

丛枝菌根与土壤修复

| 王发园 林先贵◎编著 |



科学出版社

丛枝菌根与土壤修复

王发园 林先贵 编著



科学出版社

北京

内 容 简 介

本书系统总结了陆地生态系统中分布最广泛的植物-真菌共生体——丛枝菌根对污染土壤的修复作用,是国内外第一部系统总结丛枝菌根应用于污染土壤修复的专著。全书共7章,全面介绍了丛枝菌根真菌的基础知识及研究方法,土壤修复技术及我国土壤修复研究概况,丛枝菌根对有机污染土壤、重金属污染土壤、放射性污染土壤的修复作用,丛枝菌根修复的强化措施等研究进展,对污染土壤的菌根修复理论与技术的研究和应用具有重要的学术价值和指导意义。

本书可作为土壤微生物学、环境科学、生态学、植物营养学、农学等领域科研工作者、技术人员的参考书,也可作为高等院校、研究所相关专业研究生课程的教材。

图书在版编目(CIP)数据

丛枝菌根与土壤修复/王发园,林先贵编著. —北京:科学出版社,2015.1
ISBN 978-7-03-042348-1

I. ①丛… II. ①王…②林… III. ①丛枝菌属-应用-污染土壤改良
IV. ①S156.99

中国版本图书馆CIP数据核字(2014)第253917号

责任编辑:王海光 夏 梁 韩书云 / 责任校对:刘亚琦
责任印制:徐晓晨 / 封面设计:北京铭轩堂广告设计有限公司

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>

北京东华虎彩印刷有限公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2015年1月第一版 开本:787×1092 1/16

2015年1月第一次印刷 印张:21 5/8 插页:2

字数:496 000

定价:118.00元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

作者简介



王发园，男，1975年生，山东费县人，中国科学院南京土壤研究所植物营养学博士，现为河南科技大学农学院教授。主要从事丛枝菌根与生物修复、农产品质量安全等方面的研究。主持、参与多项国家自然科学基金、中国博士后科学基金项目，出版学术专著2部，发表学术论文80余篇，被国内外引用1000余次。邮箱：wfy1975@163.com。



林先贵，男，1955年生，广东汕头人，博士生导师。现任中国科学院南京土壤研究所研究员，全国土壤质量标准化技术委员会主任，中国土壤学会土壤生物与生物化学专业委员会主任。1993年起享受国务院政府特殊津贴。长期从事土壤微生物多样性和生态功能的研究。曾主持国际IFS、国家自然科学基金、863计划重点项目、973计划课题等20多项国家项目和国际合作项目，发表论文200多篇（其中SCI论文60余篇），授权发明专利10多项，出版专著多部，获国家、省部级科技成果奖多项。邮箱：xglin@issas.ac.cn。

自序

从2005年到2008年，再到2014年，近10年的时间，从洛阳到北京，再到哈佛，半个地球的距离，本书的诞生，可以说是来之不易。本书的创作念头，最早源于2005年10月，正值第九届全国菌根学术会议召开之际，那时我已经离开南京到洛阳工作近半年，又有机会与我最敬爱的导师林先贵先生及师兄弟相聚于北京，幸福、兴奋之情难以言表。会上林先贵先生做了“菌根对污染土壤的修复作用”的学术报告，会后讨论时，我们一致认为有必要对本课题组及国内外的工作进行归纳总结。于是，决定合写一本能够反映菌根与土壤修复现状的专著，并在现场讨论后做了简单分工。

返回洛阳后，我立即着手收集资料，开始撰写自己负责的部分。如果从1999年开始攻读硕士学位算起，我从事菌根研究也不能算是“新手”了。之初，还得意于自己发表过数十篇学术论文，而且自己的博士学位论文也是厚厚一本，颇有些“分量”。但是一旦开始撰写专著，就深感自己的知识层次和知识储备远远不足。专著不同于论文，论文着重于解决一些“小”的问题，而专著则对研究工作和学科知识的系统性要求更高。更难的是，丛枝菌根与土壤修复属于交叉学科，涉及微生物学、环境科学、植物营养学、土壤学、毒理学等各学科。但多年来，我仅仅在自己的专业、方向略知一二，还有太多新的知识、新的领域要去学习。这既是压力，也是动力，既然决定了，就不要给自己留退路！于是我收集了大量相关专业书，查阅了更多的资料，以期充实自己。

就这样，边学边写，写写停停，期间自己负责的大部分初稿已经完成，但由于某些内容研究还比较欠缺，而国内外不断有新的成果发表，同时也由于自己的惰性，本书一直没有结稿。就这样一直到了2008年7月，由于工作需要，我到清华大学环境系（现环境学院）做博士后研究。利用清华大学丰富的图书文献资源，我补充了更多新的资料。但是，随着研究的不断深入，我却越来越感到自己的知识还不够丰富、资料还不够齐全。这也是本书迟迟没有结稿的重要原因。

2013年8月，我被国家留学基金委公派到哈佛大学进行为期一年的访问学习。在哈佛，合作导师 Anne Pringle 教授给予了充分宽松的工作环境。我除了参与一部分课题研究、学习之外，业余还有一些时间供自己利用。我深感自己要充分利用哈佛大学的学术资源和为期一年的时间，兑现自己多年前的承诺！于是我毅然决定完成该任务！我再次补充并系统归纳了近10年来的文献资料，并总结了近些年林先贵先生学术团队及自己的一些研究成果。期间我一直与林先贵先生进行沟通交流，并从他那儿获得了大量资料和数据。2014年暑假，也是本人即将回国之际，本书终于即将完成！

感谢哈佛大学、清华大学，更感谢中国科学院南京土壤研究所、河南科技大学，我在这些地方度过了美好的时光！更感谢为本书提供了大量素材的实验室同门和所有研究者！

从 2014 年到 2008 年，再回到 2005 年，跨越近 10 年的时间，从哈佛到北京，再到洛阳（我将要取道北京回国），跨越半个地球的距离，这本专著终于即将诞生了！由于作者的知识水平和写作水平所限，这本专著并不完美，还有很多地方有待完善！然而，世界上又有多少“完美”呢？我唯希望，未来能有更多的跨越！

王发园

2014 年 7 月于美国哈佛大学

前 言

丛枝菌根真菌是一类重要的土壤微生物，能够与地球上绝大部分的植物共生。丛枝菌根被认为是陆地生态系统中分布最广泛的互惠共生体，对于维持土壤健康、植物多样性和生态系统的稳定具有重要意义。更重要的是，丛枝菌根真菌也广泛分布于各类污染土壤，能增强宿主植物抵御重金属、农药等污染物胁迫的能力，改变植物对于污染物的吸收和转运，这对污染环境的生物修复有重要意义。同时，丛枝菌根真菌可以改善宿主植物营养，提高植物抗逆性，减少农药和化肥的施用量，在保障农产品质量安全方面也具有较大的应用潜力。

据最新调查公报显示，我国土壤环境状况总体不容乐观，部分地区土壤污染较重，耕地土壤环境质量堪忧，工矿业废弃地土壤环境问题突出。全国土壤总的超标率高达16.1%，其中不仅有镉、镍、铜、砷、汞、铅等重金属污染，也有农药、石油和多环芳烃等有机污染。鉴于此，我国已启动重金属严重污染耕地治理工程。

作为环境友好的低成本修复技术之一，植物修复在污染土壤的修复中显示出良好的应用前景，但由于自身的局限，这一技术仍然需要不断发展和完善。作为土壤生态系统中的重要成员，丛枝菌根真菌有利于脆弱生态系统的植被恢复和重建。菌根修复技术将丛枝菌根真菌与植物修复技术联合起来，比单纯植物修复体现出更高的修复效率。

鉴于国内外菌根研究的发展和我国土壤修复的需要，有必要系统总结国内外菌根修复研究的相关进展，为我国环境污染治理提供一些借鉴。然而，我国尚没有全面、系统介绍菌根修复的著作出版。本书作者长期从事菌根修复及相关领域研究，在不断取得原始成果的同时，注意收集国内外资料，借鉴国内外同行的最新研究成果，经过近10年的准备，得以完成本书。本书共包括7章，介绍了丛枝菌根真菌的基础知识、研究方法以及土壤修复技术，重点总结了丛枝菌根对有机污染土壤、重金属污染土壤、放射性污染土壤的修复作用，以及丛枝菌根修复的强化措施等研究进展。相信本书的出版能够为国内外研究者提供参考，并希望为解决我国的“净土、洁食”问题做一些贡献。

本书在撰写过程中，部分科研成果和数据来自于王曙光、陈瑞蕊、廖继佩、秦华、白建峰、华建峰、胡君利、杨婷、刘魏魏、肖艳平等的论文，并参考了国内外同行的资料，在此一并致谢！书中也有部分成果是由中国科学院南京土壤研究所尹睿博士完成并提供的，特别感谢！本书涉及的部分研究成果及本书的撰写和出版得到国家高技术研究发展计划（863计划）重点项目（2007AA061101）、国家自然科学基金（41171369、40801120）、中国博士后科学基金（200902095、20080440373）等项目的资助，科学出版社的编辑也为本书的编辑出版付出了辛勤汗水，在此致以诚挚的谢意！

本书在内容上力争全面、系统，能够反映国内外最新进展，但由于菌根研究的快速发展，无法涵盖该领域的全部内容，某些内容需要进一步补充和完善甚至更正。由于作者知识水平有限，有些观点可能存在一定偏差，不足之处也在所难免，敬请广大读者批评指正。

王发园 林先贵

2014年7月26日

目 录

自序	
前言	
第一章 丛枝菌根真菌及其研究方法	1
第一节 菌根概述	1
一、菌根的类型及特征	1
二、菌根研究的发展	2
第二节 AM 真菌的结构	4
一、菌丝	5
二、丛枝	5
三、泡囊	7
四、孢子	7
五、辅助细胞	9
第三节 AM 真菌的分类地位	9
一、AM 真菌的分类简史	9
二、AM 真菌的最新分类系统	10
第四节 AM 真菌资源和分布	11
一、AM 真菌资源	11
二、AM 真菌的分布	12
三、AM 真菌的宿主多样性	16
第五节 AM 真菌的功能	18
一、AM 真菌的营养功能	18
二、AM 真菌在逆境生理中的作用	19
三、AM 真菌在生态系统中的作用	21
第六节 AM 真菌的研究方法	22
一、样品采集	22
二、样品的处理和保存	22
三、菌根侵染率的测定方法	23
四、孢子的分离方法	24
五、孢子的清洗及表面消毒	25
六、AM 真菌培养方法	25
七、菌剂的保藏方法	28
八、AM 真菌的接种方法	28
九、菌丝密度的测定	28

十、菌丝酶活性的测定	29
十一、球囊霉素相关土壤蛋白的测定	30
第二章 土壤污染及其修复技术	32
第一节 土壤污染概述	32
一、土壤污染的概念	32
二、土壤污染的类型和来源	32
三、土壤污染的危害	38
四、我国土壤污染现状	39
第二节 土壤污染修复技术概述	40
一、物理修复	40
二、化学修复	41
三、生物修复	42
四、各种修复技术的优缺点	43
第三节 我国土壤修复研究概况	44
第三章 丛枝菌根对有机污染土壤的修复	47
第一节 丛枝菌根对多环芳烃污染土壤的修复	47
一、多环芳烃概述	47
二、多环芳烃对丛枝菌根的影响	47
三、丛枝菌根对多环芳烃污染土壤的修复作用	48
四、丛枝菌根修复多环芳烃污染土壤的强化措施	52
第二节 丛枝菌根对石油污染土壤的修复	64
一、石油污染概述	64
二、AM 真菌在石油污染土壤中的分布和侵染状况	65
三、丛枝菌根在修复石油污染土壤中的作用	67
四、丛枝菌根修复石油污染土壤的强化措施	68
第三节 丛枝菌根对酞酸酯污染土壤的修复	69
一、酞酸酯概述	69
二、丛枝菌根对酞酸酯污染土壤的修复作用	69
三、丛枝菌根修复酞酸酯污染土壤的强化措施	74
第四节 丛枝菌根对农药污染土壤的修复	78
一、农药概述	78
二、农药污染土壤中的 AM 真菌	78
三、农药污染对丛枝菌根的影响	79
四、丛枝菌根对农药污染土壤的修复作用	80
第五节 丛枝菌根修复有机污染土壤的机制	83
一、AM 真菌的直接作用	84
二、AM 真菌的间接作用	84
三、小结	85

第四章 丛枝菌根对重金属污染土壤的修复	87
第一节 丛枝菌根与重金属污染	87
一、如何认识菌根修复	87
二、应用丛枝菌根进行植物修复的理论基础	87
三、丛枝菌根对重金属污染土壤的修复作用	97
四、小结	105
第二节 丛枝菌根对铜污染土壤的修复	106
一、AM 真菌在铜污染土壤中的分布	108
二、铜污染条件下 AM 真菌的侵染情况	108
三、铜污染条件下 AM 真菌对植物生长和营养的改善作用	110
四、AM 真菌对植物铜含量和吸收量的影响	116
五、AM 真菌影响植物生长和铜吸收的机制	120
第三节 丛枝菌根对锌污染土壤的修复	124
一、AM 真菌在锌污染土壤中的分布	125
二、锌污染条件下 AM 真菌的侵染情况	125
三、锌污染条件下 AM 真菌对植物生长和营养的改善作用	126
四、AM 真菌对植物锌含量和吸收量的影响	129
五、AM 真菌影响植物生长和锌吸收的机制	131
第四节 丛枝菌根对镉污染土壤的修复	133
一、AM 真菌在镉污染土壤中的分布	134
二、镉污染条件下 AM 真菌的侵染情况	134
三、镉污染条件下 AM 真菌对植物生长和营养的改善作用	138
四、AM 真菌对植物镉含量和吸收量的影响	140
五、AM 真菌影响植物生长和镉吸收的机制	143
第五节 丛枝菌根对砷污染土壤的修复	147
一、AM 真菌在砷污染土壤中的分布	148
二、砷污染条件下 AM 真菌的侵染情况	148
三、砷污染条件下 AM 真菌对植物生长和营养的改善作用	149
四、AM 真菌对植物砷含量和吸收量的影响	153
五、AM 真菌影响植物生长和砷吸收的机制	157
第六节 丛枝菌根对铅污染土壤的修复	159
一、AM 真菌在铅污染土壤中的分布	160
二、铅污染条件下 AM 真菌的侵染情况	160
三、铅污染条件下 AM 真菌对植物生长和营养的改善作用	161
四、AM 真菌对植物铅含量和吸收量的影响	165
五、AM 真菌影响植物生长和铅吸收的机制	167
第七节 丛枝菌根对铬、镍、硒、汞、锰等污染土壤的修复	168
一、AM 真菌在铬、镍、硒、汞污染土壤中的分布和侵染情况	169

二、铬、镍、硒、汞污染条件下 AM 真菌对植物生长和营养的改善作用	171
三、AM 真菌对植物铬、镍、硒、汞含量和吸收量的影响	175
四、AM 真菌影响植物生长和铬、镍、硒、汞吸收的机制	177
五、AM 真菌对植物抵抗锰胁迫的作用	178
六、AM 真菌对植物抵抗其他金属胁迫的作用	179
第八节 丛枝菌根对重金属复合污染土壤的修复	182
一、AM 真菌在重金属复合污染土壤中的分布	182
二、重金属复合污染条件下 AM 真菌的侵染状况	187
三、重金属复合污染条件下 AM 真菌对植物生长和营养的改善作用	189
四、重金属复合污染条件下 AM 真菌对植物重金属含量和吸收量的影响	192
五、重金属复合污染条件下 AM 真菌影响植物生长和重金属吸收的机制	197
第九节 丛枝菌根的耐铝（酸）性及其对铝污染土壤的修复	200
一、AM 真菌的耐铝（酸）性	200
二、AM 真菌在富铝（酸）性土壤中的分布和侵染状况	200
三、AM 真菌对铝胁迫下（酸性土壤中）宿主植物的影响	201
四、AM 真菌影响植物生长和耐铝（酸）性的机制	202
第十节 丛枝菌根对金属纳米颗粒污染土壤的修复	204
一、丛枝菌根对纳米氧化锌污染土壤的修复	205
二、丛枝菌根对纳米银污染土壤的修复	210
第五章 丛枝菌根对放射性污染土壤的修复	215
第一节 丛枝菌根对铀污染土壤的修复	215
一、AM 真菌在铀污染土壤中的分布和侵染状况	215
二、铀污染条件下 AM 真菌对植物生长和营养的改善作用	216
三、AM 真菌对植物铀含量和吸收量的影响	216
四、AM 真菌影响植物生长和铀吸收的机制	217
第二节 丛枝菌根对铯、锶污染土壤的修复	218
一、AM 真菌在铯、锶污染土壤中的分布和侵染状况	218
二、铯、锶污染条件下 AM 真菌对植物生长和营养的改善作用	218
三、AM 真菌对植物铯、锶含量和吸收量的影响	219
四、AM 真菌影响植物生长和铯、锶吸收的机制	220
第六章 丛枝菌根修复重金属污染土壤的强化措施	222
第一节 有益微生物的应用	222
一、土壤微生物在植物修复中的应用	222
二、其他微生物在菌根植物修复中的作用	225
三、小结	236
第二节 化学调控剂的应用	236
一、化学螯合剂对 AM 真菌的影响	238
二、化学螯合剂和 AM 真菌对植物生长和营养状况的影响	238

三、化学螯合剂和 AM 真菌对植物重金属含量和吸收量的影响	239
四、化学螯合剂和 AM 真菌影响植物生长和重金属吸收的机制	242
五、小结	244
第三节 土壤动物的应用	244
一、污染条件下蚯蚓对 AM 真菌的影响	245
二、污染条件下蚯蚓和 AM 真菌对植物生长和营养状况的改善作用	246
三、污染条件下蚯蚓和 AM 真菌对植物重金属含量和吸收量的影响	247
四、污染条件下蚯蚓影响丛枝菌根和重金属吸收的机制	248
五、小结	250
第四节 施肥	251
一、磷肥	251
二、有机肥和有机废弃物	252
三、秸秆	257
四、小结	258
第七章 菌根修复技术的局限和展望	259
第一节 菌根修复技术存在的局限	259
一、植物修复技术存在的问题	259
二、菌根修复技术存在的问题	260
三、小结	261
第二节 菌根修复技术的研究热点和展望	261
一、丛枝菌根吸收和转运重金属的分子机制	261
二、丛枝菌根的蛋白质组学研究	262
三、菌根植物降解有机污染物的机制	262
四、AM 真菌对超富集植物重金属吸收的影响及其机制	262
五、基因工程技术在菌根修复中的应用	262
六、其他土壤生物在菌根修复中的复合作用	263
七、丛枝菌根与化学修复剂在植物修复中的复合作用	263
八、AM 真菌对放射性污染的修复作用	263
九、AM 真菌对复合污染土壤的修复作用	263
十、丛枝菌根-植物修复的田间试验和现场试验研究	263
十一、新兴污染物的菌根修复	264
参考文献	265

第一章 丛枝菌根真菌及其研究方法

第一节 菌根概述

一、菌根的类型及特征

菌根 (mycorrhiza) 是指土壤真菌侵染植物营养根后所形成的共生体。“mycorrhiza”一词最早是由德国植物病理学家 Frank 在 1885 年提出的 (Frank, 1885), 由希腊文 “mukes” (真菌, 英文为 myco) 和 “rhiza” (根) 所合成的。植物界菌根侵染是一种极为普遍的现象, 在自然界中大多数植物是菌根化植物。据统计, 在已经调查的植物中, 95% 的植物是可以形成菌根的 (Trappe, 1987), 甚至有学者指出: “自然界中没有纯的根, 只有菌根。”

菌根的类型可以根据解剖学特征或宿主植物特征进行划分。按照菌根在植物体内的着生部位和形态特征分为内生菌根 (endomycorrhizas 或 endotrophic mycorrhizas)、外生菌根 (ectomycorrhizas 或 ectotrophic mycorrhizas) 和内外生菌根 (ectoendomycorrhizas); 按照宿主类型划分为兰科菌根 (orchid mycorrhizas)、杜鹃花科菌根 (ericoid mycorrhizas)、水晶兰类菌根 (monotropoid mycorrhizas) 和浆果鹃类菌根 (arbutoid mycorrhizas) 等。

菌根主要是侵入植物根系的表皮和皮层部分, 一般不侵入中柱。外生菌根最典型的特征是根内菌丝不侵入根细胞内, 而在皮层细胞的间隙中形成密质的网状结构——哈氏网 (Hartig net), 根外菌丝缠绕在幼根的外面形成一个菌套 (mantle) (图 1-1)。内生

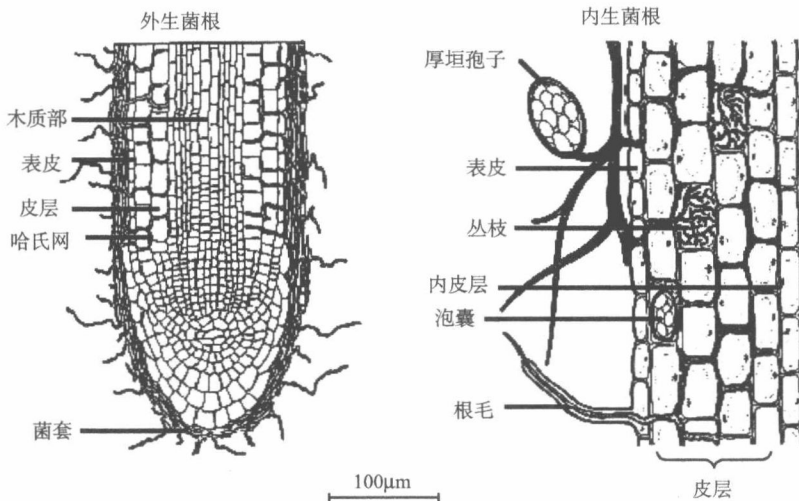


图 1-1 外生菌根与内生菌根示意图

菌根不仅能够着生在根系皮层细胞间隙之中，而且还能够侵入皮层细胞内，与细胞原生质膜直接接触，进行信息和物质交换。丛枝菌根、兰科菌根和杜鹃花科菌根都属于内生菌根，其中丛枝菌根最典型的特征是形成特有的结构——丛枝。内外生菌根是一类兼具内生菌根和外生菌根的主要形态学和生理学特征的菌根，其菌丝既可形成菌套和哈氏网结构，又能够进入皮层细胞内部形成形状各异的菌丝团。形成内外生菌根的植物主要有松科 (Pinaceae)、桦木属 (*Betula*)、杜鹃花科的浆果鹃属 (*Arbutus*) 和熊果属 (*Arctostaphylos*)、水晶兰亚科 (Monotropoideae)、鹿蹄草科 (Pyrolaceae) 等木本和草本植物。通常将浆果鹃属和熊果属灌木上形成的菌根称为浆果鹃类菌根，把水晶兰科植物上形成的菌根称为水晶兰类菌根。不同类型菌根的特征见表 1-1。

表 1-1 不同类型菌根的特征

真菌的特征	菌根类型						
	内生菌根	外生菌根	内外生菌根	浆果鹃类菌根	水晶兰类菌根	杜鹃花科菌根	兰科菌根
菌丝隔膜	—	+	+	+	+	+	+
是否侵入细胞	+	—	+	+	+	+	+
菌鞘	—	+	+(—)	+(—)	+	—	—
哈氏网	—	+	+	+	+	—	—
丛枝	+	—	—	—	—	—	—
泡囊	+(—)	—	—	—	—	—	—
真菌分类	球囊菌	担子菌， 子囊菌	担子菌， 子囊菌	担子菌	担子菌	子囊菌	担子菌
宿主植物	苔藓植物、 蕨类植物、 裸子植物、 被子植物、 蓝细菌	裸子植物、 被子植物	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
宿主有无叶绿素	+(—)	+	+	+(—)	—	+	+(—)

注：“—”和“+”分别表示“无”和“有”；所有兰科植物在幼苗早期都不含叶绿素，大部分兰科植物在生长期含叶绿素；真菌的结构都是按成熟期的特征来描述的；蓝细菌只与 *Geosiphon pyriformis* 共生 (Schübler and Wolf, 2005)；本表根据 Smith and Read (2008) 制作，有改动

二、菌根研究的发展

1885年，Frank将“菌根”概念的提出，是人们开始对菌根进行科学研究的标志。1885~1950年，外生菌根的研究一直处于平稳进展阶段，在外生菌根生理、纯培养、生态和效应等方面开展了一系列研究。自20世纪60年代起，外生菌根研究有了快速发展，在菌根分离鉴定、超微结构、生理生化、分子生物学及应用等方面都有了很大进展。

早在 1842 年, Nägeli (1842) 就对丛枝菌根进行了描述, 但是其绘图仅仅是“像”丛枝菌根。对丛枝菌根真正开始研究并做出贡献的要算是法国的微生物学家 Dangeard, 他详细研究了杨树的丛枝菌根 (Dangeard, 1896), 精细地绘制了杨树菌根的泡囊、丛枝及菌丝中的油滴等形态特征图, 使人们对丛枝菌根有了初步的了解。Janse (1897) 观察并命名“泡囊”(vesicle) 及其他菌根结构, 包括后来被 Gallaud (1905) 命名的“丛枝”(arbuscule), “泡囊丛枝菌根”的名字得以确立。Gallaud (1905) 还对疆南星型 (Arum) 和重楼型 (Paris) 两种类型的丛枝进行了区分。Jones (1924) 描述了附着孢 (appressorium)。但 1885~1950 年, 丛枝菌根研究发展较为缓慢, 陷入“黑暗的中世纪”(Mosse, 1985)。进入 20 世纪 50 年代后, 菌根研究方法的日益完善促进了丛枝菌根研究的发展, 进入一个启蒙时代 (Schenck, 1985)。1953 年, 英国女菌根学家 Mosse 首次利用未消毒的孢子果接种到草莓 (*Fragaria Ananassa*) 根系并获得侵染 (Mosse, 1953)。此后 Mosse (1956) 利用表面消毒的孢子果在苹果 (*Malus pumila*)、小麦 (*Triticum aestivum*)、多种草类、番茄 (*Lycopersicon esculentum*) 和莴苣 (*Lactuca sativa*) 等植物的接种获得成功。Mosse (1961) 创立了纯盆培养法。Gerdemann 和 Nicolson (1963) 应用线虫学家采用的“湿筛技术”从土壤中分离出丛枝菌根真菌的孢子。Nicolson 和 Gerdemann (1968) 首先描述了第 1 个种 *Endogone mosseae* (后来改为 *Glomus mosseae*)。Phillips 和 Hayman (1970) 利用 KOH 脱色和曲利苯蓝对菌根根系进行染色, 这种方法的确立, 使得丛枝菌根在更多环境中被发现。Sparling 和 Tinker (1975) 把划线交叉法用于测定菌根侵染, 并在 Giovannetti 和 Mosse (1980) 明确后被广泛接受。McGonigle 等 (1990) 将此方法进一步标准化。这些研究方法的不断完善及新技术新方法的应用, 有力地推动了丛枝菌根研究进程, 相关研究内容更加广泛深入。1969 年, 在美国召开了第一届北美菌根会议 (NACOM)。

20 世纪 80 年代以后, 菌根研究日益受到重视, 菌根研究非常活跃。1991 年第一份菌根专业杂志 *Mycorrhiza* 在荷兰出版。1926~1927 年, Rayner 最早撰写系列菌根著作, 截至 2008 年, 全世界出版菌根方面的专著达 70 余部, 发表菌根研究论文的期刊在百种以上, 仅 2013 年就有近 1100 余篇期刊论文发表 (根据 ISI 数据库统计)。1985 年, Schenck 在美国佛罗里达大学建立了国际丛枝菌根菌种保藏中心 (INVAM), 1990 年移至西弗吉尼亚大学, 由 Morton 担任馆长。1993 年, 国际球囊菌库 (BEG) 建立。北美菌根会议 (NACOM) 在 1969~1993 年共召开 9 届, 每 3 年 1 次; 欧洲菌根会议 1985 年开始, 每 3 年 1 次, 到 1996 年共召开 4 次。为避免重复, 把 NACOM、欧洲菌根会议和其他一些地方的菌根会议合并为国际菌根会议 (ICOM), 并于 1996 年 8 月在加利福尼亚大学伯克利分校召开第一届, 至今已召开 7 届 (表 1-2)。

表 1-2 历届国际菌根会议

序号	ICOM1	ICOM2	ICOM3	ICOM4	ICOM5	ICOM6	ICOM7	ICOM8
地点	美国加州 伯克利	瑞典乌 普萨拉	澳大利亚 阿德莱德	加拿大蒙 特利尔	西班牙格 拉纳达	巴西贝洛 奥里藏特	印度 新德里	美国弗拉格 斯塔夫
时间	1996 年 8 月 4~9 日	1998 年 7 月 5~10 日	2001 年 7 月 8~13 日	2003 年 8 月 10~15 日	2006 年 7 月 23~27 日	2009 年 8 月 9~14 日	2013 年 1 月 6~11 日	2015 年 8 月 3~7 日

Simon 等 (1992) 首次对 AM 真菌 18S 核糖体基因进行分析, 得到第一条 DNA 序列。此后, 分子生物学技术广泛应用并促进了 AM 真菌分类、鉴定、多样性、分子生态学和系统学等领域的发展。在分类学上 AM 真菌被单独列出, 成立了与担子菌、子囊菌和接合菌相并列的球囊菌门, 大大提高了 AM 真菌的分类地位。2013 年, AM 真菌 *Rhizophagus irregularis* (即 *Glomus intraradices*) 的基因组测序完成 (Tisserant et al., 2013), 这势必对 AM 真菌的相关研究产生积极作用。因此, 菌根研究已成一门多种学科相互渗透、交叉的生物科学。

我国菌根研究起步较晚, 1955 年中国科学院林业科学研究所着手油松苗菌根接种试验, 标志着我国菌根研究的开始, 随后又处于 20 年的研究停滞状态, 直至 20 世纪 70 年代中期, 菌根研究才悄然兴起。何新华等 (2012) 根据论文发表数量, 将中国菌根研究划分为 3 个不同阶段, 初始零星第一阶段 (1950~1980 年)、缓慢恢复第二阶段 (1981~1990 年) 与蓬勃发展第三阶段 (1991 年后至今)。第一阶段主要是集中在外生菌根对松属植物生长的影响方面, 70 年代末开始了丛枝菌根的研究。第二阶段主要对外生菌根和丛枝菌根的资源、效应进行了研究。第三阶段菌根资源及生物多样性、促生效应、生物修复、分子生物学等分支均快速发展, 且丛枝菌根研究所占的比例越来越大。目前国内已有多部菌根专著出版, 每年发表的论文达数百篇。尤其是近几年, 随着国际交往的日益频繁和我国科研水平的提高, 我国科学家在国际刊物发表的英文论文也逐年增加。我国学者还成立了中国菌物学会菌根及内生真菌专业委员会, 极大地促进了学术交流, 截至 2014 年, 国内菌根学术研讨会已经召开 12 届 (表 1-3)。

表 1-3 国内历届菌根学术会议

序号	年份	地点	参加人数	序号	年份	地点	参加人数
1	1979	辽宁沈阳	30	7	1997	北京	70
2	1980	广东阳江	46	8	2001	湖北武汉	60
3	1981	浙江富阳	40	9	2005	北京	120
4	1984	重庆	71	10	2008	云南昆明	116
5	1988	江苏南京	46	11	2011	重庆	150
6	1993	河北保定	55	12	2014	甘肃兰州	224

第二节 AM 真菌的结构

丛枝菌根是内生菌根最主要的类型, 也是分布最广泛的一类菌根。一般情况下, 其菌丝可以在根细胞内形成特殊结构——泡囊和丛枝, 因此过去一直称其为泡囊-丛枝菌根 (或 VA 菌根)。近几年的研究发现, 巨孢囊霉科 (Gigasporaceae) 的丛枝菌根真菌不形成泡囊, 而丛枝结构是这一类菌根真菌典型的和普遍的特征。因此, 现在一般统称为丛枝菌根真菌 (arbuscular mycorrhizal fungus, AM 真菌)。AM 真菌的结构主要有菌丝 (hyphae)、丛枝 (arbuscule)、泡囊 (vesicle)、孢子 (spore)、辅助细胞 (auxiliary cell) 等。