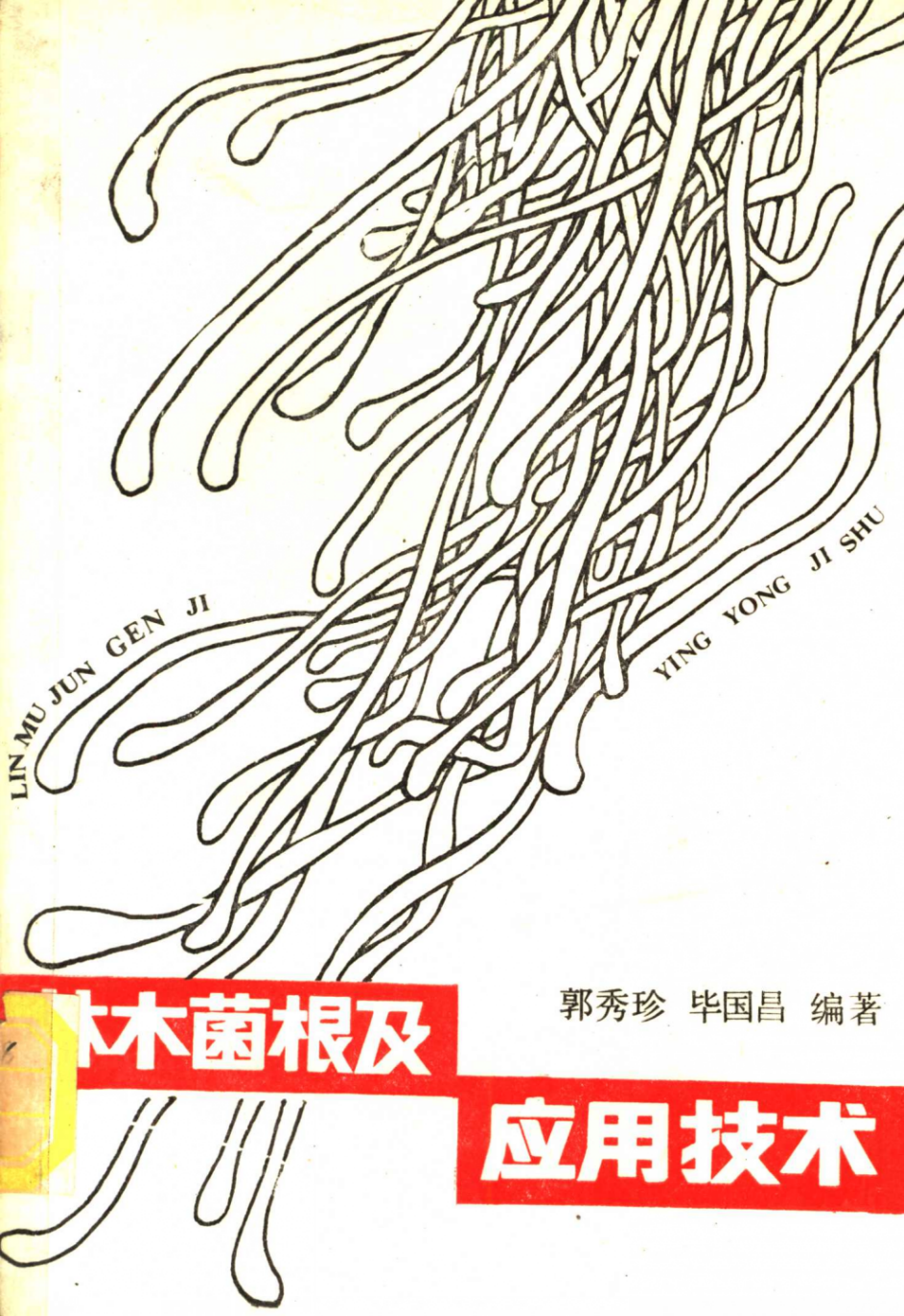




LIN MU JUN GEN JI

YING YONG JI SHU

林木菌根及

郭秀珍 毕国昌 编著

应用技术

《林木菌根及应用技术》内容简介 菌根是自然界一种普遍的植物共生现象，它是在19世纪中期由法国、德国和俄国的一些学者先后发现的。经过近百年的摸索，直到本世纪50年代、随着世界各国大规模造林、引种工作的开展，菌根的研究和应用也有了较大突破。尤其是近20年来，不仅美国、英国、苏联、加拿大、法国、澳大利亚、新西兰、瑞典、意大利等经济发达国家，还有许多发展中国家都加强了这一领域的工作。

我国的菌根资源相当丰富。目前，除农林的科研机构外，还有许多农林院校、林场、苗圃都开展了菌根的研究课题，菌根已从实验室的研究开始转向田间的生产应用。

本书比较系统地介绍了菌根的基本概念、生物学、生态学和生理学特性、应用及主要的研究方法，同时汇集了近几十年来国内外在菌根研究和应用方面的重要成果。可供农林院校师生、综合性大学生物系师生、农林科研机构和生产部门的工作人员参考。

编者

ISBN 7 - 5038 - 0558 - 7/S · 0240

定价：4.35 元

林木菌根及应用技术

郭秀珍 毕国昌 编著

林木菌根及应用技术

郭秀珍 毕国昌 编著

中国林业出版社出版（北京西城区刘海胡同7号）

新华书店北京发行所发行 北下关印刷厂印刷

787×1092毫米 32开本 9.75印张 206千字

1989年11月第1版 1989年11月第1次印刷

印数 1—3,000册 定价：4.35元

ISBN 7-5038-0558-7/S·0245

前 言

菌根是自然界一种普遍的植物共生现象。它是在19世纪中期由法国、德国和俄国的一些学者先后发现的。当时，只有少数国家的植物病理学家、植物学家和林学家等对它进行研究。1950年后，许多国家开始了大规模的造林和引种工作，加速了对菌根的研究和应用。同时，内生菌根的研究也迅速开展起来。特别是近20年来，不仅美国、英国、苏联、加拿大、法国、澳大利亚、新西兰、瑞典、意大利等经济发达的国家，还有许多发展中的国家，如：干达、赞比亚、菲律宾、印度和中国（包括台湾省在内）都加强了菌根的研究。参加菌根研究工作的，已不只是植物病理学家、微生物学家和森林学家了，还有许多农学家、园艺学家、植物生理学家、生物化学家、植物生态学家、土壤学家、植物遗传学家，甚至工业企业家也都从事了菌根的研究和生产。菌根已成为一项包括多种学科的生物科学。

我国的菌根资源相当丰富。但在50年代以前，在菌根的研究方面几乎是个空白。目前，除农林的科研机构外，还有许多农林院校、林场、苗圃都开展了菌根的研究课题，菌根已从实验室的研究开始转向田间的生产应用。

在这本书内，比较系统地介绍了菌根的基本概念、生物学、生态学和生理学特性、在生产上的应用和主要的研究方

法，并汇集了近几十年来国内外在菌根研究和应用方面的重要成果。可供农林院校师生、综合性大学生物系师生、农林科研机构和生产部门的工作人员在学习、生产和工作中参考。由于作者水平有限，错误之处敬希读者批评指正。

作 者

1989年10月

目 录

前 言

一、概 论	1
(一) 绪言	1
(二) 根际微生物	3
(三) 土壤真菌	4
(四) 菌根的类型	7
二、外生菌根	12
(一) 外生菌根的形态特征和结构	12
(二) 外生菌根的形状和颜色	17
(三) 外生菌根的形成过程	22
(四) 形成外生菌根的真菌	23
(五) 形成外生菌根的树种	31
(六) 外生菌根真菌的专性	39
(七) 外生菌根对寄主植物的有益功能	43
(八) 外生菌根真菌的生理学特性	50
(九) 影响外生菌根形成的因子	62
(十) 外生菌根的防病作用	68
三、内生菌根	80
(一) VA菌根(泡囊丛枝状菌根)	80
(二) 兰科菌根	131
(三) 杜鹃类菌根	140

四、内外生菌根及其它菌根类型	152
(一) 内外生菌根	152
(二) 混合菌根	161
(三) 假菌根	163
五、菌根在林业生产上的应用	165
(一) 引种	165
(二) 育苗	166
(三) 草原造林	170
(四) 荒废地造林	170
(五) 防止苗木根部病害	171
(六) 菌根菌的接种方法	172
(七) 选择适当的菌根真菌	180
(八) 林业技术措施的配合	181
(九) 野生食用菌的生产	182
六、菌根的研究方法	184
(一) 外生菌根的研究方法	184
(二) VA菌根的研究方法	216
(三) 杜鹃类菌根真菌的分离	217

参考文献

一、概 论

(一) 绪 言

自然界中绝大部分的绿色植物，尤其是林木都是生长在微生物极为活跃的土壤生境中。特别是在植物的柾际，聚集的微生物种类和数量更多，其中包括相当数量的土壤真菌。土壤真菌根据其营养方式，主要可分为腐生、寄生和共生三类。在植物共生类型中，菌根是最普遍的一种自然现象。

菌根（英文是Mycorrhiza）就是指土壤真菌与植物营养根的共生体。这个术语是由希腊文Mukes和Rhiza两个字合成。Mukes是真菌，在英文术语中译作Myco；Rhiza是根，在英文术语中保留原字。这个术语是1885年Frank在描述一些树种的根与一些真菌形成的联合体时，首先采用的。此后，一直沿用至今。但菌根现象的发现事实上还要早些。早在19世纪中期，很多学者发现在水晶兰（*Monotropa hypopitys* L.）植物的根上都包围着一层稠密的真菌菌丝，但他们都认为这是水晶兰的寄生真菌（Unger, 1840；Lees, 1841；Ryland, 1842）。在1881年，俄国学者Kamienski首先认为，水晶兰根上的真菌是给植物提供营养物质的，他指出了这种真菌和水晶兰植物营共同生活的性质。此后，Frank（1885, 1887）在山毛榉、桦树和松树的根上也先后发现有类似的共生真菌，而且观察到根上具有这些真菌的松树，其生长要比根上没有真菌的松树快得多。

100多年来，人们对菌根的了解和认识在不断的深入。

19世纪末，许多学者，包括一些著名的植物学家和植物病理学家们仍认为菌根是一种特殊的，或者是一种病态的现象。而现在已了解到，自然界中绝大部分的植物都具有菌根。不久前，还认为水生植物、寄生植物、以及有几科陆生植物如莎草科、灯心草科、十字花科和藜科等植物是没有菌根的，而现在也陆续发现这些科植物中也有些是能形成菌根的。试验和观察证明，有些松树的根上如果没有足够的菌根，往往造林就难以成活。许多兰科植物没有菌根就不可能正常的生长发育，甚至许多种兰花的种子没有菌根真菌的感染就不能发芽。现在已经逐渐认识到，在自然界中有菌根的植物是正常的现象，而没有菌根的植物才是异常的。

菌根不仅地理分布非常广泛，而且存在的历史也非常悠久。大约是3.7亿年以前，属于泥盆纪的古蕨类植物化石“根”中，就明显地看到有类似现在VA^①菌根的结构 (Kidston & Lang, 1921)。在一些古老的碳酸盐沉积物地层中，也发现许多具有VA菌根状的石松类植物和裸子植物的化石，其中最著名而保存最完好的是 *Amyelon radicans* 的化石 (Osborn, 1909; Halket, 1930)。这证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。这些真菌在漫长的植物进化历史中，同寄主植物共同演化、共同发展。它们一直保持着同植物根器官营共生的生活方式。可以想像，当植物从水生环境向陆地定居的过渡时代，“土壤”是不适于植物生长的，但那些同菌根真菌共生的植物，能在坚实的岩石基质上生存下来。特别是VA菌根

① 见概论(四)菌根的类型

类型的植物，它们存在的历史要比外生菌根类型的植物早得多。据分析，现在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；兰科植物的菌根大约出现在4000万年前新生代第三纪；形成最晚的可能是内外生菌根，它们大约不到4000万年的历史。VA菌根产生得最早，它们可能在陆生植物发生的初期，它们在陆生植物的形成和进化中起了重要的作用。

（二）根际微生物

土壤中居住着大量的各种微生物，有细菌、放线菌、真菌、酵母菌和藻类。此外，还有一些超显微镜的生物，如噬菌体等。其数量之多是难以统计的。目前，只能在各种合成培养基上采用平板稀释法或其它方法粗略地计算它们在土壤中的个体数量。总的说来，细菌数量最多，通常1克干土内可含有 10^6 — 10^8 个细菌；其次是放线菌，每克干土中大约有 10^5 — 10^6 个；再其次是真菌，它们的数量一般要比土壤细菌少2—3个数量级，每克干土中约有几千个最多到几万个。土壤微生物的数量和组成因地理条件、土壤类型、植物种类和季节的不同，差别也很大。即使在同一块土壤内，微生物的垂直分布和水平分布变化也很大。在垂直分布上，微生物的数量和组成是随着土壤深度的增加而显著的减少；在水平分布上则是越靠近植物的根系，微生物的数量越多，特别是真菌数量增加更显著。这种愈靠近根际，微生物数量愈多的现象是与植物根系的生物活动密切相关的。根际土壤有团粒结构，通气良好，水分、温度和pH值都比较稳定，这些都为真菌

的生长和发育，创造了有利的条件。同时，在根的分泌物和死根的分解产物中含有各种酶、维生素、植物生长素、氨基酸以及其它化合物，这也为微生物提供了丰富的营养。其中有些化合物还能促进真菌孢子的发芽和菌丝的生长。在根际聚集的大量微生物中有很多是能生长在活根表面和活根内部的真菌。这些真菌与植物菌根的形成有着密切的关系。

(三) 土壤真菌

1. 土壤真菌的类型

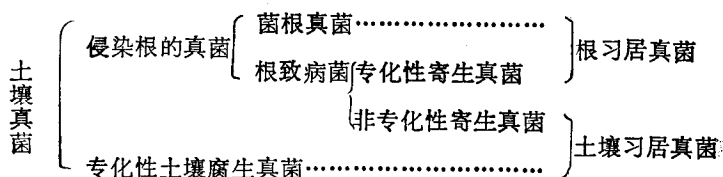
真菌在发育系统上是属于高等的微生物。它具有完整的细胞结构，包括细胞壁、细胞质膜、细胞质和真正的细胞核。菌丝体多呈丝状，有的不具隔膜，为多核细胞；但大多数真菌的菌丝有隔膜，呈多细胞结构。具备有性繁殖世代。

从系统分类角度来说，真菌的种类很多，形态、大小也很不相同。有的体形很小，只是单细胞；有的体形很大，结构复杂，如担子菌中很多能产生蘑菇的真菌。据1931年以前出版的Saccardo 25卷真菌汇编录中收到的真菌就有89000多种。再加上近50年来发表的新种，总数约10万种。这些真菌大部分都是生活在土壤中，但其中能形成菌根的只占一小部分，多半是担子菌纲中的伞菌目 (Agaricales)、红菇目 (Russulales)、高腹菌目 (Gautieriales)、腹菌目 (Hy-menogastrales)、鬼笔目 (Phallales)、马勃目 (Lycopoperdales)、黑腹菌目 (Melanogastrales)、硬皮马勃目 (Sclerodermatales) 和多孔菌目 (Aphyllorphorales)；

子囊菌纲中的散囊菌目 (Eurotiales)、柔膜菌目 (Helotiales)、盘菌目 (Pezizales) 和块菌目 (Tuberales) ; 接合菌纲中的内囊霉目 (Endogonales) 等一些科属。

从生态学的角度来看, 真菌学家早就把土壤真菌分为腐生和寄生两大类型: 一类是在土壤中分布较广, 喜生长在刚腐败的有机物上的真菌, 它们发育很快, 但存活时间不长; 另一类是生长在活的有机体上的真菌。

自从发现了菌根真菌以后, 在很长一段时间内, 不少学者仍把它们列入在寄生类型中。1950年, Garrett从植物病理学的观点出发, 对土壤真菌提出了下列的生态学分类。



Garrett的建议具有很重要的意义, 他把根习居真菌和土壤习居真菌区分开了。在根习居真菌中, 又把菌根真菌和致病真菌区分开, 并且指出致病真菌在寄主植物死亡后, 能衰降为腐生。这样一来, 他明确地把土壤真菌划分为腐生、寄生和共生三种类型。并且提出了这三种类型的特点和相互关系。

2. 寄生、共生和腐生

真菌是异养生物, 只能从其它活的或死的有机体获得营养, 特别是取得碳水化合物。由于不同真菌对营养的要求有

一定的选择性，因此，真菌本身的生活方式也有差异。

1) 寄生真菌

寄生真菌主要生活在活的动植物有机体上或其组织内部，并从中吸取养分，使寄主植物的组织受到破坏，崩溃，甚至最终导致部分组织或整个植株的死亡。这些真菌对寄主来说叫做致病真菌。这种寄生方式只对真菌的生长有利，而对寄主则造成不同程度的危害。

2) 共生真菌

共生真菌是生活在活的植物根部，从中获取必须的碳水化合物和其它一些物质，但同时又向植物的根系提供植物生长所需的营养和水分。它对植物的组织没有危害，而是互相有利。实际上共生也可以认为是一种特殊的寄生现象，不过寄生的程度两者达到了高度的平衡。

又有一些真菌对一种寄主来说是共生的，而对另一种寄主植物则是严重致病性的。例如，假蜜环菌属 (*Armillariella*) 和丝核菌属 (*Rhizoctonia*) 的真菌对兰科植物是共生菌根真菌，而对许多木本植物的苗木和树根又是严重的致病菌。

3) 腐生真菌

腐生真菌是从死的动植物有机体中获取营养物质，它们不能侵害活的有机体，但是，对于有些真菌来说，它们的营养方式并不是绝对的。有些真菌往往可以从一种营养类型转变为另一种营养类型。例如，许多种寄生的致病真菌在寄主植物死亡后能继续留在死的有机体上营腐生生活，但它们也可在其它死体上生长，所以这些寄生真菌是非专化性真菌，或叫做兼性寄生真菌。

（四）菌根的类型

根据菌根真菌的菌丝体在寄主根部形成的形态结构，以及它们同寄主之间的营养关系，菌根主要可以分为三种类型：即外生菌根、内生菌根和内外生菌根。此外还有一些菌根的变型，如混合菌根、假菌根和外围菌根等。

1. 外生菌根

外生菌根真菌菌丝在植物营养根的表面形成稠密的菌套（Mantle），同时在根的皮层组织细胞间隙还形成哈蒂氏网（Hartig net），但真菌不侵入细胞内部（图1,1）。

2. 内生菌根

内生菌根在根的表面没有菌套，菌丝多半侵入在根的皮层组织内部。在皮层组织的细胞间隙有纵向的胞间菌丝，但不形成哈蒂氏网，而且菌丝能穿入皮层细胞内部形成各种不同形状的吸器。

根据真菌的种类，以及它们的菌丝体在细胞内形成吸器结构的不同，内生菌根又可分为泡囊丛枝菌根、杜鹃类菌根和兰科菌根。

泡囊丛枝菌根的胞间菌丝无隔膜，胞内的菌丝呈泡囊状（Vesicular）和丛枝状（Arbuscular），故称泡囊丛枝菌根，简称VA菌根（图1,2）。

杜鹃类菌根的菌丝有隔膜，胞内的菌丝呈圈状（Coil）

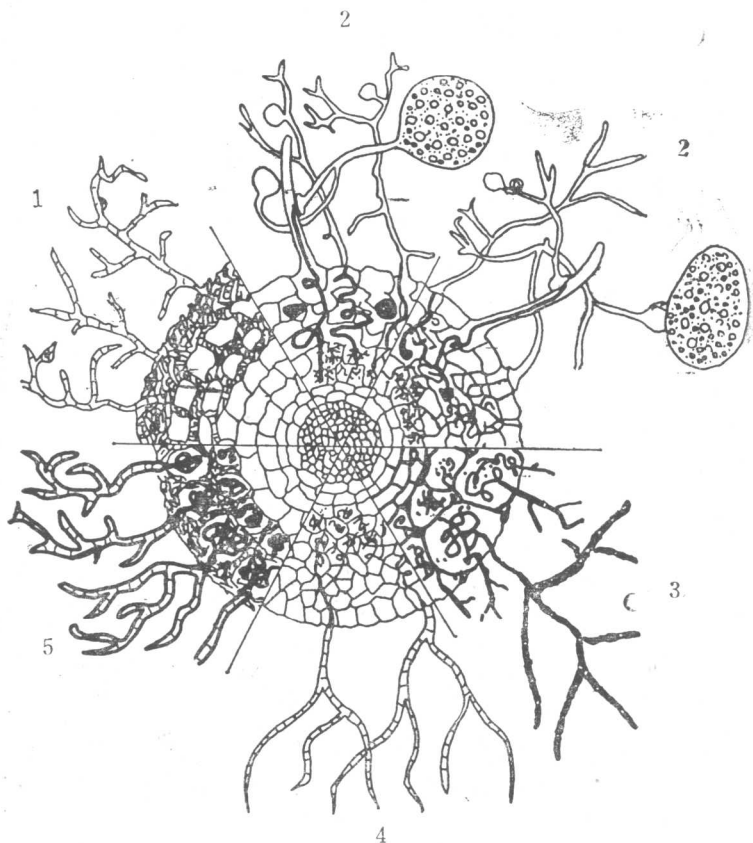


图1 各种类型菌根横切面示意图

1. 外生菌根 2. 球囊霉属 (*Glomus*) 形成的VA菌根
3. 巨孢囊霉属 (*Gigaspora*) 形成的VA菌根 4. 杜鹃类菌根
5. 兰科菌根 (根据Furlan和Fortin, 1981的图修改)

(图1, 3)。

兰科菌根的菌丝也有隔膜, 胞内菌丝呈结状 (Knot) 或圈状, 统称胞内菌丝团 (Peloton) (图1, 4)。

3. 内外生菌根

内外生菌根则兼有外生和内生菌根的特点。这类菌根除在根表面有发育较好的菌套和在皮层组织细胞间有哈蒂氏网外, 在细胞内还具有不同形状的菌丝圈 (图1, 5)。

兹将主要几种菌根类型的特征列表如下 (表1)。

表1 几种主要菌根类型的特征

菌根类型		菌 套	哈蒂氏网	菌丝隔膜	胞内菌丝
外生菌根		+	+	+	-
内 生 菌 根	VA菌根	-	-	-	孢囊丛枝
	杜鹃类菌根	-	-	+	圈 状
	兰科菌根	-	-	+	胞内菌丝团 (结状、圈状)
内外生菌根		+	+	+	圈 状

4. 混合菌根

有些树种能与不同的菌根真菌形成不同类型的菌根。甚至在同一植株的根系上也可以同时发现, 在有的侧根上形成的是外生菌根, 另一侧根上则形成内生菌根 (多半是 VA 菌