菌根真菌在陆地生态系统中的作用*

赵之伟

(云南大学生物学系 , 昆明 650091)

摘 要 对菌根真菌在陆地生态系统中与植物共生、固定土壤中的营养元素及水分、作为动物的食物以及影响植物群落的演替和区系组成以及调节生态系统中的资源配置、维持系统的物种多样性等方面的生态作用进行了讨论。

关键词 菌根真菌 , 陆地生态系统

The roles of mycorrhizal fungi in terrestrial ecosystems/ZHAO Zhi-Wei

Abstract I discussed the roles that mycorrhizal fungi play in terrestrial ecosystems. They form mutualistic association with plants , retain nutrient elements and water in the soil , supply foods for animals , affect the succession of community and the composition of flora , regulate the integration of the resources and sustain species diversity of ecosystems.

Key words mycorrhizal fungi , terrestrial ecosystem

Author 's address Department of Biology , Yunnan University , Kunming 650091

对自然资源进行有效的生态管理和利用 , 需要对生态系统的结构和功能进行全面的了解。目前 , 我们对陆地生态系统中地上部分“ 显而易见 ” 的高等动物和植物的多样性认识较多 , 而对地下部分“ 视而不见 ” 的微小生物的多样性了解较少 ; 对单个物种的种群生物学的知识积累较多 , 而对生态系统中种群之间的相互关系了解不够。

土壤真菌是陆地生态系统中的重要组成部分 , 在陆地生态系统的物质循环和能量流动中 , 土壤真菌处于分解者的地位 , 但是 , 由于土壤真菌具有很高的物种多样性 , 其在生态系统中的作用也远远不止是起到对物质进行分解的作用^[1]。

菌根真菌(mycorrhizal fungi) 是指能与植物的根形成具有一定的解剖学特征的“ 菌根 ” (mycorrhiza) 的一类真菌 , 本文拟对这类真菌在陆地生态系统中的作用进行一些初步的探讨。

1 与植物形成共生联合体或“ 互寄生 ” 关系

菌根是真菌与植物根形成的共生联合体。据估计 , 世界上高等植物 95% 以上的种属于具有菌根的科(这一提法常被误传为世界上 95% 以上的植物种类具有菌根)。与植物形成菌根的真菌主要有接合菌纲(Zygomycetes) , 子囊菌纲(Ascomycetes) 和担子菌纲(Basidiomycetes) 的真菌^[2]。传统上根据解剖学特征 , 将菌根分为外生菌根(真菌菌丝不侵染到根部皮层细胞内) 和内生菌根(菌丝侵入到根部皮层细胞内) , 无论是外生还是内生菌根 , 除一部分真菌菌丝在根表形成菌丝套或进入根皮层细胞内形成泡囊丛枝外 , 还有大量的菌丝伸展在植物根际土壤中 , 这些伸展到根际土壤中的菌丝扩大了植物根的吸收面积 , 增强了植物对矿质元素、水分的吸收能力 , 通过同位素示踪和水分测定 , 已证明了菌根能促进植物对 P、N、K、Cu、Zn 等元素和

收稿日期 : 1998 - 10 - 28 ; 修改稿收到日期 : 1999 - 01 - 05
* 云南省中青年学术和技术带头人培养经费和云南省自然科学基金(97C009M) 资助课题

水分的吸收利用^[3~6] ;另一方面 ,真菌也通过植物的根获得碳水化合物及其它营养物质 ,从而形成营养上的互利关系。某些植物 ,如水晶兰科(*Monotropaceae*)、绝大多数兰科植物和某些被子植物和裸子植物 ,其生活史中的某个阶段或整个营养生长期已离不开菌根而成为菌根营养植物^[2]。此外 ,由于菌根真菌在植物根上定居而占据了根和根际这一特殊的生态位 ,使一些靠土壤传播的植物病原微生物也难以从根部侵染植物。还有一些菌根真菌能产生植物促生物质 ,从而促进植物的生长^[3,7,8]。绝大多数兰科植物的种子萌发率极低 ,或萌发后因无营养供给而不能进一步发育生长 ,在自然条件下 ,在种子萌发和萌发后形成原球茎阶段都需要有相应的菌根真菌与之共生并为其提供养分 ,在植物体能进行光合作用后 ,真菌又可以从植物获得碳水化合物 ;当植物体营养不良时 ,植物还能将感染到根细胞中的菌丝作为营养物消化吸收。因而有人将这种真菌与兰科植物的关系称为互寄生关系^[9,10]。

2 在陆地生态系统中“ 固定 ”土壤中的营养元素及水分

在陆地生态系统中 ,菌根真菌除了作为分解者参加生态系统中的物质循环和能量流动外 ,还可通过自身的生长繁殖将土壤中的营养元素、水分等“ 固定 ”在生态系统中。如土壤中的 N 素很容易在细菌的作用下在氧化还原态之间转化 ,其中的硝态氮(NO_3^-)和铵态氮(NH_4^+)可进一步被氧化为硝态氮 ,若不能很快被植物同化吸收 ,则很容易被反硝化细菌还原成 NO_2^- 或 N_2 而逸出生态系统。菌根真菌通过其在土壤中的网状生长形成大量的菌丝而把这些营养元素同化到菌丝体中 ,从而把这些元素“ 固定 ”在植物的根际土壤中。据 Smith 等人对美国密歇根州北部森林生态系统中鳞茎状密环菌(*Armillaria bulbosa*)的研究^[11] ,该种真菌在直径约 635 m 的范围内形成了一个面积约为 15 hm^2 的“ 大菌落 ” ,在 0 ~ 15 cm 的土层中 ,单是该菌落的生物量就达 10 000 kg 以上 ,这还不包括真菌结合到植物根和 15 cm 以下土层中的生物量。这些菌丝死亡后缓慢分解 ,将再次为植物提供营养物质 ,从而提高生态系统对资源的利用效率。

3 作为动物的食物进入食物网

很多形成外生菌根的真菌属于子囊菌或担子菌纲的真菌 ,它们在湿润的雨季能在地表或树干上形成形态各异、体积较大的子实体 ,还有一部分能在地下形成块菌。这些子实体或块菌很多是生态系统土壤中的节肢动物、一些小型哺乳动物和某些鸟类的食物 ,其中还有不少种类是人类的美味食品 ,如喇叭菌属(*Cantharellus*)、牛肝菌属(*Boletus*)、乳菇属(*Lactarius*)、口蘑属(*Tricholoma*)、红菇属(*Russula*)和丛枝菌属(*Ramaria*)等属的真菌。这些真菌一方面作为动物的食物来源在生态系统中为维持系统中的物种多样性发挥作用 ;另一方面 ,菌根真菌的生物量通过动物直接进入食物网从而加快了物质在生态系统中的循环。

4 影响陆地生态系统中植物群落的演替和群落的区系组成

早在五六十年代 ,生态学家就已注意到在遭人为或自然破坏的生态系统的自然恢复过程中 ,最先在受破坏的生境中定居的植物 ,往往不是受破坏以前的优势种类 ;生态系统受破坏越严重 ,自然恢复的速度越慢。1965 年 Mayr^[12]曾提出 :“ 这些在受破坏生境中竞争通常很强的定居者为何在未受干扰的生境中不能成功定居 ?而在受干扰的生境中又为何特别成功 ?” , Mayr 自己的回答是含糊地认为“ 这些物种在一定条件下的适应优势通常是以丢失一些别的适合组分和其它类型的适应性为代价的 ” ,这明显是自相矛盾的论点。之后生态学家又对新形成的火山岛 ,如靠近圭亚那的长岛和冰岛上的植物区系组成和演替进行了研究 ,发现最先在火

山岛上定居的植物绝大多数为蓼科(Polygonaceae)、苋科(Amaranthaceae)、十字花科(Cruciferae)、荨麻科(Urticaceae)和石竹科(Caryophyllaceae)等植物,随时间推移,再逐渐有其它科的植物迁入定居^[13]。而这些最先定居的科,正是被公认为在自然条件下不形成菌根的科^[2,14]。1979年Reeves等^[15]发表了他们对自然和受破坏生态系统中,中海拔北美艾群落(mid-elevation sage community)的对比研究,发现自然群落中99%的植物具有菌根,而与自然群落毗邻的受破坏的生态系统中(筑路的路基)具有菌根的植物少于1%。根据这一研究结果,并参考前述植物在火山岛上的定居和演替,Reeves等对Mayr提出的问题做出了合理的解释,他们认为:在受破坏的生态系统中,由于对土壤的干扰可能减少或消除了菌根真菌的繁殖体(泛指存活的菌丝和孢子);菌根真菌繁殖体的减少降低了对新的宿主植物形成感染的可能性,不具菌根的种类成功地定居并建立群落(因为需要菌根营养的植物种类即使迁入也因没菌根真菌繁殖体在其根系上感染定居而在幼苗阶段死亡)。不具菌根的种类进一步成功的生长,同时也进一步减少菌根真菌的繁殖体(菌根真菌在无宿主植物存在条件下的存活时间是有限的);全部菌根真菌繁殖体被消除,同时也避开了与具菌根的植物种类的竞争。要恢复到受干扰前的系统状态是十分缓慢的(只有靠菌根真菌的缓慢侵入)。受干扰越严重,消除菌根真菌繁殖体的可能性越大,因此系统的恢复也就需要更长的时间。Reeves等人的这种解释进一步得到了后来研究的证实,Janos研究表明在湿润的热带,受干扰的生态系统的恢复是由兼性菌根营养的植物最先在受破坏的环境中定居,然后再逐步被菌根营养的植物取代而发展为顶极生态系统的^[16]。对委内瑞拉的云林(cloud forest)、落叶热带林(deciduous tropical forest)、亚马逊雨林(Amazonian rain forest)、泛滥森林(flooded forest)和稀树草原(savannas)的研究表明,这些生态系统中的优势植物,除2个种外,其它全是具菌根的种。在此认识基础上,Cuenca等^[17]成功地将VA菌根真菌的接种技术应用在委内瑞拉南部因修筑全国最大的水电站而毁坏的萨王那的植被恢复工程上。

与前述情况稍不同的是关于夏威夷植物区系的组成和起源。夏威夷被子植物中,特有种具有菌根者占90.3%^[18],而Trappe对其它地区植物的统计表明具菌根的被子植物约为70%左右^[2],夏威夷蕨类植物的菌根状况也与其它地区的情况有很大的差异^[19,20]。结合地质学研究,Koske和Gemma^[18,19]认为最早在夏威夷岛上定居的植物是菌根营养的,而且很可能就是蕨类植物。因为蕨类植物靠孢子繁殖,不象种子植物需要昆虫、风等传粉,而且蕨类植物产生的孢子小、数量大,很容易随季风和洋流或鸟类的活动带到岛上。被子植物是在蕨类植物定居很长时间后才迁入定居的,由于岛上已有菌根真菌繁殖体为选择因子,因此就形成了今天夏威夷植物菌根营养比例较高、区系组成独特(被子植物中89%的种为特有种)的特点。

无论是哪种演替类型,上述研究结果都表明菌根真菌在陆地生态系统中植物群落的演替类型、演替速度以及区系组成等方面都起着重要的作用。

5 调节生态系统中的资源配置,维持生态系统中的物种多样性

在自然陆地生态系统中,绝大多数植物都具有菌根,与植物形成菌根的真菌通常与宿主之间的专一性不强^[21],VA菌根真菌尤其如此^[20,22,23]。因此,在不受干扰的森林生态系统中,由已受感染的植物的根向外生长的菌丝可以进一步感染别的植物的根系,这样就可以通过不同的菌根真菌的菌丝将系统中一些毫无亲缘关系的植物联系在一起,并通过植物根系之间的菌丝网或称菌丝桥或菌丝连接进行物质和信息交流。生态学家已注意到了生态系统中的这种结合方式,并将这些由菌丝结合在一起的植物称为“依赖植物集团(Guilds)”。已经证明依赖

植物集团内的植物可以菌丝为通道,在植物之间双向传递 C、N、P 等物质^[21 24 25],从而影响生态系统中的资源配置。Grime 等还进一步研究了这种菌丝网在维持生态系统物种多样性中的作用,并通过在实验条件下的研究,认为这种不同植物种间共享的菌丝网可双向传递碳水化合物从而增加生态系统中的物种多样性。但 Bergelson 等^[26]认为这种实验条件下的研究并没有证明碳水化合物在两种植物之间存在着“源”和“库”的关系,更没表明植物之间存在着碳水化合物的“净流量”,因此,这一研究不可能具有普遍意义。

近来 Simard 等人^[24]用出色的野外实验研究证明了在森林生态系统中,花旗松(*Pseudotsuga menziesii*)和北美白桦(*Betula papyrifera*)幼苗之间可以通过菌根真菌形成的菌丝网进行碳水化合物的双向传递,而且前者可通过菌丝网从后者获得相当于其总光合产物 3~10% 的碳水化合物。通过给花旗松幼苗不同程度的遮阴(降低光合作用),还可以影响由北美白桦流向花旗松的碳水化合物“净流量”的大小,表明两者之间存在着“源-库”调节关系。在这之前,还有人用¹⁵N 标记证明了欧洲赤杨(*Alnus glutinosa*)固定 N₂ 的 5~15% 可通过外生菌根真菌的菌丝桥传递给扭叶松(*Pinus contorta*)^[27];狗牙根(*Cynodon dactylon*)可通过与之相连的 VA 菌根真菌的菌丝桥从长叶车前(*Plantago lanceolata*)获得相当于其总光合量 0~10% 的碳水化合物^[28]。

也许 Simard 等人的研究工作最具有生态学意义的是当给花旗松幼苗遮光时,则其从北美白桦得到的碳水化合物的量就明显增加。这表明菌根真菌在不同树种之间定居后,可以对不同物种间获得的资源进行平衡调节。这势必降低生态系统中某些物种的优势度,促进其它物种与之共存,从而增加生态系统中的物种多样性。进一步讲,若菌根真菌在不同植物之间形成的菌丝网的确是一种维持生态系统物种多样性的机制,那么,这一机制将进一步影响到系统的生产力、稳定性和可持续性。我们已积累起来的有关植物群落中种群之间的竞争、物质循环、能量流动等方面的知识也都有必要将有关地下部分获得的新知识结合起来重新进行认识。

6 小结

菌根真菌是陆地生态系统中的重要组成成分,但由于菌根真菌个体小、大量生活于地下,所以对其在生态系统中的多样性、结构和功能的了解还不多。本文也仅只是在目前的认识水平上,对菌根真菌在陆地生态系统中的作用进行一些一般的讨论,目的是想为生态系统中的植被恢复、濒危植物的保护(许多濒危植物都是菌根营养的^[18 29])、园艺植物的栽培以及农田和森林生态系统的有效管理提供一些参考。事实上,文中提到的菌根真菌在陆地生态系统的一些作用的研究工作也还只是刚起步,还有许多问题仍需要深入研究,如在陆地生态系统的植被恢复过程中,随着植物群落的演替,菌根真菌又是如何演替的?如何定量分析具体物种以及与之相连的菌根真菌在维持生态系统的稳定性、多样性和可持续性中的作用?具菌根的植物是不是总具有竞争优势?菌根真菌形成的菌丝网在混作农业中的实践意义是什么?如何将已获得的菌根真菌在陆地生态系统的作用的知识有效地应用于农田和森林生态系统的管理中?这些问题都还远不能解决,或者说我们已获得的关于菌根真菌在陆地生态系统中的作用的知识所提出的问题,比这些知识本身解决的问题更多,这也正是本文写作的初衷。

参 考 文 献

1 魏江春. 菌物多样性、系统性及其对人类发展的意义. 生物多样性, 1993, 1(1): 23~25

- 2 Trappe J M. Phylogenetic and ecological aspects of mycotrophy in the angiosperms from an evolutionary standpoint. In : Safir G R (ed.), *Ecophysiology of VA Mycorrhizal Plants*, Florida : CRC Press , 1987 , 5 ~ 26
- 3 Hayman D S. The physiology of vesicular-arbuscular endomycorrhizal symbiosis. *Can. J. Bot.* , 1982 , **61** : 944 ~ 963
- 4 Ames R N , Reid C P , Porter L K et al. Hyphal uptake and transport of nitrogen from two ¹⁵ N-labelled sources by *Glomus mosseae* , a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus. *New Phytol.* , 1993 , **95** : 381 ~ 396
- 5 Harrison M J , Van Buuren M L. A phosphate transporter from the mycorrhizal fungus *Glomus versiforme*. *Nature* , 1995 , **378** : 626 ~ 629
- 6 汪洪钢 , 吴观以 , 李慧荃. VA 菌根对绿豆(*Phaseolus aureus*) 生长及水分利用的影响. *土壤学报* , 1989 , **26**(4) : 393 ~ 400
- 7 Newsham K K , Fitter A H , Watkinson A R. Arbuscular mycorrhiza protect an annual grass from root pathogenic fungi in the field. *J. Ecol.* , 1995 , **83**(6) : 911 ~ 1000
- 8 Fitter A H , Garbays J. Interactions between mycorrhizal fungi and other soil organisms. *Plant and Soil* , 1994 , **159** : 123 ~ 132
- 9 Peterson R L , Farquhar M L. Mycorrhizas—integrated development between roots and fungi. *Mycologia* , 1994 , **86**(3) : 311 ~ 326
- 10 Beyrle H F , Smith S E , Peterson R L et al. Colonization of *Orchis morio* protocorms by a mycorrhizal fungus : effects of nitrogen nutrition and glyphosate in modifying the responses. *Can. J. Bot.* , 1995 , **73** : 1129 ~ 1140
- 11 Smith M L , Bruha J N , Anderson J B. The fungus *Armillaria bulbosa* is among the largest and oldest living organisms. *Nature* , 1992 , **356** : 428 ~ 430
- 12 Mayr E. Summary. In : Baker H G , Stebbins G L (eds) , *The Genetics of Clonizing Species* , New York : Academic Press , 1965 , 553 ~ 562
- 13 Diamond J M. Colonization of a volcano inside a volcano. *Nature* , 1977 , **270** : 13 ~ 14
- 14 Gerdemann J W. Vesicular-arbuscular mycorrhiza and plant growth. *Annu. Rev. Phytopath.* , 1968 , **6** : 397 ~ 418
- 15 Reeves F B , Wagner D , Moorman T et al. The role of endomycorrhizae in revegetation practices in the semi-arid West. I . A comparison of incidence of mycorrhizae in severely disturbed VS natural environments. *Amer. J. Bot.* , 1979 , **66**(1) : 6 ~ 13
- 16 Janos D. Mycorrhizae influence tropical succession. *Biotropica* , 1980 , **12**(Suppl.) : 56 ~ 64
- 17 Cuenca G , Lovera M. Vesicular-arbuscular mycorrhizae in disturbed and revegetated sites from La Gran Sabana , Venezuela. *Can. J. Bot.* , 1992 , **70** : 73 ~ 79
- 18 Koske R E , Gemma J N , Flynn T. Mycorrhizae in Hawaiian angiosperms : a survey with implications for the origin of the native flora. *Amer. J. Bot.* , 1992 , **79**(8) : 853 ~ 862
- 19 Gemma J N , Koske R E , Flynn T. Mycorrhizae in Hawaiian pteridophytes : occurrence and evolutionary significances. *Amer. J. Bot.* , 1992 , **79**(8) : 843 ~ 852
- 20 赵之伟. 云南热带、亚热带蕨类植物根际土壤中的 VA 菌根真菌. *云南植物研究* , 1998 , **20**(2) : 183 ~ 192
- 21 Read D. The ties that bind. *Nature* , 1997 , **388** : 517 ~ 518
- 22 Mosse B. Advances in the study of vesicular-arbuscular mycorrhiza. *Annu. Rev. Phytopath.* , 1973 , **11** : 171 ~ 196
- 23 赵之伟. VA 菌根共生的起源和进化. *生态学杂志* , 1998 , **17**(3) : 37 ~ 41
- 24 Simard S W , Perry D A , Jones M D et al. Net transfer of carbon between ectomycorrhizal tree species in the field. *Nature* , 1997 , **388** : 579 ~ 582
- 25 Francis R , Read D J. Direct transfer of carbon between plants connected by vesicular-arbuscular mycorrhizal mycelium. *Nature* , 1984 , **307** : 53 ~ 56
- 26 Bergelson J M , Crawley M J. Mycorrhizal infection and plant species diversity. *Nature* , 1988 , **334** : 202
- 27 Arnebrank K E K H , Finlay R D , Soderstrom B. Nitrogen translocation between *Alnus glutinosa*(L.) Gaertn. seedlings inoculated with *Frankia* sp. and *Pinus contorta* Dougl. ex Loud seedlings connected by a common ectomycorrhizal mycelium. *New Phytol.* , 1993 , **130** : 231 ~ 242
- 28 Watkins N K , Fitter A H , Graves J D et al. Carbon transfer between C₃ and C₄ plants linked by a common mycorrhizal network , quantified using stable carbon isotopes. *Soil Biol. Biochem.* , 1996 , **28** : 471 ~ 477
- 29 赵之伟 , 杜刚. 厚囊蕨类植物 VA 菌根的初步研究. *云南植物研究* , 1997 , **19**(4) : 387 ~ 390