根真菌资源	(47)
二、发现/调查的园艺植物根际丛枝菌根真菌资源	(54)
第五章 园艺植物丛枝菌根的生理作用	(59)
第一节 丛枝菌根与园艺植物生长的关系	(59)
一、促进生长	(59)
二、抑制生长	(62)
第二节 丛枝菌根与园艺植物矿质营养的关系	(63)
一、丛枝菌根与园艺植物吸收 N 的关系	(64)
二、丛枝菌根与园艺植物吸收 P 的关系	(69)
三、丛枝菌根与园艺植物吸收其他大量元素的关系	(75)
四、丛枝菌根与园艺植物吸收微量元素的关系	(76)
第三节 丛枝菌根与园艺植物水分代谢的关系	(78)
一、丛枝菌根真菌与土壤水分的关系	(79)
二、正常水分下丛枝菌根对园艺植物水分代谢的效益	(80)
三、干旱条件下丛枝菌根对园艺植物水分代谢的效益	(82)

四、丛枝菌根改善园艺植物水分代谢的作用机制	(85)
第四节 丛枝菌根与园艺植物抗病/虫性的关系	(91)
一、丛枝菌根对园艺植物病原物的影响	(92)
二、丛枝菌根真菌改变园艺植物病原物抗性的机制	(95)
第五节 丛枝菌根与园艺植物其他非生物胁迫的关系	(100)
一、盐胁迫的响应	(100)
二、温度胁迫的响应	(108)
第六章 园艺植物丛枝菌根的生态作用	(112)
第一节 丛枝菌根真菌的生态分布	(112)
一、广泛性	(112)
二、不均衡性	(113)
第二节 丛枝菌根真菌在生态系统中的作用	(113)
一、丛枝菌根与生态系统物质循环	(114)
二、丛枝菌根真菌与植物多样性	(116)
三、丛枝菌根真菌与生态系统修复	(118)
第三节 影响园艺植物丛枝菌根发育的生态因子	(123)
一、寄主植物	(123)
二、土壤	(124)
三、气候	(126)
四、其他	(126)
第七章 园艺植物丛枝菌根真菌的繁殖与应用	(128)
第一节 丛枝菌根真菌的繁殖技术及其在柑橘上的实例	(128)
一、丛枝菌根真菌的繁殖技术	(128)
二、园艺植物丛枝菌根真菌的繁殖技术:以柑橘为例	(133)
第二节 园艺植物丛枝菌根真菌的保存和接种技术	(134)
一、保存	(134)
二、检测	(136)
三、接种	(138)
第三节 丛枝菌根真菌在果树上的应用	(140)
一、丛枝菌根真菌——果树上的一种新型生物肥料	(140)
二、丛枝菌根真菌在果树上的具体应用	(145)
第四节 丛枝菌根真菌在蔬菜和观赏植物上的应用	(147)
一、丛枝菌根真菌在蔬菜上的应用	(147)
二、丛枝菌根真菌在观赏植物上的应用	(148)



第八章 园艺植物丛枝菌根的管理·····	(150)
第一节 丛枝菌根接种体的管理·····	(150)
一、接种剂量·····	(150)
二、接种时间·····	(150)
三、接种类型和方式·····	(151)
第二节 园艺措施对丛枝菌根生物技术的影响·····	(155)
一、土壤消毒·····	(155)
二、化学处理·····	(156)
三、栽培基质·····	(156)
四、施肥·····	(157)
五、修剪·····	(159)
六、土壤翻耕·····	(159)
七、植物轮作·····	(160)
八、灌溉·····	(160)
九、果园生草·····	(161)
十、植物生长调节剂·····	(162)
第三节 组培植株的丛枝菌根管理·····	(163)
一、组培苗的培养基质·····	(164)
二、育苗基质中 P 素含量·····	(164)
三、与其他微生物的联合接种·····	(165)
第四节 菌根围的管理·····	(165)
主要参考文献·····	(167)

第一章 菌根概述

第一节 菌根概况

一、菌根的进化

世界上广泛分布的许多陆生植物至少与 7 种菌根真菌类型中的一种建立互惠共生体——菌根(mycorrhiza),其中丛枝菌根(arbuscular mycorrhiza)是最广泛存在的,能在大约 80% 的陆生植物种类中观察到这种结构。Kidston 和 Lang(1921)基于对早期泥盆纪植物的解剖学观察,发现了一个内生共生体结构,包括菌丝末端的厚垣孢子(类似丛枝菌根真菌厚垣孢子)、无隔膜菌丝、菌丝圈、类似的泡囊等,从而得到丛枝菌根共生体在陆生植物起源中具有重要作用。许多证据已充分证明,丛枝菌根至少起源于 4 亿年前,在漫长的历史长河中这些结构没有发生改变。首先,来自苏格兰莱尼埃燧石层(Rhynie chert)中化石植物大阿格劳木(*Aglaophyton major*,最早期的陆生微观植物)的化石根系中发现了无隔膜菌丝和细微的分枝菌丝结构,类似现在的“丛枝”(Remy et al.,1994;Taylor et al.,1995);横断面岩石上发现的孢子也近似 *Glomus* 属的孢子形态(Hass et al.,1994)。其次,基于 18S rDNA 核酸序列分析,对未损坏的、已经识别的 6 个属中的 5 个属少量样品采用分子钟(molecular clock)进行年龄估计(Simon et al.,1993)。最后,丛枝菌根共生体在早期植物种类中普遍存在,没有丛枝菌根出现的植物仅仅局限于某个属上(Trappe,1987)。

关于丛枝菌根真菌的起源,各种假设相继提出,认为共同祖先地衣共生菌(mycobiont)分离出一个单源的群体可能是丛枝菌根真菌的起源。Pirozynski 和 Malloch 在 1975 年认为,形成的半水栖藻类和水栖的卵菌真菌是丛枝菌根真菌的起源。著名的菌物学家 Morton 持反对意见,于 1990 年认为一种污水生物的结合菌门真菌可能与许多陆生植物一起生活,这种真菌证实是 *Geosiphon pyriforme*,尽管 *Geosiphon pyriforme* 不能与高等植物建立共生关系,但是在形态和分子水平上隶属于 *Glomus* 世系。*Geosiphon pyriforme* 能纯培养但很困难,扮演一个寄主充当念珠藻类菌丝进行光合和生物固氮,可产生一个典型的 *Glomus* 属种类的



相似之处。越来越多的分子生物学试验表明,*Geosiphon pyriforme* 的18S rRNA 基因一个保守区域的核酸序列与球囊霉亚目的高度相似。

基于化石和 *Geosiphon pyriforme* 的研究,丛枝菌根共生体最可能来自 *Glomus* 的世系(Morton,2000)。一旦共生建立,地衣共生菌开始与藻类建立互惠共生,至少4亿年前丛枝菌根真菌从地衣共生菌中分离出来,形成一个独立的分支。丛枝的进化与植物多样性的爆发在时间上是共同进化的。因此,丛枝菌根真菌与植物进行了兼容性选择。在漫长的古老植物进化历史过程中,丛枝菌根真菌也随之演化,共同保持共生生活的亲密关系,共同发展并一直沿留下来。

据分析,其他类型的菌根植物比丛枝菌根类植物生存的历史要晚得多。现代的松柏科和壳斗科植物的外生菌根,大约出现在1亿年前的白垩纪时代;兰科植物的菌根大约出现在4000万年前的新生代第三纪;而内外生菌根形成的时间最短,形成历史大约不到4000万年(弓明钦等,1996)。

在陆生植物生态和进化的角度方面,具有丛枝菌根的植物通常具有高种群丰富度,而具有外生菌根的植物多数出现在低种群丰富度的树木上(Malloch et al., 1980)。然而,具有外生菌根的植物根系能够与高种群丰富度的真菌(>5000)形成共生体,形成丛枝菌根的植物根系有较低的种群丰富度真菌(>100)。

二、菌根的历史

在19世纪40年代初期,许多科学工作者如 Unger、Ryland、Lees 等都观察到水晶兰(*Monotropa hypopitys*)根部常被一层稠密的真菌菌丝体包围着,并认为这是水晶兰的寄生真菌。1840年,Hartig 描述了松树根系上存在一个菌丝套和胞内菌丝网络,遗憾的是 Hartig 把这些结构当作根系的一个稳定的周皮和根系细胞的一个特殊细胞壁结构,后人为了纪念他的成就将外生菌根中的胞内菌丝网络称为哈氏网(Hartig net)。1874年 Bruchmann 改正了 Hartig 的观点,阐述菌套和哈氏网是真菌组织。1877年 Pfeffer 描述了兰科根际的真菌一个生理功能类似于根毛。波兰的植物学家 Kamienski 在1881年描述了一种未知的真菌与水晶兰的根系建立了一种互助关系,描述了根系菌套的详细形态学结构存在,推断这种真菌是一种没有叶绿素的腐生微生物生活在土壤中,根系从土壤中吸收的所有可溶性矿质营养必须经过这个真菌区域,因此认为这种真菌对植物是有益的,并非寄生菌。1882年,Kamienski 对水晶兰、松树、山毛榉等植物进一步地调查并精确地描述了这种互助关系的形态学和解剖学特征,再次地证实这种关系不是腐生的。Kamienski 是第一个描述根系受侵染现象的人,有真菌存在的根系分支多,在根尖没有观察到真菌菌丝,菌套存在于根系上,菌丝分叉侵入到根系表皮细胞,在皮层细胞形成一个网络。Kamienski 的两项工作完全改变了19世纪40年代初研究工作者的观点。因此,在菌根的研究工作上 Kamienski 是优先于德国森林学家

Frank(图 1-1)的,只是他没有提出菌根这个名词,并缺乏试验的证据去证明这种真菌是水晶兰的伙伴。所以,在 1885 年当 Frank 的研究工作报告后 Woronin (1885)特别强调,Kamienski 是第一个认识并描述在水晶兰上真菌与植物间存在一个关系的人。

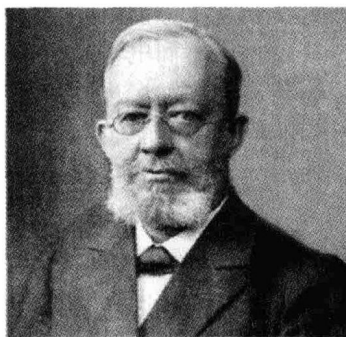


图 1-1 Albert Bernhard Frank(1839—1900)

1880 年,Reess 描述了松树(*Pinus sylvestris*)被一种真菌寄生感染,并命名为粒状大团囊菌(*Elaphomyces granulatus*)。1885 年 4 月, Frank 在德国林业部的支持下研究块菌栽培到普鲁士的可行性时,怀疑 Reess 观察到的真菌并不是寄生的,因此观察这些块菌在山毛榉、角树、橡树等侵染现象,并结合 Reess 对松树的研究,结果观察到研究的试材根系特别是壳斗科植物在一定的区域内出现真菌侵染的现象,并详细地对这些植物的联合体结构进行描述,认为这种关系不是寄生的,而是帮助植物从土壤中吸收水分、矿质、盐分。他在描述这种联合体时,在世界上首次使用了“mycorrhiza”或“fungus root”(在希腊语中 rhiza 是“根”的意思;在英文词汇中,“myco”是真菌的意思,将英文的“myco”与希腊文中的“rhiza”二者相结合变成菌根“mycorrhiza”,并一直沿用到今天)。为了进一步证实自己的想法, Frank 对橡树进行了水培试验,观察到 3 年生有菌根的橡树从土壤中移到水培溶液后新形成的根系菌根侵染逐渐下降。因此, Frank 认为在土壤中菌根能够给植物带来有益的作用。可以认为 Frank 的贡献在于:在植物根系上真菌侵染的现象非常普遍;给出了“mycorrhiza”的术语;认定菌根不是“寄生”的,而是一种共生关系。Hartig 和 Groszlik(1886)、Hartig(1888)、Kamienski(1886)对 Frank 的观点提出异议,根据自己的观察认为菌根是寄生的或者是病理上的变态。之后 Frank 的学生 Schlicht(1889)的观察进一步支持了 Frank 的观点,关于菌根是寄生或共生的论题才结束。但是,菌根的发现是归结于 Frank 还是 Kamienski 的功劳一直争论到 1984 年,在第六届北美菌根会议上 Harley、Mosse、Schenck 等一致认为 1885 年 Frank 发表的论文是菌根研究的第一篇报告。



1889 年 Schlicht 在广泛的调查基础上描述了被子植物 45 个属的 112 个草本植物种类的内生菌根的形态。1897 年 Janse 把内部的孢子定为泡囊(vesicles)。1905 年 Gallaud 把菌丝在细胞内的分枝结构定为丛枝(arbuscules),也观察到丛枝被寄主细胞膜包围,将丛枝分为疆南型和重楼型。至此,泡囊-丛枝状菌根(VA 菌根)的名称被创立,一直使用到 20 世纪 90 年代末。1924 年 Jones 描述了附着胞。1950 年意大利都灵的 Peyronel 使用光学和电子显微镜对丛枝菌根展开研究。

为了观察丛枝菌根的结构,研究者探索了许多的方法。1897 年 Janse,1940 年 Peyronel、1968 年 Bevege 都使用热的 KOH 去除根系细胞质。1970 年,Phyllips 和 Hayman 完善前人的试验,提出热的 KOH 去除细胞质并在乳酸酚溶液中加入曲利苯兰染色,这个方法被后人广泛使用。1966 年 Newman 首创了交叉划线法(line intersect technique),Sparling 和 Tinker 在 1975 年将交叉划线法应用于计算菌根侵染率,1980 年 Giovannetti 和 Mosse 比较了各种菌根侵染率的计算方法后,提出交叉划线法是一个比较好的方法,后来被许多菌根研究工作者采用。为了评估菌根的结构在根系内部的发育程度,McGonigle 等在 1990 年提出了评估菌丝、泡囊、丛枝这些结构的定量方法。

三、菌根的分类

Frank 自 1885 年将植物与真菌共生的关系命名为菌根后继续从事菌根的研究。1887 年, Frank 对许多植物尤其是兰科和杜鹃花科,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,将菌根分成两种类型:一种是 ectotropisch,即现在的外生菌根,它的特征是植物根系被着一层明显的菌套;另一种是 endotropisch,即现在的内生菌根,它的特征是植物根系外部没有菌套。之后, Frank 委任他的学生 Schlicht 在德国执行大量的调查后列出了属于外生菌根和内生菌根的植物种类。

Furlan 和 Fortin 在 1981 年将菌根分为 5 大类,它们是外生菌根、*Glomus* 形成的 VA 菌根、*Gigaspora* 形成的 VA 菌根、杜鹃类菌根、兰科菌根(郭秀珍和毕国昌,1989)。1989 年 Harley 根据参与共生的真菌和植物种类及其他它们形成共生体系的特点,将这个分类扩大到 7 类,它们是外生菌根(ectomycorrhizas)、VA 菌根(vesicular-arbuscular mycorrhizas)、内外生菌根(ectoendomycorrhizas)、浆果鹃类菌根(arbutoid mycorrhizas)、水晶兰类菌根(monotropoid mycorrhizas)、欧石南类菌根(ericoid mycorrhizas)、兰科菌根(orchid mycorrhizas)。由于观察 VA 菌根形态时,泡囊有时不存在,但丛枝是随处可见,因此在 20 世纪 90 年代末人们逐渐采用丛枝菌根替代了 VA 菌根。各种类型的菌根特点如表 1-1 和图 1-2 所示。

表 1-1 不同类型菌根的特点

特点	菌 根 类 型						
	丛枝菌根	外生菌根	内外生菌根	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	—(+)	+	+	+	+	+	+
菌丝侵入细胞内	+	—	+	+	+	+	+
菌套	—	+	+(—)	+	+	—	—
哈氏网	—	+	+	+	+	—	—
泡囊	+/—	—	—	—	—	—	—
胞内菌丝圈	+/—	—	+	+	—	+	+
菌丝二叉分枝	+	—	—	—	—	—	—
真菌分类	结合菌纲	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 半知菌纲 担子菌纲	担子菌纲 半知菌纲
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	杜鹃花目	水晶兰科	杜鹃花目 苔藓植物	兰科植物

注：“+”和“—”分别是“有”和“无”。(+)表示有时存在；(—)表示有时不存在。

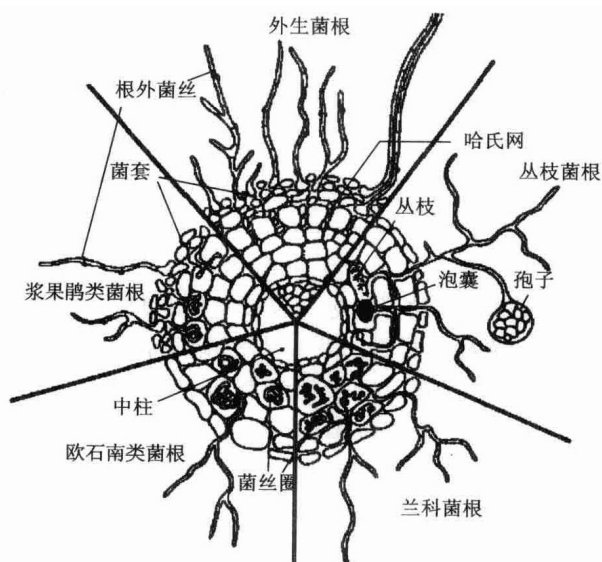


图 1-2 外生菌根、丛枝菌根、兰科菌根、欧石南类菌根、浆果鹃类菌根的形态特点



四、丛枝菌根真菌的分类

在进行丛枝菌根真菌分类之前,必须要从土壤中分离出孢子。1952年 Nicholls 首次从菌根化的洋葱根系中分离出一种真菌,鉴别为 *Pythium ultimum*。1963年 Gerdemann 和 Nicolson 设计出湿筛倾析法,成功地从土壤中筛选出丛枝菌根真菌的孢子,为收集孢子提供了一个十分可靠的方法。1968年 Mosse 和 Jones 设计了明胶注析法;1972年 Sutton 和 Barron 设计了粘附漂浮法;1975年 Furlan 和 Fortin 设计了漂浮法。这些方法因设备复杂、操作麻烦、分析时间长、土量小,在推广上受到一定的限制,从而不被人们广泛使用。1970年 Ross 和 Harper, 1979年 Mertz、1980年 Furlan 等分别设计出不同的梯度密度离心法。目前使用较多的是湿筛倾析法和梯度密度离心法。

关于丛枝菌根真菌的分类,盖京苹在第九届全国菌根学术会议上将其分为4个阶段。

第一阶段从1922年至1973年。1922年 Thaxter 设立了内囊霉科 Endogonaceae, 归属于毛霉目 Mucorales; 1953年 Moreau 提出设计内囊霉目 Endogonales, 但未被接受。

第二阶段从1974年至1989年。1974年在英国的利兹市举行的一次学术会议上,内养囊霉属真菌(Endogone)代替藻类内生菌根真菌。在这个时期,丛枝菌根真菌也叫做 Rhizophagus, 它的使用时间不长,持续到1977年就被纠正。1974年, Gerdemann 和 Trappe 将 *Acaulospora*、*Endogone*、*Glaziella*、*Glomus*、*Gigaspora*、*Modicella*、*Sclerocystis* 归于内囊霉科; 1979年 Ames 和 Schneider 描述了 *Entrophospora* 的特征; 1986年 Walker 和 Sanders 描述了 *Scutellospora* 的特征。

第三阶段从1990年至2000年。1990年 Morton 和 Benny 设立球囊霉目 Glomales, 下设2个亚目, 3个科; 1990年 Almeida 和 Schenck 将硬囊霉属 *Sclerocystis* 内的真菌归入球囊霉属 *Glomus*。

第四阶段从2001年至今。由于分子生物学技术的发展并应用于丛枝菌根真菌的分类上,致使丛枝菌根真菌的分类进一步被细化。Morton 和 Redecker(2001)通过测定原属于球囊霉属和无梗囊霉属的某些丛枝菌根真菌的18S rRNA 基因序列并进行系统分析后将这些种归入新设立的原囊霉科 Archaeosporaceae 和类球囊霉科 Paraglomaceae, 这个系统是目前使用较多的,如图1-3所示; 2001年 Schüßler 等新设立球囊霉门 Glomeromycota; 2002年新设立地管囊霉科 Geosophonaceae; 2004年 Walker 和 Schüßler 设立多样囊霉科 Diversisporaceae 及和平囊霉科 Pacisporaceae。至此,一个较为完整、系统的丛枝菌根真菌分类建立,如图1-4所示,但该系统目前尚未得到普遍采用,原因可能是人们比较习惯简单明了、可操作性强的 Morton 和

Redecker(2001)的系统。

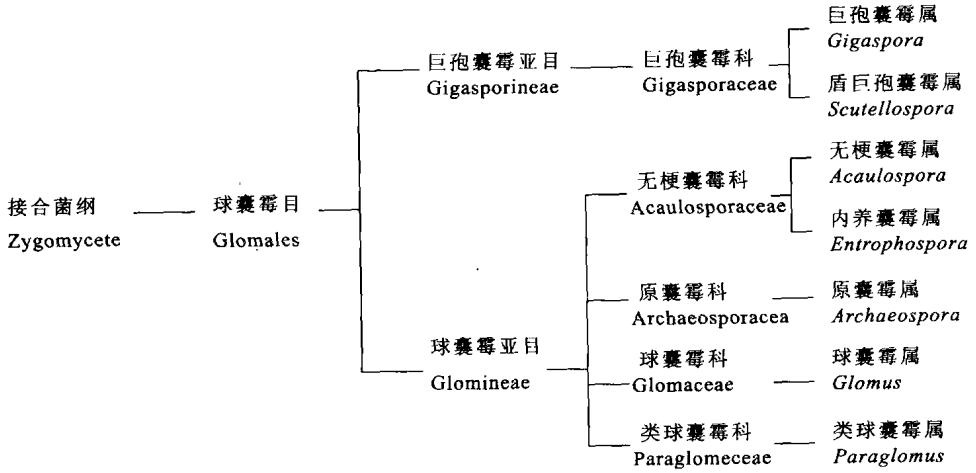


图 1-3 Morton 和 Redecker(2001)提出的丛枝菌根真菌分类系统

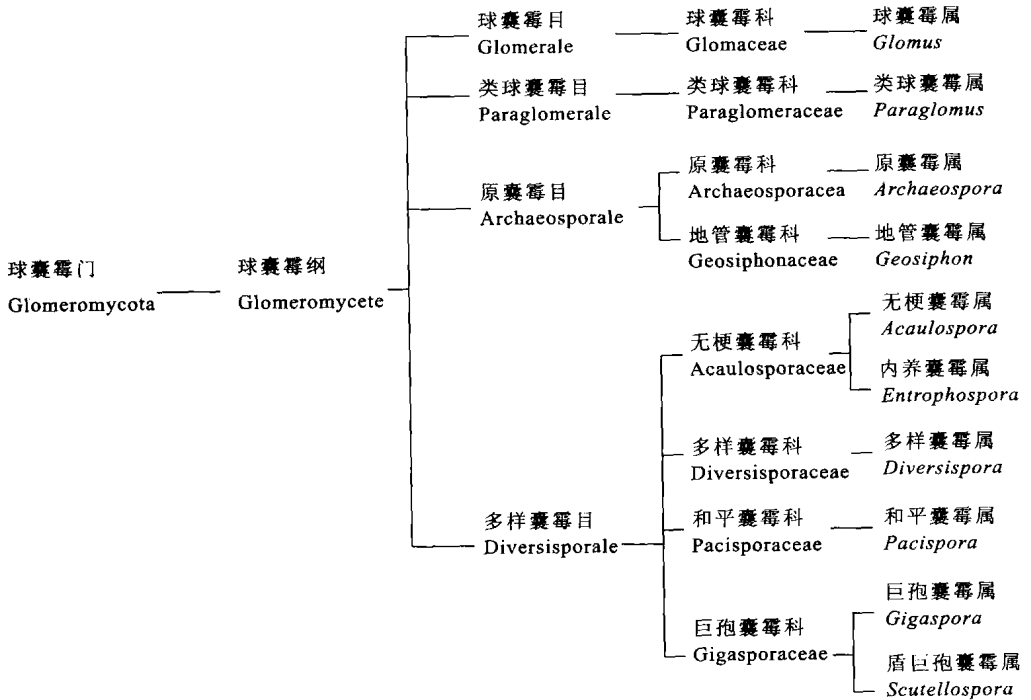


图 1-4 丛枝菌根真菌的最新分类系统



第二节 国际园艺植物丛枝菌根研究概况

1885年 Frank 以园艺植物中的山毛榉、榛子为对象研究这些植物的菌根概况。因此,国际上园艺植物丛枝菌根的研究是伴随着菌根的发现而发展的。在园艺植物中,果树丛枝菌根的研究历史早于蔬菜、观赏植物的。

一、果树研究历程

1. 常绿果树

在国际上,常绿果树丛枝菌根的研究人员较多、历史时间长,在营养、水分代谢、菌种资源、丛枝菌根真菌商业化生产等方面作出了巨大的贡献,为园艺植物丛枝菌根的研究奠定了坚实的基础。

1921年 Coville 报道了荔枝能形成丛枝菌根。1922年 Peyrone 记载了柑橘类植物存在丛枝菌根的结构。1945年 Laycock 发现可可树根系能形成丛枝菌根。1949年 Johnson 对海岛上的热带植物和棉花进行菌根调查时发现椰子根系存在丛枝菌根的结构。

属于常绿果树的柑橘的丛枝菌根研究较早,成果丰硕。国际柑橘丛枝菌根的研究可分为5个阶段。

(1) 起始阶段

意大利人 Peyrone 在1922年首次观察和记载了柑橘类植物存在有菌根的现象。1933年 Rayner 在观察美国加利福尼亚大学河边分校柑橘试验站的甜橙(*Citrus sinensis*)和酸橙(*C. aurantium*)根系中发现幼根有菌丝体,且有大的泡囊存在。1935年,Reed 和 Fremont 在河边分校柑橘实验站进行的研究表明,在不施肥的土壤中菌根大量存在,作物覆盖下菌根很少,施入 NaNO_3 无菌根存在。同年, Rayner 又提出,菌根是柑橘营养代谢的一个重要因子,在柑橘生产中具有非常重要的作用。

(2) 停滞阶段

1944年 Neill 对新西兰、澳大利亚和库克岛的柑橘根系调查并进行细胞学和形态解剖学研究后发现,大多数柑橘根系有菌根存在,菌根对柑橘树体无利也无害。因而,柑橘菌根的研究和发展在20世纪中期一度处于低谷。

(3) 复苏阶段

1969年美国农业部在实行“植物卫生防护”计划中规定柑橘苗圃的土壤必须用溴化甲烷熏蒸,以消除苗木的疫菌病害、线虫及杂草等。然而这项计划启动不久,在柑橘田间就观察到经过溴化甲烷熏蒸的柑橘幼苗矮小,生长衰弱,叶缘坏死,