

现代微生物技术丛书

农业微生物技术

孔 健 主编



化学工业出版社
现代生物技术与医药科技出版中心

· 北 京 ·

(京) 新登字 039 号

图书在版编目(CIP)数据

农业微生物技术/ 孔健主编 .—北京: 化学工业出版社, 2005. 2
(现代微生物技术丛书)
ISBN 7-5025-6629-5

. 农... . 孔... . 农业科学-微生物学 . S182

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2005) 第 007574 号

现代微生物技术丛书

农业微生物技术

孔 健 主 编

责任编辑: 周 旭 孟 嘉

责任校对: 边 涛

封面设计: 潘 峰

*

化 学 工 业 出 版 社 出版发行
现代生物技术与医药科技出版中心

(北京市朝阳区惠新里 3 号 邮政编码 100029)

发行电话: (010)64982530

[http:// www .cip .com .cn](http://www.cip.com.cn)

*

新华书店北京发行所经销

北京兴顺印刷厂印装

开本 720mm × 1000mm 1/16 印张 15 字数 266 千字

2005 年 3 月第 1 版 2005 年 3 月北京第 1 次印刷

ISBN 7-5025-6629-5/ Q · 133

定 价: 30.00 元

版权所有 违者必究

该书如有缺页、倒页、脱页者, 本社发行部负责退换

《现代微生物技术丛书》编委会

编委会主任 曲音波

编委会成员 (以姓氏汉语拼音为序)

高培基	山东大学微生物技术国家重点实验室	教授	
吉爱国	山东大学威海分校海洋生物工程系	教授	
孔 健	山东大学微生物技术国家重点实验室	教授	
李越中	山东大学微生物技术国家重点实验室	教授	
曲音波	山东大学微生物技术国家重点实验室	主任	教授
宋 欣	山东大学微生物技术国家重点实验室	教授	
汪天虹	山东大学微生物技术国家重点实验室	教授	
肖 敏	山东大学微生物技术国家重点实验室	教授	
许 平	山东大学微生物技术国家重点实验室	教授	

本书编写人员

主 编	孔 健			
副 主 编	张玉臻	马桂荣	张秀红	

前 言

在以高产为惟一目的的传统农业生产、畜牧养殖中，过量使用化学农药、抗生素是造成当前农业生态环境日趋恶化、药物残留、有害微生物抗药性出现的重要因素。随着人们生活水平的提高，白色农业、绿色食品成为发展的方向，促使农业生产从传统农业转向高效优质和可持续发展的现代农业。微生物技术在现代农业中发挥着重要作用，尤其现代生物技术对农业上的广泛应用，更加促进了现代农业的快速发展，并显示出广阔的发展前景。

微生物肥料是现代生物技术在农业应用上最成功的例子。长期以来化学肥料的施用和施肥结构的不合理，造成农业生态环境污染和破坏。通过选育和改造有益的根际和叶面微生物，研制微生物肥料成为实现绿色农业的主要手段之一。

在农作物种植方面，植物病虫害一直影响着农作物的产量和品质。化学农药的使用，在杀死害虫、除掉杂草的同时，也带来了令人担忧的问题，如害虫的抗药性、对自然界食物链及人类赖以生存的环境造成破坏。而生物防治技术则成为一种既利于环境保护又能控制植物病虫害的有效措施。很多微生物能够抑制植物病原菌的生长繁殖甚至引起其致病死亡，如白僵菌、苏云金芽孢杆菌制剂等具有毒力高、治病快的特点而成为杀灭鳞翅目、鞘翅目、膜翅目等昆虫的有效生物制剂。

一直以来，抗生素作为疾病治疗剂和动物生长促进剂发挥了重大作用。对于现代集约化养殖业，饲料中添加抗生素成为预防疾病的主要方式。与此同时，抗生素的大量、长期使用的弊端也日益突出，饲料中抗生素替代品的研究成为热点。研究最广泛、应用效果最好的是微生物饲料添加剂，它包括单细胞蛋白、复合酶制剂、免疫增强剂及益生菌剂等其他微生物及其代谢产物，通过改善饲料的营养结构、提高饲料消化吸收率，或者通过调整肠道菌群平衡，促进或刺激机体的免疫功能，提高其抗病能力，进而促进动物的生长和发育。微生物饲料添加剂已经成为饲料组成的重要成分，得到养殖业的认可，有望成为抗生素的有效替代品。

青贮饲料是将青绿作物及其秸秆在密闭条件下，通过微生物的代谢活动而获得的能够长期保存、鲜嫩和营养丰富的越冬饲料。作物种类及管理水平影响着青贮饲料的质量和品质，通过添加微生物青贮剂控制青贮发酵过程，可获得优质的青贮饲料。

本书介绍了微生物技术在现代农业如生物肥料、生物农药及微生物饲料

添加剂等领域中最新应用的成果、使用的新技术和新方法以及发展方向。本书共七章：第一章由张玉臻教授、刘同军博士编写；第二章由张玉臻教授、孙昌魁博士、李强博士编写；第三、四、五章由马桂荣教授编写；第六、七章由孔健教授编写，其中第六章的第五节由张秀红博士编写。本书的作者在相关领域从事了多年的科研工作，积累了丰富的工作经验，在总结过去工作经验的基础上，同时参考了大量的国内外最新的技术资料，因此本书具有基础理论面广、应用性强等特点，可供从事农业微生物技术工作的有关人员和生产企业生产人员参考。

在本书编写过程中，马俊孝、孙磊、王稚萱、孔文涛等同学帮助进行了文稿校对，在此表示感谢。

由于水平有限，书中错误及不妥之处在所难免，恳请读者批评指正。

孔 健

2005年1月

于济南山东大学

目 录

第一章 微生物肥料	1
第一节 肥料微生物	1
第二节 肥料微生物促进植物生长的机理	13
一、活化并促进植物对营养元素吸收	13
二、产生多种生理活性物质刺激调节植物生长	16
三、产生抑病作用间接促进植物生长	18
四、提高植物的抗逆性	20
第三节 肥料微生物与土壤污染物的降解	20
一、土壤中污染物的种类、来源及其危害	21
二、微生物对化学农药的作用	23
第四节 微生物肥料种类及应用	25
一、单一微生物肥料	25
二、复合微生物肥料	28
三、有机堆肥	29
四、微生物菌肥的生产制备	30
第五节 我国微生物肥料发展现状与展望	32
一、我国微生物肥料研究和应用中存在的主要问题	33
二、我国发展微生物肥料的对策	34
三、微生物肥料发展预测和展望	36
参考文献	38
第二章 微生物与植物病虫害生物防治	40
第一节 抑菌防病微生物	41
一、主要抑菌防病微生物类群及其特性	41
二、微生物抑菌防病作用的机制	49
三、抑菌抗病微生物在植物病害防治中的应用	52
第二节 杀虫微生物	55
一、杀虫微生物类群及特性	55
二、昆虫病原微生物在农业病虫害防治中的应用	70
第三节 杂草的微生物防治	72
一、杂草微生物防治的概念、方法及其防治机理	73
二、有除草潜能的微生物类型	74

三、国内外微生物除草剂的研究概况.....	77
四、微生物除草剂开发的限制因素和对策.....	78
参考文献.....	81
第三章 饲用微生物酶制剂	83
第一节 饲用酶制剂的种类和作用.....	83
一、蛋白酶.....	83
二、淀粉酶.....	87
三、植酸酶.....	89
四、非淀粉多糖酶.....	91
第二节 饲用酶制剂的应用.....	96
一、饲用酶制剂的应用概况.....	96
二、饲用酶制剂的应用.....	98
第三节 饲用酶制剂的生产	102
一、饲用酶制剂的选择	102
二、饲用酶制剂的发酵生产	102
三、饲用酶制剂的安全性	110
参考文献	110
第四章 单细胞蛋白	112
第一节 单细胞蛋白营养评价	112
一、单细胞蛋白的概念	112
二、SCP 的营养价值及评价指标	112
第二节 生产 SCP 的微生物	115
一、酵母	115
二、丝状真菌	118
三、藻类	120
四、光合细菌	123
五 其他细菌	124
第三节 生产 SCP 的主要原料	125
一、碳氢化合物	125
二、各种废弃物	125
三、淀粉质原料	127
四、其他原料	127
第四节 SCP 的生产工艺	127
一、液体发酵工艺	127
二、固态发酵工艺	130

三、限制 SCP 应用的因素	134
四、SCP 的安全性	134
五、现代生物技术在 SCP 生产中的应用	136
参考文献	136
第五章 饲用微生物免疫增强剂	138
第一节 免疫增强剂的概念和作用机制	138
一、动物的免疫系统	138
二、免疫增强剂的概念和种类	138
三、免疫增强剂的作用原理	140
第二节 微生物免疫增强剂的种类及作用	141
一、肽聚糖	141
二、细菌脂多糖	143
三、寡糖	143
四、几丁质或壳聚糖	144
五、多糖类	145
六、多肽类	149
七、核苷酸类	149
第三节 微生物免疫增强剂的生产	150
一、细菌胞外多糖的生产	150
二、真菌多糖的提取	151
三、核苷酸类物质的生产	151
四、多肽的生产	152
五、寡糖类的生产	152
第四节 微生物免疫增强剂的应用	152
一、应用范围	153
二、使用方法	153
三、使用时间和剂量	153
四、微生物免疫增强剂的发展趋势	154
参考文献	155
第六章 益生菌剂	156
第一节 益生菌剂的概念	156
一、益生菌剂的概念	156
二、益生菌剂与微生态制剂	157
三、肠道微生物菌群	157
四、肠道菌群的功能	159

第二节	益生菌剂的常用菌株及其生理功能	160
一、	乳酸菌制剂	160
二、	芽孢杆菌制剂	164
三、	酵母菌制剂	166
四、	益生菌具备的条件	167
第三节	益生菌剂的作用机理及应用	168
一、	益生菌剂的作用机理	168
二、	益生菌剂的应用	170
三、	益生菌剂的安全性	171
四、	益生菌的活菌与死菌问题	172
五、	益生菌剂存在的问题及研究方向	173
第四节	益生菌的检测方法	173
一、	检测益生菌的经典方法	174
二、	益生菌的分子检测技术	176
三、	用于乳酸菌分离和培养的常见培养基	178
第五节	益生元	180
一、	益生元的种类	180
二、	益生元的作用机制	181
三、	益生元的作用	182
四、	合生元	183
五、	低聚寡糖的国内外研究状况	183
六、	益生元在饲料应用中的注意事项	184
第六节	噬菌体制剂及其在畜禽和水产养殖中的应用	184
一、	噬菌体治疗的原理	184
二、	噬菌体治疗的发展及在畜禽水产养殖中的应用	185
三、	噬菌体治疗存在的问题及对策	186
四、	噬菌体裂解酶的应用	187
五、	展望	188
参考文献		188
第七章	青贮饲料	189
第一节	青贮饲料的发酵过程	189
第二节	青贮饲料的微生物类群	191
一、	乳酸菌	192
二、	肠细菌	192
三、	梭菌	193

四、酵母菌	194
五、醋酸细菌	195
六、芽孢杆菌	195
七、霉菌	195
八、利斯特菌	196
第三节 青贮饲料添加剂	197
一、饲料防腐剂	198
二、非蛋白氮	199
三、细菌接种剂	200
四、酶制剂	203
五、其他添加剂	204
六、乳酸菌接种剂的局限性	205
七、青贮接种剂的发展趋势	206
第四节 青贮饲料的化学成分及有氧稳定性	207
一、可溶性碳水化合物	208
二、有机酸	209
三、含氮化合物	210
四、青贮饲料的有氧稳定性	211
第五节 青贮饲料质量鉴定及控制	212
一、青贮饲料质量鉴定指标	212
二、影响青贮饲料质量的因素	214
三、青贮饲料的主要原料	217
四、青贮饲料的优点	217
五、青贮饲料对动物生长发育的影响	218
第六节 微贮饲料	219
一、微贮中常见的微生物接种剂	219
二、秸秆微贮发酵的生产工艺	220
三、影响微贮饲料品质的因素	221
四、微贮饲料对动物的促生长机制	221
五、微贮饲料的特点	222
六、微贮秸秆的方法	222
参考文献	223

第一章 微生物肥料

微生物肥料也叫生物肥料、菌肥、细菌肥料、接种剂，是应用于植物或土壤环境中含有生物活性、起肥料效应，或以肥料方法施用、以微生物活性生物体或其代谢产物为主要作用因子的一类生物制剂或肥料制品，应用于农业生产中，能获得特定的肥料效应。在这种效应的产生中，制品中的活微生物起着关键作用，符合上述定义的制品均归入微生物肥料。微生物的生命活动，增加了对植物营养元素的供应量，从而提高植物产量。但微生物生命活动的关键作用不限于植物的元素营养供应水平，还应包括它们所产生的植物生长刺激素对植物的刺激作用，促进作物对营养元素的吸收，或者是拮抗某些微生物的致病作用，减轻作物病虫害，而使产量增加，如植物促生根瘤菌 (plant growth promoting rhizobacteria, PGPR) 即属于此类。

第一节 肥料微生物

微生物可以作为肥料资源主要是由于它是自然界中惟一能够利用氮气的生物。空气中的氮气是所有生物的氮素来源，微生物通过固氮作用，把分子氮转化为氨态氮，部分供自己利用，另一部分供植物利用并进一步合成有机氮；同时通过微生物的降解作用，将生物的残余物变成植物可以利用的氮源和其他养料，实现生态平衡；其次，微生物参与地球化学过程，促进土壤的形成和熟化，促进无机元素的释放，为植物提供矿物营养。这些构成了植物生存的基础，微生物扮演了天然肥料生产者的角色。

植物的正常生长、发育和高产是与其基因的组成和外部环境（如营养物质的供应情况、有益微生物和有害微生物的存在与否等多种复杂因素）有关的。土壤中固有的有益微生物包括可以释放刺激植物生长物质的细菌和真菌，也包括土壤中抑制有害微生物生长而起间接作用的微生物。一般来说，微生物直接促进植物生长的机制包括从大气中固氮，增加铁、磷等元素的吸收，合成促进植物细胞繁殖的植物激素等。间接作用的机制则是有益微生物的生长耗尽了某种营养，或由于它释放出了某种物质抑制了有害微生物的生长。

（一）土壤中的微生物群落及分布

在微生物赖以生存的不同生态环境中，土壤是微生物生长和繁殖的良好培养基。土壤中含有各种各样的有机营养物质和无机营养物质，其中分布着形形色色的微生物类群。土壤中的微生物可粗分为两类。一类是长期定居于

土壤中的土著微生物 (autochthonous microorganism), 也就是一般所谓的土壤微生物。这些微生物从生理方面适应了土壤生境的理化环境, 当处于恶劣环境时, 能较长期的呈休眠状态, 等到环境适宜时, 就进行生命活动 (如生长), 并参与土壤特定的生物化学转化, 如固氮菌、硝化细菌等。这类微生物能与来自其他群落的微生物进行有效地竞争。另一类是外来微生物 (allochthonous microorganism), 是随着施肥和动物排泄物等带菌物进入土壤的, 只能作短暂时间的生长, 一旦加入土壤中的这些物质被耗尽之后, 它们就失去了生存的物质基础, 慢慢死去。一般病原细菌多是外来微生物。

1. 土壤是微生物的重要栖息地

土壤具有微生物生命活动所必需的营养物质和适宜的生活条件, 素有微生物的天然培养基之称。

土壤是由固相、液相和气相共同组成的一个较为疏松的特殊物质体系, 广泛覆盖地表。其中固相物质包括土壤矿物质和有机物两部分。从土壤的总质量来说, 土壤矿物质构成土壤的绝大部分, 约占土壤固相总质量的 90% 以上, 其中包括多种元素, 最多的是硅, 其次是铝、铁, 再其次是磷、钙、镁、铬、钠、硫等; 土壤中无机盐虽然稀少, 但一般均足以满足微生物生命活动的需要。土壤有机质主要是动植物残体及其排泄物、生物活体等各类化合物, 一般约占 1% ~ 10%, 甚至更少。据其作用有机质可分为两大类, 一类是组成生物体的各种有机物质, 称为非腐殖质物质; 另一类是腐殖质, 是生物体有机质经过土壤微生物作用后形成的复杂有机物的混合物。土壤有机质可作异养微生物的养料。固相物质之间存在着形状不同、大小各异的孔隙, 气相物质 (空气) 和液相物质 (水溶液) 充满其中, 土壤中空气组成与大气基本相似, 主要成分是 N_2 、 O_2 和 CO_2 , 但其中 CO_2 和 O_2 的含量有很大差异, 这主要是由于空气存在于相互隔离的土壤孔隙中形成一个不连续的体系、微生物呼吸作用和有机物的分解造成的。土壤中水分含量虽不很大, 但基本上能够满足微生物生命活动的需要, 土壤水分类似于常用的培养基, 其中含有微生物生长所必需的各种有机氮素和无机氮素及各类无机盐、微量元素、维生素等。

综上所述, 土壤具有各类微生物进行生命活动所必需的各种条件, 其中栖息着数量可观的微生物, 有时能占土壤的 1% 之多。

2. 土壤中微生物的组成和分布

土壤是一个典型、主要而广泛的微生物聚集处。土壤微生物受环境因素的影响很大, 处在不断的生生死死和不停的变化之中。由于土壤种类和土层的不同, 环境条件不可能一样, 营养物质的分布, 水分的有无、多寡, 以及空气的流通程度等条件, 均足以影响微生物的生存。而且各类生物之间的活动又相互影响, 相互制约。微生物个体微小, 所处的环境也不会很大。在一

块很小的土壤碎块之内，就可能有适宜于一种微生物的生长，而不适于另一种微生物的生长的小生境，其中的温度、酸碱度、湿度、水分等条件都可能不太相同。在土壤表面，由于日光照射及干燥等因素的影响，微生物不易生存。深层土壤由于有机质含量少、缺氧等原因，菌数随土壤深度的增加而减少。通常距地表 15cm 左右的土壤中菌数最多，每克耕作土中常含数十亿个微生物细胞。

微生物数量的季节性变化也非常明显。一般说来，冬季微生物数量明显减少，多数呈休眠状态；春季气温增高，万物复苏，植物根系分泌物增加，为微生物提供了大量营养，微生物数量随之上升；夏季，由于植物、微生物大量生长，造成营养缺乏，加之微生物代谢产物的累积，会影响微生物的生长繁殖；秋季的温度、湿度适宜，及秋收后大量植物残体进入土壤，为微生物提供了良好的生长环境，微生物又大量增加。

土壤中细菌的数量很多，有各种不同形态（球菌、杆菌、弧菌、螺旋菌），不同的氧气需要（好氧菌、厌氧菌和兼性菌），不同的环境要求（有的嗜碱或中性，有的耐酸，有的嗜中温，有的嗜高温，有的嗜冷），营养类型不同，和动植物的关系也不一样（寄生、共生和腐生）。其中，放线菌占相当大的比例，约占细菌总数的 10% ~ 33%，尤以链霉菌、诺卡菌为最多，小单胞菌也很普遍。放线菌的最适生长温度为 13 ~ 32℃，最适生长 pH 为 7 ~ 8.5，也有能耐 pH 为 3 ~ 4 左右环境的，但总的说来，它们对酸性更为敏感。所以，酸性土壤中很少发现放线菌。相反，它们抗干燥能力比细菌强大得多，能存活于干燥土壤乃至沙漠中，它随土壤的深度增加而减少的速度比细菌慢，因此相对说来，深层土壤中放线菌往往仍很多。真菌喜酸性，在酸性森林土壤中较多，它们的个体体积远较细菌为大，在土壤中为数虽较细菌少，但所产生的生物量（biomass）则很大，可占表层土壤重的 0.05%。其大多是好氧性的，主要存在于 10cm 以内的顶层土壤中，30cm 以下的土壤中的真菌数量就很少了。经常可以从土壤中分离到的多是半知菌和藻状菌，如曲霉、青霉、地霉、木霉、毛霉、根霉、镰刀霉等。担子菌在某些土壤中也很多，往往肉眼就能看出它们所形成的子实体。另外，有些土壤中也有能和一些植物共生的菌根真菌，但分离起来就不那么容易了。酵母菌一般土壤中较少，果园土壤中较多，有假丝酵母、红酵母、隐球酵母、汉逊酵母等。

土壤中能进行光合作用的微生物有蓝细菌，也有藻类。藻类多是小型的，多栖息于多水的表层土壤中，在深 30cm 的耕作层中，每克土壤中可达几千到几十万个。其数量季节性变化明显，春秋多而冬夏少。土壤中还可分离出病毒，很多可以感染土壤中其他微生物，有的则是动植物的病原。

（二）土壤微生物与植物之间的关系

微生物和伸展在土壤中的植物根部发生直接联系，彼此相互影响，建立多

方面的互惠关系。微生物多生长于根的附近，或附着在根的表面，或进入根的组织共同生活在一起，形成一个微生态系统。现将其分为以下五类来讨论。

1. 根际微生物

根际是微生物生活特别旺盛的环境。根表面和离根表面 5mm 范围内的微生物属根际微生物。在根际范围内，植物对微生物有直接的影响。同样，根际中微生物也影响植物的生长。根际微生物的群体密度一般要比远离根际土壤中的大，这两者的比值可以用 R/S 比值（根际微生物的密度/土壤微生物的密度）来表示，通常 R/S 比值在 5% ~ 20% 范围内，有时可达到 100%，贫瘠土壤中的这种差异尤为显著。

在根际中，植物根对土壤微生物群落的组成和密度有直接的影响，这种影响叫做根际效应（rhizosphere effect）。根际效应是由根的分泌物形成的。根的分泌现象（exudation）是一切高等植物共有的特征。根分泌物主要来自两个途径，其一是植物光合作用合成产物约有 20% 的会以根分泌物的形式进入土壤；另一条途径是根尖在伸展过程中和土粒摩擦受伤而不断脱落，被新的根冠所取代的衰老细胞。这些分泌物和脱落细胞释放出的物质在根和土壤的界面富集成营养带，促进了微生物的大量繁殖和生长，其中也包括病原微生物。植物根分泌物的种类非常丰富，主要为糖类、氨基化合物、有机酸、脂肪酸和甾醇、生长素、核黄素和酶类等。每一类分泌物的质和量又因植物种类而不同。某些植物根还能产生趋化物质来吸引土壤微生物群体向有根的方向移动。在许多情况下，根际中的细菌数目增加是由于植物根分泌物对土壤微生物直接影响的结果，因为这样会使那些内在生长速率高的微生物因得到足够的营养而迅速生长。在根际中，某些微生物能产生抗生素，抑制或杀死根际中其他微生物群体，以便竞争由植物根提供的营养物。

根际微生物中各种假单胞菌（*Pseudomonas* sp.）是数量最大的菌群，尤以荧光假单胞菌（*P. fluorescens*）最为常见，其次农杆菌属（*Agrobacterium*）和无色杆菌属（*Achromobacter*）也相当普遍；还具有较多的淀粉、蛋白质和纤维素分解细菌，以及氧化菌、反硝化菌。再次是放线菌，通常在根围最容易分离出的是链霉菌属（*Streptomyces*）和小单胞菌属（*Micromonospora*）的一些种，其中有不少可以产生抗菌物质的成员。不过有关根围放线菌的研究远不如对根围细菌和真菌的研究深入。根围的真菌种群，因采用的方法、植物种类、季节、土质等也有很大变化。一般以藻状菌和半知菌中的丛孢菌成员为主，如毛霉菌属（*Mucor*）、根霉（*Rhizopus*）、腐霉菌（*Pythium*）、青霉菌（*Penicillium*）、枝孢菌（*Cladosporium*）、镰刀菌属（*Fusarium*）、柱盘孢菌（*Cylindrocarpin*）、被孢菌（*Mortierella*）、黏帚霉菌（*Gliocladium*）、木霉属（*Trichoderma*）、曲霉属（*Aspergillus*）、毛壳菌（*Chaetomium*）、丝核菌（*Rhizoctonia*）等。

根际中的微生物在根际大量繁殖，构成了一个旺盛的生物活性区，强烈地影响着植物的生长发育。当缺少这些微生物时，植物生长就会受到影响。根际微生物可以通过许多种方式促进植物的繁殖与生长（见本章第四节）。

2. 菌根微生物

某些真菌和植物根以互惠共生关系建立起来的共生体称为菌根。其中的真菌叫做菌根菌，它包括子囊菌和担子菌，这种微生态系统是经过长期演化建立形成的。不同植物的菌根常常由相对稳定的微生物组成。这些真菌能在植物根上发育，菌丝体包围在根表面或侵入内组织，共同发育，建立起共生关系。菌根有外生菌根和内生菌根之分。外生菌根的真菌菌丝大多数紧密地缠绕在植物根的外表上，形成一层菌套，并有许多菌丝向四周伸展。某些菌丝可以伸入到有病的根细胞之间的间隙中，或伸入脱落的细胞空间中，但是菌丝不能伸入活的细胞中。内生菌根的菌丝体大多数在根内部发育，主要存在于根的皮层中，在根外较少。

外生菌根的最适生长温度一般在 $15 \sim 30$ ；最适生长 pH 在 $4 \sim 6$ 之间；多数外生菌根菌能利用单糖（葡萄糖和果糖等），也能利用双糖（麦芽糖、蔗糖和纤维二糖等），也有的能利用复杂碳水化合物（淀粉、甘露糖等）。外生菌根菌通常以复合有机氮、氨基酸和铵盐等作氮源；生长发育均需要磷元素。一般而言，人工培养时使用无机磷，如 KH_2PO_4 等；而在自然界，许多菌根菌具有活性较高的磷酸酶，能使有机磷矿质化，如黄色须腹菌、土生空团菌和褐环乳牛肝菌均能水解磷酸盐。菌根菌还需要硫、钾、钙等离子，虽然需求量较小，但却是必需的。在自然界，菌根菌能高效地吸收这些速效离子。菌根菌生长需要维生素，如硫胺素和生物素等。

内生菌根中的 VA 菌根（Vesicular-arbusular mycorrhiza，菌根中一大类，属内生菌根中的泡囊丛枝菌根）及杜鹃类菌根菌均需宿主植物提供较简单的碳水化合物，主要是单糖、双糖。除此之外，某些菌根真菌具备水解酶，它们可以利用较复杂的碳水化合物，如淀粉、果糖、木质素纤维素等，并把水解产物供给宿主植物。VA 菌根菌能利用土壤中可溶性磷，还能利用矿物磷酸盐中的磷，如骨粉、磷灰石、磷矿石等中难溶性的磷。同时能利用一些微量元素，如 Cu、Zn、Ca、B 等，缺少这些微量元素时会影响菌根真菌的活性，抑制它们的侵染。

菌根通过延伸到土壤中的菌丝扩大了根与土壤的接触面，增强植物对营养物质（特别是磷）和水的吸收，从而促进寄主植物的生长。在土壤中磷的扩散系数很低，植物生长过程中，根际很快形成一个无磷区，菌根的菌丝则能穿过这个无磷区域向四周延伸，形成一个新的吸收网，从而扩大了根的吸收范围。此外，有些外生菌根菌能产生植酸酶，因此菌根真菌除能溶解无机磷化物外，还能水解有机磷化物，增加菌根周围的有效磷供应量以供根吸收。

菌根菌能产生多种代谢产物，如生长刺激素、赤霉素、抗生素、细胞激动素、脂肪酸、维生素及各种酶。通过这种共生关系使双方都获益，尤其对植物更有以下 5 点益处：菌根有增加肥效的作用，尤其能提高植物从贫瘠土壤中吸取养分的能力。在肥料不足或不施肥的土壤中，菌根所带来的效益更为明显。菌根真菌能从土壤中吸取水分与氮、磷、钾等养分输送给植物利用；能溶解磷酸盐，以便于植物吸收。菌根菌能提高植物对有毒物的耐受能力。

菌根菌可以扩大植物对湿度、pH 等不良环境因素的耐受范围。菌根菌可以增强植物对致病菌的抗性，因为某些真菌如担子菌能产生抗生素。菌根菌还可产生各种挥发性有机酸，菌套可作为一个有效的屏障阻止病原微生物的入侵。菌根菌可以延长宿主根的生命。

3. 土壤固氮微生物

固氮微生物主要有固氮细菌、根瘤菌、弗兰克菌（放线菌）及蓝细菌等。它们固氮的基本反应都是在固氮酶系的有序作用下完成的。根据固氮微生物与高等植物以及其他生物的关系，可将固氮微生物资源菌分为三大类，即自生固氮微生物、联合固氮微生物和共生固氮微生物。

(1) 自生固氮微生物 自生固氮微生物是指某些能在土壤或培养基中独立生活，并具有固氮作用的微生物种群。最早发现的自生固氮微生物是厌气的固氮梭菌，随后又发现了好气性的固氮细菌。1928 年首次肯定了某些蓝细菌（蓝藻）也具有固氮作用。现已发现的自生固氮微生物约有 50 多个属。其中固氮梭菌属、固氮菌属和固氮蓝细菌最为常见。

固氮梭菌属 (*Closteridium*)。固氮梭菌又称梭菌属，是一类丁酸类厌气性芽孢杆菌，其中重要的种类有：丁酸梭菌 (*C. butylium*)、嗜果酸梭菌 (*C. peetinovorum*)、拜氏梭菌 (*C. beijerinckii*)、巴氏芽孢梭菌 (*C. pasteurianum*)、克氏梭菌 (*C. kluyveri*)、丙酮丁醇梭菌 (*C. acetobytycum*)、麦氏梭菌 (*C. madrsonii*)、嗜乳酸醋酸梭菌 (*C. lactoacetophilum*)、费新尼亚梭菌 (*C. felsineum*)、假破伤风梭菌 (*C. teteaomorphum*) 等。其中巴氏梭菌是最重要的一种，它分布广，固氮能力强。革兰氏染色呈阳性，细胞杆状， $(1.0 \sim 1.5) \mu\text{m} \times (2.5 \sim 2.7) \mu\text{m}$ ，单生或成对。幼龄时细胞均质，细胞中部或偏端处产生比细胞直径还大的卵形芽孢，故整个细胞呈梭状。老的细胞有时延长成丝状或膨大为各种形态。

固氮菌属 (*Azotobacter*)。固氮菌属为革兰阳性好气细菌，广泛分布在世界各地土壤中，其主要种类与特征见表 1-1。其中褐球固氮菌是分布较广、固氮能力较强的一种，它由荷兰学者贝杰林克于 1901 年分离出来。它的个体较大，细胞直径 $2 \mu\text{m}$ 以上；幼小时为杆状，内部均一，周生鞭毛；成熟后，变为球形，有厚荚膜，失去鞭毛，细胞成对排列成 8 字形，或四联体。无芽孢，产生非水溶性棕褐色色素，菌落呈褐色，生长后期，细胞转变为孢囊，

处于休眠状态。

表 1-1 固氮菌属的主要种类与特征

细菌名称	细胞大小/ μm	鞭毛	色素	分布场所
敏捷固氮菌	3 ~ 5	周生	水溶性绿色素, 青白色荧光	水域
标记固氮菌	3 ~ 5	端生	水溶性绿色素, 非水溶性淡褐色素	水域
维涅兰德固氮菌	2.4 × 0.5	周生	水溶性绿色荧光色	土壤或水域
巨孢固氮菌	2.0	端生	水溶性紫色素	土壤
褐球固氮菌	2.4 × 0.5	周生	非水溶性褐色素	土壤或水域
拜氏固氮菌	2.8 × 7.6	不运动	非水溶性淡褐色素	土壤

固氮蓝细菌。蓝细菌过去被称为蓝藻，是单细胞原核生物。已知具有固氮能力的蓝细菌有 25 个属，多数都有异形胞，常见的有鱼腥藻属 (*Anabaesna*)、念珠藻属 (*Nostoc*)、柱孢藻属 (*Cylindrospermum*)、单歧藻属 (*Tolypothrix*)、颤藻属 (*Oscillatoria*)、眉藻属 (*Calothrix*)、织线藻属 (*Plectonema*)、飞氏藻属 (*Fischerella*) 和席藻属 (*Phormidium*)。蓝藻个体大小为 3 ~ 7 μm ，大多呈球状或圆桶状，无鞭毛。细胞壁外有果胶质类物质构成的鞘膜。许多细胞可联成不分支的链丝体或聚集成群体，外包共同的胶质鞘。链丝上有少数具有固氮作用特化的异形胞。其特点是细胞膨大，胞壁变厚，无光合色素，能固定空气中的氮素。

(2) 联合固氮微生物 在自然界中有些固氮微生物与相应的植物间有较为密切的关系，但同时又不形成根瘤那样的共生结构。固氮细菌聚居于植物根际、根表，部分还可以进入根的皮肤细胞间生活。这种较为“松散”的共生关系称为“联合固氮”。它是介于自生固氮和共生固氮之间的中间类型。但到目前为止，所发现的各种联合固氮细菌均能在培养基上生长，并具固氮作用，因而人们通常将它们仍归到自生固氮细菌类群中。

联合固氮作用在自然界广泛存在。由于根的吸收和分泌等生命活动，不断改变根系周围土壤中的养料、水分及通气状况，使根际范围内的微生物数量常比其他土壤中大十倍至几十倍。其中兼性厌氧和厌氧的异养型固氮细菌在竞争中容易占优势而大量繁殖，故出现了一些植物根际的联合固氮作用。

固氮菌属 (*Azotobacter*)。圆褐固氮菌 (*A. chroococcum*) 最初发现于水稻、小麦、甘蔗、玉米等作物以及水生植物根际。雀稗固氮菌是一种与雀稗严格专性联合的固氮菌，特别是点雀稗的四倍体品种。根的分泌物可促进这种菌的生长和繁殖。这种菌生长在根表黏液层内，可进入根的皮肤外部，在这种联合生活中，发挥较高的固氮效率。在巴西每年每公顷点雀稗可固氮 15 ~ 93kg。

拜氏固氮菌 (*Beijerinckia*)。印度拜氏固氮菌 (*B. indicum*) 具有较