

文章编号: 100F 1498(2004) 01 0077 06

菌根真菌菌种的更替与其可持续性的研究

弓明钦, 仲崇禄, 王凤珍, 陈羽

(中国林业科学研究院热带林业研究所, 广东 广州 510520)

摘要: 巨尾桉菌根化组培苗试验林中所接种的彩色豆马勃, 已持续生存达 10 a 之久; 而接种的西澳粘滑菇、漆蜡蘑仅生存 2 ~ 6 a, 之后则被其它菌根菌种所更替。自然条件下未经接种的的蓝桉人工林, 造林后 2 ~ 4 a 的林中以硬皮马勃、漆蜡蘑等菌根真菌为主; 之后则先后由鸡油菌和牛肝菌所取代。松茸菌在适合的自然条件下可在林中生存达数十年之久, 其持续性十分明显; 人工接种松茸菌的云南松幼苗上, 经 6 a 的连续观察, 菌丝体仍然生长旺盛。菌根真菌的菌种更替现象及可持续性与其本身的生长特性有关。若菌种能适应其环境条件, 则生长可持续下去; 反之则可能被其它菌种所更替, 因此, 菌根技术的推广应用, 应坚持“适地适菌”和“适树适菌”的原则, 方可取得持久的接种效果。

关键词: 菌根; 菌种更替; 菌根持续性

中图分类号: S718.81 文献标识码: A

菌种更替现象是指在自然条件下, 随着森林及其环境条件的变化, 森林中的菌根菌在菌种之间出现的种类变化, 这种变化随着森林的生长而出现, 是一种动态的变化, 也是自然界里的一种自然规律。Suhardi^[1]指出, 印度尼西亚的龙脑香科(Dipterocarpaceae) 幼林中, 早期阶段林中是以漆蜡蘑(*Laccaria laccata* (Scop.: Fr.) Berk. et Br.) 和硬皮马勃菌(*Scleroderma* spp.) 为主, 随着森林的生长与发展, 林中的真菌组成明显发生变化, 逐渐以牛肝菌(*Boletus* spp.) 和鹅膏菌(*Amanita* spp.) 替代硬皮马勃, 而且占有更大的优势。不仅外生菌根(ECM) 会出现这种情况, 外生菌根与丛枝菌根(AM) 之间也会出现相互交替的现象。Chilvers 等^[2]和赵忠等^[3]曾分别证明: 在桉树(*Eucalyptus* spp.) 和杨树(*Populus* spp.) 的人工幼林中, 早期可自然感染丛枝菌根(AM), 但随着幼树年龄的不断增长, 其根系的 AM 菌逐渐被外生菌根菌所代替, 甚至被完全取代。这些研究结果表明, 自然界中菌根菌种之间出现的这种更替现象是一种普遍现象。

其实, 菌根菌的菌种更替与菌根的可持续性是一对矛盾。它们是怎样产生的, 与哪些条件有关, 人们应如何利用其有益作用, 克服其不利作用, 就成为菌根技术应用中人们普遍关注的问题。近年来, 作者利用在我国南方已建立的多个林地或试验地^[4,5], 结合一些室内试验, 就菌根菌的菌种更替与可持续性开展研究, 本文仅就菌根菌的“菌种更替”和“菌根持续性”的某些关系问题等进行探讨。

收稿日期: 2003 05 27

基金项目: 国家自然科学基金项目“树木外生菌根菌共生体可持续性及其机理研究”(39870614, 1999—2002 年) 和中国林业科学研究院发展基金项目“珍稀食用菌松茸的资源保护与开发利用研究”(2003)

作者简介: 弓明钦(1939—), 男, 四川彭州人, 研究员。

1 材料与方 法

1.1 观测或试验林地

1.1.1 观测林地 桉树观测林地设在云南省楚雄市,为2~8年生的蓝桉(*E. globules* Labill.)人工林,造林规格及措施按当地标准^[4]进行,造林苗木未进行人工菌根接种,造林地土壤为红黄壤,pH值5.0~5.5,为海拔1800~2000m的山坡地。

1.1.2 试验林地 桉树菌根化组培苗试验林设在广东开平镇海林场,树种为巨尾桉(*E. grandis* W. Hill ex Maiden × *E. urophylla* S.T. Blake),造林的幼苗是经彩色豆马勃(*Pisolithus tinctorius*(Pers.) Coker et Couch)、漆蜡蘑、西澳粘滑菇(*Hebeloma westraliense* Bougher Tommerup & Malajczuk)等菌根菌人工接种的组培苗^[6],造林初期的菌根感染率均为90%~100%,海拔为65~80m,面积为1.5hm²。松茸试验林设在云南保山市水寨乡海棠村,为天然生的云南松(*Pinus yunnanensis* Franch.)、高山栎(*Quercus rehderiana* Hand-Mazz.)等的混交次生林^[5],海拔为2200~2350m,土壤属黄红壤,pH值为4.73~4.80,面积为1hm²,为本课题组的松茸(*Tricholoma matsutake* (Ito ex Imai) Sing.)观测试验林。

1.2 供试材料

菌根菌种:彩色豆马勃6177、4339菌株、西澳粘滑菇4726菌株、粉孢牛肝菌(*Tylopilus* sp.)4240菌株。菌种原产于西澳大利亚的桉树林中,由澳大利亚联邦科学与工业组织(CSIRO)的N. Malajczuk博士等提供;彩色豆马勃9203菌株、硬皮马勃9213菌株、漆蜡蘑9301菌株等由笔者分离自华南地区的子实体,试验共计7个菌株^[4];松茸菌种由本课题组分离自云南产的松茸子实体^[6,7]。两菌种均为液体菌剂,由课题组利用PDA液体培养基生产并提供。

试验树种:巨尾桉菌根化组培苗由本课题组与广东省江门市林科所共同生产;云南松的松茸菌根化实生苗,由课题组按常规方法,在云南保山市进行生产。

1.3 试验及调查观测方法

1.3.1 桉树林地试验 采用随机区组设计,参试菌种(株)7个,其中包括3个彩色豆马勃和1个硬皮马勃及其它菌株,另设不接种为对照,每小区每菌种的接种苗各10株,重复4次^[4],按年度进行菌根调查和子实体发生情况调查;松茸菌接种试验林采用随机区组设计,每小区15株,重复4次,1997年4月造林,按年度进行根系菌丝体生长量的观测。

1.3.2 桉树观测林采用随机踏查的方法 在每年8—9月的子实体发生季节进行,分别调查林地中菌根菌感率及子实体的种类及数量,观测并记录其发生的频度。试验林地的调查为定点调查,调查内容为根系上的菌根类型及其感染强度,同时观测其林地中的子实体出现情况。松茸观测采用定点、连续的调查方法,在每年的松茸生长期,对林地中每个菌塘的子实体发生情况进行调查,包括子实体出现的时间、数量、位置等,并分别进行记录,2d1次。以观测并了解位于地下的松茸菌塘位置、移动距离等。

2 结果与分析

2.1 桉树人工林的调查结果

在未经接种的蓝桉人工林中的调查结果表明:在自然条件下,未接种的桉树幼林也可感染

菌根真菌并形成菌根,但是,感染率一般不高,感染强度也不大;在相同林地不同造林年度的桉树林中,随着造林年度的变化,其林地上所生长的菌根菌种类也明显不一样,有明显的更替现象(表 1)。

从表 1 可以看出,在云南省的一般蓝桉人工林中,硬皮马勃属和蜡蘑属(*Laccaria* spp.) 真菌,是蓝桉幼林中的初期菌根真菌,一般仅可维持在造林后的 3~4 a,之后则几乎未见踪影;而 4 年生以后,鸡油菌(*Cantharellus* spp.) 开始在林中出现,至 5 年生时最多;同时,某些牛肝菌(*Boletus* spp.) 也开始出现;而在此之后的幼林阶段,林地中则几乎都出现牛肝菌,很少发现再有其它种类的菌根真菌出现。同一林地随着造林年限的增加,确实存在着与其它地方相似的菌根菌种更替现象。

2.2 巨尾桉菌根化组培苗人工林中的调查结果

在广东省开平市的巨尾桉菌根化组培苗试验林中的调查结果表明,已近 100% 完成菌根化的巨尾桉幼苗,从造林后第 2 年开始,有一些苗木根系的菌种就开始出现变化,原有的外生菌根感染率有所降低,有的根系却出现了 AM 菌的感染;但是,也有的苗木经过近 10 a 的时间,原接种种不仅仍然保持,而且还有强劲的生长优势(表 2)。

表 2 1993—2001 年广东巨尾桉菌根化组培苗人工林的菌根菌种感染率(%)更替调查结果^①

接种菌(菌株号)	造林时		2 年生		3 年生		5 年生		6 年生		8 年生 ^②		10 年生	
	ECM	AM	ECM	AM	ECM	AM	ECM	AM	ECM	AM	ECM	AM	ECM	AM
<i>Hebeloma</i> (4726)	97	0	90	0	85	23	52	38	42	48				
<i>Tylopilus</i> (4240)	88	0	78	0	75	18	73	32	45	15				
<i>Pisolithus</i> (4339)	90	0	90	0	85	52	80	33	65	33	55	0	53	0
<i>Pisolithus</i> (6177)	92	0	92	0	88	13	78	10	60	6				
<i>Pisolithus</i> (9203)	95	0	92	0	85	33	80	10	58	13				
<i>Scleroderma</i> (9213)	97.5	0	80	0	68	18	52	15	36	25				
<i>Laccaria</i> (9301)	98	0	88	0	70	0	32	12	28	33				
CK(不接种)	0	0	12	15	22	23	28	30	25	40				

注: ①表中数字为根系上外生菌根(ECM)和丛枝菌根(AM)的感染率; ②第 1 代组培苗的造林时间为 1992 年 4 月, 8 年生以后为砍伐后的第 2 代萌芽林。

从上述结果中可以看出,不仅外生菌根菌种有菌种更替现象,外生菌根(ECM)与丛枝菌根(AM)之间也有“更替”现象发生。在接种外生菌根菌种西澳粘滑菇和蜡蘑等菌种的处理中,从造林后的第 2 年开始,AM 菌就有代换 ECM 菌的现象发生,至第 6 年后,根系上出现了较多的 AM 菌根,最高感染率已高达 48%。这个结果与 Chilvers^[2]的研究结果有一些相似,他证明的是由 AM 菌根转变成 ECM 菌根;而本试验证明的是由 ECM 菌根转变成 AM 菌根。值得注意的是,试验中接种彩色豆马勃 4339 菌株的桉树,尽管个别植株也有 AM 菌感染,但是其菌根类型则基本保持未变。不仅如此,在该试验的相同处理的各小区中,几乎每年都能采集到该菌的子实体,直至 2001 年的第 2 代萌芽林中仍然如此,显示出明显的可持续性;经澳大利亚专家的 PCR 检测结果证实,林地上产生的子实体与接种菌之间具有同源性,林地上所产生的子实体确为初

表 1 1995—2000 年云南蓝桉人工林中菌根的菌种更替调查结果

菌根菌种	2 年生	3 年生	4 年生	5 年生	6 年生	7 年生
<i>Scleroderma</i> spp.	+++	++	+ / 0			
<i>Laccaria</i> spp.	+++	+++	+ / 0			
<i>Cantharellus</i> spp.			++	+++	+ / 0	
<i>Boletus</i> spp.			+	+++	+++	++

注:“+++”表示每 50 m² 幼林下拥有该菌子实体 6~10 个;“++”为 3~5 个;“+”表示仅 1~2 个;“+ / 0”表示有或无。

期的接种菌^[8];但是,试验林中的其它几个彩色豆马勃的菌株,在个别年份仅见有少数子实体产生,已感染的菌根也有被 AMF(丛枝菌根菌)取代的现象发生;而未接种的对照株,随着造林时间的推移,也有 ECM 和 AM 的自然感染。

2.3 桉树菌根苗的生长结果

桉树菌根化苗幼林的生长调查结果表明,2年生以内的树高、地径均优于未接种的对照,达到显著或极显著的水平(表3)。其中,彩色豆马勃 4339 菌株的接种效果最为突出,这与前述菌根感染率较高、持续时间长、不易为其它菌种所取代等原因有关;这种菌适合在华南地区条件下生长,也应是原因之一。

2.4 松、栎混交林中的松茸菌调查结果

菌根菌的存在与否,还可从每年子实体是否产生来确定。菌根菌子实体的形成,必需建立在菌根形成的基础上,因此,利用林地中菌根菌子实体产生与否,来检验菌根菌的“菌种更替”和“持续性”,对某些菌根菌种来说,可能具有更加直观和可靠的效果。例如,人们常见在某些松、栎混交林中产生的松茸菌等,就属于这类菌根真菌。

在云南保山市海棠村的松、栎混交次生林中,就生长着许多能与松树共生的松茸菌。据报道,松茸子实体是着生在树木根系周围的“菌塘”上,菌塘是由树木根系、松茸菌丝体、土壤颗粒共同形成的一种团状结构,而产生松茸的地方正是树木形成菌根最多的地方,随着菌塘不断向外围生长,由子实体着生在地面上所形成的轨迹,即“蘑菇圈”也相应向外扩展^[9,10];因此,只要观测其地上蘑菇圈的前进距离,不仅可证明菌根及其真菌的存在,而且还可了解它的位置和发展情况。

对试验林中 55 个菌塘进行长达 5 a 的跟踪调查结果表明,林地中的松茸菌塘,其菌丝体的生长量每年都可达 3.2 ~ 20.2 cm,从而再次证明土壤中的松茸菌根菌不仅持续存在,还能随树木根系的不断生长而发展(表4)。

表4 云南保山市海棠村部分松茸菌塘的年度进展情况^①

cm² a⁻¹

菌塘编号	1996年 ^②	1997年	1998年	1999年	2000年
02	18	23.5(5.5)	27.8(4.3)	32.5(4.7)	40.2(7.7)
09	25	32.5(7.5)	35.7(3.2)	41.2(5.5)	45.8(4.6)
011	12	23.4(11.4)	36.7(13.3)	44.3(7.6)	50.4(6.1)
024	11.5	18.0(6.5)	38.2(20.2)	45.0(6.8)	51.3(6.3)
047	10.0	18.2(8.2)	25.4(7.2)	36.4(11.0)	44.6(8.2)
01	8.0	14.5(6.5)	32.5(18.0)	41.3(8.8)	46.7(5.4)

注:①观察的菌塘共计 55 个,此处仅选择 6 个菌塘;②为菌塘直径的基准数;括号内数字为当年菌塘净增长。

表4表明,菌塘每年都可向前推进,不同的年度或不同菌塘,其每年生长的距离也不同,一般为 3.2 ~ 20.2 cm·a⁻¹,从而证明了松茸菌根菌的存在与发展;而每年的前进速度不一,可能

表3 桉树菌根苗的生长结果

接种菌株(菌株号)	生长指标			
	H1/m	D1/cm	H2/m	D2/cm
<i>Hebeloma</i> (4726)	2.84 a	2.34 a	8.02 a	6.96 a
<i>Tylophilus</i> (4240)	2.53 a	2.10 a	7.96 a	6.37 a
<i>Pisolithus</i> (4339)	2.72 a	2.27 a	8.15 a	8.14 a
<i>Pisolithus</i> (6177)	2.61 a	1.98 a	7.94 a	6.50 a
<i>Pisolithus</i> (9203)	2.73 a	2.22 a	7.75 a	6.79 a
<i>Scleroderma</i> (9213)	2.71 a	2.34 a	7.99 a	6.80 a
<i>Laccaria</i> (9301)	2.93 a	2.37 a	7.79 a	6.92 a
CK(不接种)	1.67 b	0.99 b	7.01 b	5.59 b
显著水平检验	0.01	0.05	0.01	0.05

注:H1, D1 分别为 1 年生树高及地径;H2, D2 分别为 2 年生幼树高及地径。

是因为年度之间由于气候条件不同, 或者是因为其它小气候或小地形的原因所致。本项观测是利用自然条件下的天然林, 而非人工林, 也就是说 1996 年的菌塘位置是过去就有并遗留至今的, 在连续观测了 5 a 之后, 菌塘仍然存在, 而且今后还会不断生长与发展, 因此, 对于菌根菌松茸来说, 一旦与树木共生并形成了菌根, 而环境条件又适合其生长, 也没有其它重大环境变化的情况下, 菌根真菌可不断生长并不断发挥其作用, 因此, 菌根菌松茸表现出的可持续性也是显而易见的。

2.5 云南松松茸菌根化苗造林的试验结果

将松茸菌接种的云南松菌根化苗栽种在天然混交林中, 并在栽种幼苗部位约 10 cm 处的土壤中, 分别埋置一片玻璃(80 cm × 40 cm), 每年定期挖开, 从玻璃一侧观察并测量其幼苗根系菌丝体的生长量(表 5)。

表 5 云南松菌根化苗根系菌丝体的年度生长情况

幼树编号	年度生长情况					cm ^a a ⁻¹
	1998 年	1999 年	2000 年	2001 年	2002 年	
97 1	5.2	15.0(9.8)	24.5(9.5)	35.0(10.5)	50.5(15.5)	
97 12	6.5	17.0(10.5)	26.0(9.0)	36.0(10.0)	52.5(16.5)	

注: 造林时间为 1997 年 4 月; 表中数据为菌塘直径, 括号内的数字为当年菌丝体的净生长量。

从表 5 可以看出, 松茸菌种接种云南松幼苗后, 在适合云南松及松茸生长的地方造林, 其根系的菌根菌种不仅可以继续维持, 还可连年不断地生长和发展。5 a 间的连续观测结果表明: 菌丝体最小的生长量为 9 cm^a a⁻¹, 最多的年份生长量可达 16.5 cm^a a⁻¹; 5 a 间地下的菌丝体生长量已达 50.5 ~ 52.5 cm。从近年观察的情况来看, 随着造林年限不断的增加, 松茸菌丝体的生长量还有越来越大的趋势, 这就再次证明, 在人工林中只要菌种及环境条件适合, 松茸菌不仅能不断发展, 也存在明显的可持续性。也正因为如此, 松茸菌才能长期立足于此, 人们才能年年在林中采集到松茸的子实体。

3 结论与讨论

(1) 森林中菌根菌的菌种更替现象与菌根的可持续性都属自然界里的客观规律, 是不同菌根真菌种类在不同环境条件下的具体反映。

(2) 彩色豆马勃及硬皮马勃之类的菌种只能在郁闭度较小的幼林中生长^[1], 一般仅可维持 3 ~ 4 a 或 5 ~ 6 a; 但是, 本研究中所接种的彩色豆马勃, 为何能在林中维持了 10 a 之久? 其原因是本试验中的桉树人工林属于“短周期的工业用材林”, 一般 6 a 即可采伐, 采伐之后成为第 2 代萌芽林, 因此, 虽然林地已经营 10 a 之久, 林中的条件却仍然保持其幼林的环境; 因此, 在华南地区的桉树林中, 彩色豆马勃所表现出的持续性显得更加重要和突出; 但是, 不同的菌种之间, 其效果也有差异。

(3) 研究结果再次表明, 为了充分发挥菌根接种的持续效果, 在菌根技术的应用中, 应当根据不同的地点、土壤、环境、气候、树种等条件, 选择最佳的、最适合的接种菌。这就是所谓的“适地适菌”和“适树适菌”的原则, 也是菌根应用技术效果好坏必须注意的关键问题之一。

参考文献:

- [1] Suhardi. Dipterocarp and Myconhiza Species to the Open Area[A]. BIO-REFOR Proceedings of Bangkok Workshop, BIO-REFOR, Tokyo, Japan, 1996. 175 ~ 179
- [2] Chilver G A. Ectomycorrhizal versus endomycorrhizal fungi with in the same root system[J]. New Phytologist, 1987, 107: 441 ~ 448
- [3] 赵忠, 马刊欣, 段安安. 毛白杨外生菌根类型及共生生态特性研究[J]. 林业科学, 1993, 29(1): 12 ~ 18
- [4] 仲崇祿, 弓明钦, 徐大平, 等. 巨尾桉瓶内菌根化组培苗的造林效应[J]. 林业科学研究, 2002, 15(2): 190 ~ 196
- [5] 弓明钦, 曹嘉相, 苏联军, 等. 滇西保山地区的假松茸产量与生境关系研究[J]. 业科学研究, 1999, 12(1): 31 ~ 36
- [6] 弓明钦, 王凤珍, 陈羽, 等. 松茸菌株对 6 种松树幼苗的感染及其菌根解剖学研究[J]. 林业科学研究, 2001, 14(4): 356 ~ 361
- [7] 弓明钦, 苏联军, 陈羽, 等. 松茸菌塘形成规律的研究[J]. 林业科学研究, 2002, 15(4): 374 ~ 379
- [8] Mark B, Malajczuk N, Dell B, et al. ACIAR Project 9425 Final Report“ Ectomycorrhizal Fungi for Eucalypt Plantation in China” [A]. Perth: Australia CSIRO, 1998. part. 6: 1 ~ 5
- [9] Ohara H. A note on Armillaria ponderosa in North America[J]. Annual Report of Studies, Doshisha Joshi Daigaku, 1981, 15: 39 ~ 50
- [10] Hosford D, Pilz D, Milina R, et al. Ecology and Management of the Commercially Harvested American Matsutake Mushroom[M]. New York: U. S. Department of Agriculture, Forest Service, PNW-GTR, 412, 1997. 1 ~ 68

Succession of Mycorrhizal Fungus Species and Mycorrhizal Persistence

GONG Ming-qin, ZHONG Chong-lu, WANG Feng-zhen, CHEN Yu

(Research Institute of Tropical Forestry, CAF, Guangzhou 510520, Guangdong)

Abstract: On a field trial on mycorrhizal tissue culture seedlings of *Eucalyptus grandis* × *Europhylla* with *Pisidithus tinctorius* (P. t.), it was found that the P. t had sustained more than 10 years, but inoculated *Hebeloma westraliense* and *Laccaria laccata* had sustained only from 2 ~ 6 years, then the two fungus species were substituted by other mycorrhizal species fungi. In nature, non-inoculated trees of *E. globulus* were *Scderaderma* and *Laccaria* as dominant fungus species from 2 ~ 4 years after planting, then they were respectively substituted by *Cantharellus* spp. and *Boletus* spp. *Tricholoma matsutake* could persist more than 10 years in natural forests, which had high persistence ability. On inoculated seedlings of *Pinus yunnanensis*, mycelia of *Tricholoma matsutake* grew well from 1 ~ 6 years after planting. The succession and persistence of mycorrhizal fungus had been concerned with the fungus characteristics. If the fungus was suitable to local environment condition, the fungus growth and development had persisted for long time, otherwise the fungus could be substituted by other fungi. We suggested that the mycorrhizal fungus application should follow the principle: suitable fungus for suitable land and suitable fungus for suitable trees. Only in this way, the effectiveness of mycorrhizal fungus would persist and benefit.

Key words: mycorrhiza; mycorrhizal fungus succession; mycorrhizal persistence