菌物在森林生态系统中的功能和作用研究进展

严东辉^{1,2} 姚一建^{1*}

(1 中国科学院微生物研究所, 100080 北京)

(2 中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 100091 北京)

摘要 综述了菌物在森林生态系统中的功能和作用方面的研究进展,表明菌物是森林生态系统中不可忽视的重要组成部分,对森林生态系统的建立、演替、稳定、物质循环和能量流动等都具有重要的影响。菌物与植物的共生是植物起源和森林形成的基础,而且是森林健康发展的关键;菌物在森林中的分解作用和对土壤母岩的风化作用是生物地球化学循环的重要环节,且菌体本身是森林中的主要碳、氮汇成员。菌物多样性是森林物种多样性和生态稳定的决定因素之一,其多样性的丧失可以直接影响森林的生态系统乃至加剧地球的大气温室效应。菌物在我国森林保护和可持续发展以及生态环境建设上具有重要的位置。

关键词 菌物多样性 森林生态 森林保护 菌根

RECENT ADVANCE OF RESEARCH ON FUNGI IN FOREST ECOSYSTEM

YAN Dong-Hui^{1,2} and YAO Yi-Jian^{1*}

(1 Institute of Microbiology, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China)

(2 Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, the Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China)

Abstract The recent advance of research on fungi in forest ecosystem is reviewed in this paper. It is shown that fungi are important components in forest ecosystem with their roles in establishing plant community, promoting succession of species population, retaining forest ecosystem stability and participating in the flow of energy and nutrition. The early colonization of land by plants was associated with fungi. Evidences have shown that the symbiosis between plants and fungi was established when the terrestrial life started. By co-evolution with plants, fungi are involved in the formation of the complex forest ecosystem. Mycorrhizae have apparently played an important role in the origin of terrestrial plants and they are the key to the development of forest. Mycorrhizal fungi are crucial not only to phosphorus uptake by plants, but also to other mineral nutrition. Decomposition of organic material and weathering of mine by fungi in forest contribute greatly to the biogeochemical and nutrient cycles on earth. Large biomass of fungi in forest forms important C and N sinks. Abundance and diversity of fungi in forest has significant influences on biodiversity and stability of forest community. Loss of fungal diversity may instable the forest ecosystem and, further, aggravate the greenhouse effects of the world. Enforcing research on fungal roles in forest ecology will facilitate conservation and sustainable development of forest and the forest ecological projects in China.

Key words Fungal biodiversity, Forest ecology, Forest conservation, Mycorrhiza

森林生态系统的保护和建设是环境保护的重要内容,全球灾害性气候频发,生物多样性丧失,温室效应加重等环境问题都与森林生态的破坏密切相关。为此,世界各国十分重视森林对环境保护的作用。在我国,环境保护和森林生态建设已成为基本国策,近年来投入了巨额资金开展林业生态工程建设。从2001年开始全面实施的六大国家级林业工程,力图今后10年内在天然林保护、退耕还林(还草)、长江中下游等防护林体系建设、防沙治沙、野生

动植物保护和速生丰产林基地建设等领域取得突破性进展,实现中国林业的跨越式发展,使中国的生态环境得到明显改善(News Centre, the Chinese Academy of Forestry, 2001)。为实现这一目标,很有必要对森林生态系统中各重要组成要素进行科学研究,正确认识它们之间的相互关系。随着生命科学和生态学的迅速发展,菌物作为森林生态系统中的植物共生生物、有机质分解力量和生物多样性的的重要组成部分越来越广泛地得到认识。菌物在森林生态系统的

收稿日期:2002-03-18 接受日期:2002-12-04

基金项目:国家自然科学基金委员会“国家杰出青年基金”(30025002)、中国科学院“创新工程重要方向项目”(KSCX2-SW-101C)、中国科学院“引进国外杰出人才”项目

* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: yaoyj@sun.im.ac.cn

建立、演化和稳定发展等过程中具有不可忽视的功能,有时甚至起决定性的作用。本文就近年来有关菌物在森林生态中的功能和作用的研究进展作一概述,同时指出深刻认识和研究菌物在当前我国森林保护和可持续发展中的重要意义。

菌物(Fungi)在传统上被定义为具有真核而无叶绿素,行吸收营养的有机体,普遍以有性和无性两种方式进行繁殖,产生孢子,通常为丝状且有分枝的体细胞结构,典型地为细胞壁所包裹。在历史上,这类生物曾被划分为植物界的一部分。现在对菌物的认识已超越了上述以形态特点和营养方式为主的定义,而在细胞学、生物化学、分子水平上都有了新的突破和解释(Alexopoulo *et al.*, 1996)。菌物是独特的,在生物的界级分类上与动物界、植物界并列已成为共识。而且,根据DNA数据的系统发育研究结果还认为菌物不与植物,而与动物构成姊妹系(Hecht, 1993; Alexopoulo *et al.*, 1996)。在系统发育上,菌物的这一传统定义所界定的实际上是一个多系的(Polyphyletic)生物类群,包括了一些现在已经明确的、不是真正菌物的有机体。由于这些生物到目前还是由菌物学家们来研究的,所以我们在这里采用的还是广义的菌物概念(Hawksworth, 1991; Alexopoulo *et al.*, 1996)。

1 菌物对植物起源和森林形成的重要作用

植物起源于地球生命初期的光合单细胞生物,经水生到陆生、单细胞到多细胞、简单到复杂、低等到高等的演化和适应(郝守刚等, 2000),形成了现今27万余种的植物界(Gleich *et al.*, 2001)。而远古光合生物能够成功地登陆可能就离不开菌物的帮助(Pirozynski & Malloch, 1975; Heckman *et al.*, 2001)。陆地植物和菌物共生的最早化石记录是在4亿6千万年到4亿8千万年之间(Redecker *et al.*, 2000; Heckman *et al.*, 2001),而种子植物的出现则是在4亿3千万年前的古生代志留纪(Heckman *et al.*, 2001)。近年来在分子水平上对菌物的起源、菌物与植物的进化关系进行的研究上获得了更多的证据,表明菌物和植物的共生关系早在陆地生命初期就开始建立了(Gargas *et al.*, 1995; Jongmans *et al.*, 1997; Berbee & Taylor, 2000; Blackwell, 2000; Heckman *et al.*, 2001; Lutzoni *et al.*, 2001; Pennisi, 2001)。基于核糖体基因分子钟的推测,菌物的大量分化大约出现在6亿年前的前寒武纪晚期(Berbee & Taylor, 2000);而以一百多种蛋白序列进行的分析则认为菌物和光

合生物远在10亿年前就已开始建立共生关系(Heckman *et al.*, 2001; Pennisi, 2001)。菌物不仅分解有机物,并且还参与岩石的风化分解,从中离析和汲取矿物元素供给植物(Jongmans *et al.*, 1997)。菌物的这一营养方式满足了初始登陆植物的基本营养需求,并使植物能适应陆地的生境而在各种生态条件下成功地定植下来(Blackwell, 2000)。现存的菌物和光合生物共生关系的主要方式是地衣和菌根,地衣是菌物和低等藻类的共生体,是岩石风化形成土壤的先锋生物和植物分布的先导,而菌根共生体则是绝大多数陆地植物地下根系的不可缺少的组成部分。在地衣共生体中,菌物构成了可供辨认的主要部分。虽然有人认为地衣中的菌物成员(主要是子囊菌)有着不同的起源(Gargas *et al.*, 1995),但现在有证据表明它们可能都起源于一个共同的祖先,而大量的菌物是通过非地衣化的过程而演化出来的(Lutzoni *et al.*, 2001)。这说明地衣共生关系在帮助植物登陆,为其定植创造条件的同时,也为菌物自身的登陆和分化奠定了基础。菌物与光合生物的协同关系造就了今天地球陆地森林生态的多样性。许多陆地森林生态系统的重要建群树种及其所在科,如桦科(Betulaceae)、松科(Pinaceae)、水青冈科(Fagaceae)和龙脑香科(Dipterocarpaceae)等,都是专性菌根植物(Smith & Read, 1997)。这些树木离开了菌根菌几乎不能生长,更谈不上建立种群并与其它物种组成群落。虽然植物种的起源尚有准确的解释,目前也缺乏菌物如何帮助植物建种建群并演化成森林的直接证据,但根据现有菌物与植物共生关系的普遍性和对森林植物的重要性,还是可以较为肯定地推论菌物帮助植物成功地登陆(Pirozynski & Malloch, 1975; Blackwell, 2000),并与早期植物协同进化,从而形成了陆地上最重要和最复杂的主体生态系统——森林。

2 菌物对森林生态中物流和能流的重要作用

森林生态中的物质循环和能量流动是生物地球化学循环中碳、氮循环的中心环节,也是生物圈和地壳矿物营养交流的主体。植物生长受制于土壤无机营养的可利用性,营养的获取和供给是控制植物生产率和多样性最重要的两个因素(Pugnaire, 2001)。菌物通过改变森林土壤营养来源的可利用性和影响森林种群营养的相互关系,调节和影响森林生态系

统的进程(Chapin III *et al.*, 1997)。

2.1 菌物对森林生态中磷、氮、碳营养的作用

植物生长代谢需要的磷大部分是由菌根菌提供的。磷在菌根菌和植物根系营养代谢的交流中处于中心位置(Pfeffer *et al.*, 2001)。菌根菌代谢的多磷化合物(Polyphosphate)控制菌根中无机正磷酸(Pi)的流向,进而调节可利用的无机正磷酸传输到树木生长旺盛的需要点上(Pfeffer *et al.*, 2001)。菌根中至少存在两个磷库:一个是由菌物传输到植物去的、相对较小的磷酸盐库;另一个是相对无活性的、较大的、可以累积的多磷化合物颗粒库(Harley & Smith, 1983)。后者是前者的储备,菌根菌从土壤中吸收正磷酸,经形成较短链的可移动的多磷物($n \leq 100$),再形成储藏态多磷物,当需要时,多磷化合物水解成可利用态磷供给植物(Gerlitz & Werk, 1994)。因此,在缺磷的立地条件下,通过菌根菌的磷吸收,可以促进植物的生长(MacFall *et al.*, 1992)。

菌根菌的磷代谢同时促进了植物的氮代谢作用(Pfeffer *et al.*, 2001)。经常发现具有菌根的树种对周围植物的生长发育具有类似于施用氮肥的效果,这可能与菌根菌同化土壤中的铵盐有关(Finlay *et al.*, 1998)。菌根由精氨酸途径代谢来自于土壤的铵盐,菌根中精氨酸和多磷化合物代谢是相关联的(Pfeffer *et al.*, 2001)。在菌根和根瘤联合共生的植物(如槲木(*Alnus incana*)和木麻黄(*Casurina equisetifolia*))中,植物通过菌根改善了磷营养的供给,增强了固氮反应中动力酶的作用,从而促进根瘤的固氮作用 and 提高了树木的抗性(Reddel *et al.*, 1997)。对菌根菌通过联合代谢供给和调节植物所需的氮和磷的机制,现在有了更具体和明确的阐明(Martin, 1985; MacFall *et al.*, 1992; Pfeffer *et al.*, 2001)。此外,菌根菌也是地球上重要的氮汇之一,研究观察表明菌物比植物含有更高的氮丰度(Taylor *et al.*, 1997)。从森林中不断消亡的有机体上游离出来的氮等元素,通过菌根的迅速吸收固定,可重新被植物利用(Naeshom *et al.*, 1998)。

除了对磷、氮的作用之外,菌根共生菌物对森林碳利用的影响则具有更重要的生态学意义,其主要表现在森林能量合成和能流配置上(见2.3节)。还有以其它方式进行生活的菌物也对森林中碳素的营养具有重要的作用。营腐生方式的菌物是地球上最大碳源的纤维素、木质素和几丁质类物质的主要分解者(Alexopoulo *et al.*, 2002)。菌物释放碳素和碳汇调节的作用对地球碳化学循环不可或缺。并且,

菌物对森林中大量的病、弱、死树和枯枝落叶的分解作用与森林的生长直接相关,分解释放的营养元素以及这些营养元素返回森林土壤的速率决定了森林的生长率(冯宗炜等, 1999; Alexopoulo *et al.*, 2002)。

2.2 菌物对森林中其它矿物营养的作用

菌物在贫瘠的土壤状态下为植物矿物营养元素提供了有效的吸收和传输系统(Marschner & Dell, 1994)。根据Arocena和Glowa(2000)的研究,外生菌根菌(*Piloderma* spp.)能使亚高山冷杉(*Abies lasiocarpa*)根围土壤溶液中的营养矿物元素浓度远远高于根围以外的土壤。菌根菌的外部菌索通过其表面对土壤物质的吸收,可以为宿主植物提供10%的钾、25%的锌、60%的铜,以及其它满足植物基本代谢的镁、硼、铁等微量营养元素(Marschner & Dell, 1994)。研究还表明共生菌根菌能以腐生方式主动将矿化的元素转化为可利用的状态,以补充和保障植物的基本营养需求(Jongmans *et al.*, 1997; Hobbie *et al.*, 2001)。Jongmans等(1997)观察到菌根菌在菌丝顶端分泌柠檬酸、琥珀酸、草酸、甲酸和苹果酸等有机酸,以每年 $0.3 \sim 30 \mu\text{m}$ 的速度在矿石上溶解出许多小洞,洞液中含有比周围浓度高出很多的多种矿物营养元素。他们观察到土壤与基岩之间的区域是菌根菌菌丝分布最密集的地方,而且点柄乳牛肝菌(*Suillus granulatus*)和另一种菌根菌(*Piloderma croceum*)的菌丝直接将矿石与植物根系相连在一起,通过菌丝传输,将溶解出的元素直接供给植物利用。菌物主动分解和为植物提供矿物质的过程,有助于说明近年来发现的森林土壤虽然过度酸化,但未影响到森林生产率的现象(Jongmans *et al.*, 1997)。

在酸性土壤条件下,容易发生矿物营养元素束缚和铝元素干扰树木矿营养生理和功能等有害作用,菌根菌的存在能有效地保障树木从母岩中汲取必需的矿物质和抵御这些有害作用(Jongmans *et al.*, 1997)。与不具有菌根共生体的植物相比,菌根菌可以为植物带来高出几倍的矿物营养浓度(Clark *et al.*, 1999)。菌根树种对铝害具有较高的抵抗能力(Gerlitz, 1996),原因是菌根通过磷代谢途径产生的多磷化合物可整合铝元素而使其毒害减低或消失(Martin *et al.*, 1994)。菌根的这些作用,促进和保障了植物在不良立地条件下正常生长(Martin *et al.*, 1994; Gerlitz, 1996; Clark *et al.*, 1999; Arocena & Glowa, 2000)。菌物能主动分解并提供矿物元素,而且抑制有害元素的作用也许是植物离不开菌物的又一重要原因。

2.3 菌物对森林生态中能流的作用

在能源分配和平衡上,共生菌根菌为植物提供氨基酸和矿物营养(Martin,1985),而植物则为菌物提供光合产物作为回报(Martin *et al.* ,1994)。植物的光合产物有一半以上从地上输送到地下部分,用于根系的生长和根围生物群落的生存和利用(Setälä *et al.* ,1999) ,而菌根共生活活动利用的光合产物可达 30% 左右(Söderström,1992 ;Finlay & Söderström,1998 ;Nehls *et al.* ,2001)。也许是因为这个原因,菌根的共生能促进寄主光合作用和增加同化产物(Lowe *et al.* ,2000)。

森林植物在地下形成的庞大和复杂的菌根菌生物量是森林的巨大碳汇(Hogberg *et al.* ,1999 ;Bidartondo *et al.* ,2000 ;Hogberg *et al.* ,2001 ;Nehls *et al.* ,2001)。菌根菌、植物根系及其它异养微生物的呼吸活动构成了地球碳平衡的重要部分,从松林地上部分阻断光合产物向根部输送,几天之内土壤呼吸即下降 37%(Hogberg *et al.* ,2001)。植物同化碳的过程主要受到决定光合产物分配流向的碳汇强度的影响,碳汇强度控制着植物光合同化率,碳素总是直接流向最具活性的汇区(Stitt,1991)。菌根共生能产生重度的碳饥渴,促使高达 30% 的光合产物转移到共生活中,以供给菌根菌使用(Finlay & Söderström,1998)。在菌根菌生长期,菌根菌将大气循环中的碳通过植物进入菌物体中,如菌根菌通过庞大的菌丝系统将碳素以能量载体的形式传送到子实体上,用于子实体的形成和发育(Hogberg *et al.* ,2001)。有实验表明(Lamhamedi *et al.* ,1994) ,摘去双色蜡蘑(*Laccaria bicolor*)的子实体或抑制其生长发育能降低宿主植物的净光合产物的流速和减低净光合率。同时,不同组群以及在不同的外界生长因子条件下的菌物,可通过自身组织的生产、生活和分解来影响碳的能流循环,如菌物种间、种内的不同分离株系具有巨大反差生产率的性质就说明了这一点(Cairney,1999)。此外,已有证据表明(Burke & Cairney,1997 ;1998)菌根菌还能产生碳水化合物氧化酶,以分解环境中的木质纤维素,对自然界中碳的循环起着更积极的作用。

菌根菌的菌丝在地下相互连接而形成的网络(David,1997 ;Simard *et al.* ,1997 ;Helgason *et al.* ,1998 ;Dahlberg,2001) ,能使森林中的能源物质能够向最需配置碳素的地方输送(Nehls *et al.* ,2001)。光合同化作为植物的基本代谢,是植物监测和调节糖水平变化来适应外部环境的主要生化过程(Nehls

et al. ,2001) ,植物通过菌根菌在树种的种内和种间进行相互传递来调节整个森林能流的源与汇(Simard *et al.* ,1997 ;Smith & Read,1997 ;Rogers *et al.* ,2001 ;Wu *et al.* ,2001) ,从而维护森林生态能量的平衡和保持食物链中能量的有效流动。由此可见,菌物在林木种间互作、森林多样性的维持、森林生态系统的稳定性、生产率和可持续利用,以及生物地球化学循环、甚至改善地球温室效应上的作用是十分重大的。

3 菌物维系着森林生态系统的稳定和发展

目前估计地球上约有 150 万种菌物,而被认识的仅有 7 万种左右(Hawksworth,1991 ;Kohn,1999)。然而,在这些已知的菌物中,已证明有的种类能够形成陆地上最大的生物个体。美国太平洋东北林业站的科学家在奥勒冈(Oregon)东部 Malheur 国家森林里发现的奥氏密环菌(*Armillaria ostoyae*)的巨型菌体横跨 3.5 英里,其所占据的地面面积约为 1 665 个足球场,并在地下达到平均 3 英尺的深度,估计的年龄约为 2 400 年(Pacific Northeast Research Station/USDA Forest Service,2000)。除了其个体可与鲸鱼、巨红杉和芒松等大型的动物、植物相比外,这种巨菌对森林的作用也是引人注目的(Alexopoulos *et al.* ,2002)。菌物在森林生态系统中以腐生、共生、寄生、内生等生活方式与植物和环境发生作用,这些作用已被认识到是森林生态中的基本功能,如上述参与森林地球化学循环中生物功能的能流和物流、主动风化和分解释放矿化的营养物质等。此外,对菌物在参与决定、创建和稳定森林生态系统中物种多样性的作用研究有了进一步的了解。

3.1 菌物对森林植物多样性及森林生态稳定的作用

热带雨林中的树种多样性是由于一些生物的作用,主要是由依赖某单一树种(树种专化性)而生活的植食性生物所造成的,尤其是植食性昆虫与其取食对象树种间的密切关系起着非常关键的作用(van der Putten,2000)。早在 20 世纪 70 年代,Janzen (1970)就认为因为昆虫同时取食成熟的大树和幼苗,幼苗由于抵抗能力弱,易被昆虫取食而消亡,所以幼苗难以在同种母树附近生存,而其它种类的树木则可在临近地得以生存和发展,这样就形成了热带雨林树种的多样性。近来在亚热带林的土壤中, Packer 和 Clay(2000)发现植物病原菌物具有类似于植食性昆虫在热带雨林中驱动多样性的作用。定殖

于黑桃(*Prunus serotina*)根上的腐霉菌(*Pythium* sp.)能感染致死母树周围的同种小苗,使母树附近 15 m 以内的区域生长出不同的树种(Packer & Clay, 2000)。因此,森林土壤中宿存的树木天敌也是创造森林种群和保持物种多样性的重要和关键因素(Janzen, 1970; Packer & Clay, 2000; van der Putten, 2000)。

菌物与植物的共生关系是森林生态系统的稳定发展的基础。在植物定植伊始,菌根菌就与植物形成了动态的菌根共生体系。菌根菌保护树木不受病原菌的侵袭,提供树木生长需要的 N、P、K⁺、Ca²⁺、酶、激素等生长因子,维护和促进树木和种群的健康发展。菌根的菌丝将森林中的树木个体联系形成一个整体,从而使森林成为复杂的营养和功能互动的生态网,其中每一成员都能共享森林的物质资源(David, 1997; Simard *et al.*, 1997; Helgason *et al.*, 1998; Dahlberg 2001),维护着森林群落的生态平衡。如森林外围阳光充裕地带的北美白桦(*Betula papyrifera*)有 6% 的光合产物通过菌根菌的传输,为处在森林里阳光相对较少的地方、光合作用弱的花旗松(*Pseudotsuga menziesii*)所利用(Simard *et al.*, 1997)。可以认为,这一作用使森林深处的其它低矮种类和幼树在缺少光合效率的条件下得以生存和建立种群,这也说明森林群落中的种群之间的关系并不只是生存竞争的关系,还有互相依存的关系(David, 1997)。Dahlberg(2001)还认为,如果网络传递主要是从先锋植物向后续物种输送的话,那么菌根菌可能就是决定植物群落发展的一个重要因素。

菌物多样性可以看作是生态稳定的指标之一,菌根菌种类在脆弱的农田生态系统中是非常有限的,种类比较少(Helgason *et al.*, 1998),而在良好的森林生态系统中,菌物的多样性则往往比较丰富。有研究表明(van der Heijden *et al.*, 1998),内生菌根菌的多样性对生态系统功能的优化起到关键性的作用,这对 Bergelson 和 Crawley(1988)提出的菌根菌是否能影响森林种群多样性的疑问作出了肯定的回答。长期的研究还表明(Brown *et al.*, 2001),外生菌根菌能使森林关键树种松树(*Pinus edulis*)对环境中的危险性生物因子(蛀干蛾(*Dioryctra albivittella*))或胁迫性非生物因素(干旱等)的抗性以及损害的补偿能力大大提高,从而维护生态系统的动态平衡和结构稳定。有一些专营寄生生活的无叶绿素的森林寄生植物则是依靠菌根菌从其它绿色植物上获取碳源的,而并不通过直接的寄生来生存(Cullings *et al.*,

1996)。森林中另一类菌物——内生菌的生态作用也逐步被认识(Saikkonen *et al.*, 1998; Clay & Holah, 1999)。内生菌物几乎存在于所有的植物中,使寄主植物增强生存竞争能力,并帮助植物抵抗外界不良因素的干扰(Saikkonen *et al.*, 1998)。最近对专化性内生菌能改变植物群落结构的作用也被揭示(Cl原因 & Holah, 1999),而且 Saikkonen 等(1998)还认为内生菌物对森林的种群动态、植物群落多样性和生态功能等可能都有相当的作用。

植物病原菌物的入侵,能对森林生物多样性造成巨大的破坏,如荷兰榆树病、栎枯萎和近期的桉木疫病(Pain, 1999)。这也从负面的影响说明菌物对森林生态作用的不可忽视性。

3.2 菌物对森林生态系统中其它物种生物多样性的维护作用

在森林中,菌物的物种多样性及其生态是森林生物多样性和生态的重要子系统,它们在食物链和维护生物多样性上起着重要的作用。许多大型菌物的子实体常常是许多动物的食物,如地下块菌是一些啮齿动物的主食。欧洲朱松鼠(*Red squirrels*)能区分真假块菌,并只取食子囊菌的大团囊菌属的成员(*Elaphomyces muricatus*)和更珍贵的种类(*Hydnотrya tulasnei*),而对非子囊菌的含糊黑腹菌(*Melanogaster ambiguus*)、须腹菌属的成员(*Rhizopogon roseolus*)、内囊霉属的成员(*Endogone flammicorona*),以及一些牛肝菌等则不感兴趣(Turnbull, 1995)。一些大型动物的补充营养也需要食用菌物的子实体。

外生菌根菌能将更多的能量物质导入森林土壤,促使地下食物网的交流,而使土壤生物量增加,这对土壤肥力的影响是积极的(Setälä *et al.*, 1999)。菌物生物多样性的减少或丧失,对森林生物多样性和食物链的影响是不可忽视的。红拟层孔菌(*Fomitopsis rosea*)的数量由于砍伐云杉而减少,影响了以此为食的谷蛾(*Agnathosia mendicella*)的种群数量,进而影响到寄生于谷蛾上的寄生蝇(*Elfia cingulata*)的数量(Komonen *et al.*, 2000)。木腐菌在活树上导致的空洞可以为许多动物提供栖身场所。象牙喙啄木鸟(*Ivory billed woodpecker*)的绝迹在很大程度上是由于人类活动干扰了木腐菌的生境,减少了其赖以生存的栖身场所而造成的(Blackwell *et al.*, 2001)。森林中 1 000 多种的鞘翅目的昆虫依靠致病木腐菌或腐生木腐菌而生存(Komonen *et al.*, 2000),而昆虫的生物多样性是森林种群多样性的关键(Janzen, 1970)。昆虫共生菌物维持森林昆虫的多样性,二者

的相互适应和进化是森林生态选择压力的结果,反过来也会促使森林生态系统的演替变化(Paine *et al.*, 1997),就如鞘翅目中专蛀性昆虫与其专化伴随菌物的相互作用就能影响寄主树木的生态位。

4 应当加强我国菌物的生态作用研究

在森林生态层次对菌物进行的实际研究目前在我国还很缺乏,而且还没有引起足够的重视和投入。我国幅员广阔,森林生态类型十分丰富(蒋有绪等, 1998a),许多森林生态中的关键树种都是菌根专性种。菌根菌的种群生态与森林类型密切关联,目前利用 ITS 的 PCR-RFLP 和序列对 50 多种外生菌根菌的群落结构进行了研究,并试图从环境基因组学角度研究菌物群落在相似的森林生态条件下的功能,以期在分子生态水平上认识菌物种群与植物种群及其环境的生态互作。我国菌物学的分子系统发育研究有很强的基础,可以利用各种分子遗传标记,开展主要优势菌物(菌根菌)种群在重要的森林生态类型中的分子生态学研究。虽然我国的生态学家还注意到菌物对森林枯枝落叶的分解作用(蒋有绪等, 1998b),以及土壤生物对森林生物生长量的影响(冯宗炜等, 1999),但就菌物与植物的协同进化、菌物与森林生态类型的关系、菌物多样性对森林生态稳定的作用、菌物在影响森林生物地球化学循环以及作为主要碳汇成员调节温室气体等环境生态方面我国一直很薄弱,应当加强这些方面的研究。

研究菌物在森林生态中的作用,对我国的退耕还林、植树造林等生态恢复和天然林保护的生态工程建设中也有着重要的现实意义。这就要求我们对菌根的共生生理和共生的发生生态,以及森林生态系统对有害植物病原真菌的正向调控和补偿的机理进行深入细致的研究。20 世纪 70 年代我国国外松引种初期不太成功的原因就在于忽视了松树是专性菌根树种(弓明钦等, 1997)。目前菌根菌在我国林业引种、育苗、造林等人工林的建设和生产上已发挥了重要作用(弓明钦等, 1997)。菌根菌的磷营养和根瘤菌的高效固氮作用可以使联合共生植物成为在贫瘠土壤地区生态恢复造林的先锋树种。菌物的菌根菌除了与植物建立菌根,帮助树木定植和建林后外,还可以成为可持续利用的、具有很高经济价值的森林非木材产品的重要组成部分。注重先锋树种的利用和兼顾菌物的非木材产品的效益产出,对我国西部森林生态建设和山区开发可起到积极的作用。很多菌根菌的大型子实体是美味的且价格昂贵的食

用菌,如松茸(*Tricholoma matsutake*)、牛肝菌(*Boletus* spp.)和块菌(*Tuber* spp.)等。许多菌物在食用、药用以及农林害虫生物防治和工业生产上都有经济开发利用的价值(魏江春, 1993)。天然森林中的菌物多样性是我们现在和将来可以依赖和发现更具利用价值资源的宝库(魏江春, 1993)。菌物能风化解母岩直接为植物提供营养,使人们对森林培育的现有一些措施(如施用石灰应付森林土壤酸化)进行重新认识和评价(Jongmans *et al.*, 1997)。生长在前苏联切尔洛贝尔核电站的高核辐射中心室墙上的 37 种半知菌菌物(Zhdanova *et al.*, 2000),提示了菌物分解作用在废墟重建和环境保护中的又一个生态作用,这说明菌物的分解作用如同菌物的共生作用一样,在生态恢复、退耕还林(草)、废墟造林等方面都有其应用的前景(Ba & Guissou, 1996; Cruz *et al.*, 2000; Ferris *et al.*, 2000)。另外,由于菌物在森林生态中碳、氮循环中的作用,研究菌物对我国环境生态的碳、氮汇研究是必须的。

参 考 文 献

Alexopoulos, C. J., C. W. Mims & M. Blackwell (translated by Yao, Y. J. (姚一建), Y. Li (李玉), K. Q. Zhang (张克勤), M. L. Wu (吴美丽), Y. Q. Huang (黄永青), Y. Z. Wang (王也珍), W. Q. Chen (陈伟群), F. Y. Bai (白逢彦), Z. Y. Liu (刘作易), Z. Q. Yuan (袁自清), Z. Wang (王征), G. Z. Lu (吕国忠), Q. X. Wu (吴秋欣), T. H. Li (李泰辉), Y. C. Dai (戴玉成), Y. C. Niu (牛永春), L. Guo (郭林), Z. D. Jiang (姜子德), Z. H. Wang (王宗华), S. L. Chen (陈双林), Q. Wang (王琦) & S. Y. Guo (郭守玉)). 2002. Introductory mycology. 4th ed. Beijing: China Agricultural Press. 1 ~ 771. (in Chinese)

Arocena, J. M. & K. R. Glowa. 2000. Mineral weathering in ectomycorrhizosphere of subalpine fir (*Abies lasiocarpa* (Hook.) Nutt.) as revealed by soil solution composition. *Forest Ecology and Management*, **133**: 61 ~ 70.

Ba, A. M. & T. Guissou. 1996. Rock phosphate and vesicular-arbuscular mycorrhiza effects on growth and nutrient uptake of *Faidherbia albida* (Del.) seedlings in an alkaline sandy soil. *Agroforestry Systems*, **34**: 129 ~ 137.

Berbee, M. L. & J. W. Taylor. 2000. Systematics and evolution. In: McLaughlin, D. J. & E. McLaughlin eds. *The mycota*. Vol. VII B. New York: Springer-Verlag. 229 ~ 246.

Bergelson, J. M. & M. J. Crawley. 1988. Mycorrhizal infection and plant species diversity. *Nature*, **334**: 202.

Bidartondo, M. I., H. Ek., H. Wallander & B. Söderström. 2000. Do nutrient additions alter carbon sink strength of ectomycorrhizal fungi? *New Phytologist*, **151**: 543 ~ 550.

Blackwell, M., R. Vilgalys & J. W. Taylor. 2001. Fungi. <http://tolweb.org/tree/eukaryotes/fungi/fungi.html>.

Blackwell, M. 2000. Terrestrial life-fungal from the start? *Science*, **289**: 1884 ~ 1885.

Brown, J. H., T. G. Whitham, S. K. M. Ernest & G. Catherine. 2001. Complex species interactions and the dynamics of ecological systems: long-term experiments. *Science*, **293**: 643 ~ 664.

Burke, R. M. & J. W. G. Cairney. 1997. Carbohydrolase pro-

- duction by the ericoid mycorrhizal fungus *Hymenoscyphus ericae* under solid-state fermentation conditions. *Mycological Research*, **101**: 1135 ~ 1139.
- Burke, R. M. & J. W. G. Cairney. 1998. Carbohydrate oxidases in ericoid and ectomycorrhizal fungi: a possible source of Fenton radicals during the degradation of lignocellulose. *New Phytologist*, **139**: 637 ~ 645.
- Cairney, J. W. G. 1999. Intraspecific physiological variation: implications for understanding functional diversity in ectomycorrhizal fungi. *Mycorrhiza*, **9**: 125 ~ 135.
- Chapin III, F. S., B. H. Walker, R. J. Hobbs, D. U. Hooper, J. H. Lawton, O. E. Sala & D. Tilman. 1997. Biotic control over the functioning of ecosystems. *Science*, **277**: 500 ~ 513.
- Clark, R. B., R. W. Zobel & S. K. Zeto. 1999. Effects of mycorrhizal fungus isolates on mineral acquisition by *Panicum virgatum* in acidic soil. *Mycorrhiza*, **9**: 167 ~ 176.
- Clay, K. & J. Holah. 1999. Fungal endophyte symbiosis and plant diversity in successional fields. *Science*, **285**: 1742 ~ 1744.
- Cruz, A. F., T. Ishii & K. Kadoya. 2000. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on tree growth, leaf water potential, and levels of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid and ethylene in the roots of papaya under water-stress conditions. *Mycorrhiza*, **10**: 121 ~ 123.
- Cullings, K. W., T. M. Szaro & T. D. Bruns. 1996. Evolution of extreme specialization within a lineage of ectomycorrhizal epiparasites. *Nature*, **379**: 63 ~ 66.
- Dahlberg, A. 2001. Community ecology of ectomycorrhizal fungi: an advancing interdisciplinary field. *New Phytologist*, **150**: 555 ~ 562.
- Feng, Z. W. (冯宗炜), X. K. Wang (王效科) & G. Wu (吴刚). 1999. The forest ecosystem's biomass and production in China. Beijing: Science Press. 5 ~ 6. (in Chinese)
- Ferris, R., A. J. Peace & A. C. Newton. 2000. Macrofungal communities of lowland Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karsten.) plantations in England: relationships with site factors and stand structure. *Forest Ecology and Management*, **131**: 255 ~ 267.
- Finlay, R. D. & B. Söderström. 1998. Mycorrhiza and carbon flow to the soil. In: Allen, M. ed. *Mycorrhiza functioning*. London: Chapman & Hall. 134 ~ 160.
- Finlay, R. D., H. Ek, G. Odham & B. Söderström. 1998. Mycelial uptake translocation and assimilation of nitrogen from ¹⁵N-labeled ammonium by *Pinus sylvestris* plants infected with four different ectomycorrhizal fungi. *New Phytologist*, **110**: 59 ~ 66.
- Gargas, A., P. T. DePrist & M. Grube. 1995. Multiple origins of lichen symbioses in fungi suggested by SSU rDNA phylogeny. *Science*, **268**: 1492 ~ 1495.
- Gerlitz, T. G. B. & W. B. Werk. 1994. Investigations on phosphate uptake and polyphosphate metabolism by mycorrhized and non-mycorrhized roots of beech and pine as investigated by *in vivo* ³¹P-NMR. *Mycorrhiza*, **4**: 207 ~ 214.
- Gerlitz, T. G. M. 1996. Effects of aluminum on polyphosphate mobilization of the ectomycorrhizal fungus *Suillus bovinus*. *Plant and Soil*, **178**: 133 ~ 140.
- Gleich, M. (translated by Ma, J. (马剑), N. He (何宁), L. Y. Zhong (钟礼译), Y. Zhang (张渝) & H. Y. Xu (许红燕)). 2001. Life count. Guiyang: Guizhou Science and Technology Publishing House. 265. (in Chinese)
- Gong, M. Q. (弓明钦), Y. L. Chen (陈应龙) & Z. L. Zhong (仲崇禄). 1997. Mycorrhizal research and application. Beijing: China Forestry Publishing House. 1 ~ 196. (in Chinese)
- Hao, S. G. (郝守刚), X. P. Ma (马学平) & X. P. Dong (董熙平). 2000. The origin and evolution of life - life in earth history. Beijing: China Higher Education Press. 87 ~ 104. (in Chinese)
- nese)
- Harley, J. L. & S. E. Smith. 1983. *Mycorrhizal symbiosis*. New York: Academic Press. 23 ~ 29.
- Hawksworth, L. D. 1991. The fungal dimension of biodiversity: magnitude, significance, and conservation. *Mycological Research*, **95**: 641 ~ 655.
- Hecht, J. 1993. Animals and fungi closer than anyone expected. *New Scientist*, **138**: 16.
- Heckman, D. S., D. M. Geiser, B. R. Eidell, R. L. Stauffer, N. L. Kardos & S. B. Hedges. 2001. Molecular evidence for the early colonization of land by fungi and plants. *Science*, **293**: 1129 ~ 1133.
- Helgason, T., T. J. Daniell, R. Husband, A. H. Fitter & J. P. W. Young. 1998. Ploughing up the wood-wide web? *Nature*, **394**: 431.
- Hobbie, E. A., N. S. Weber & J. M. Trappe. 2001. Mycorrhizal vs saprotrophic status of fungi: the isotopic evidence. *New Phytologist*, **150**: 601 ~ 610.
- Hogberg, P., A. Nordgren, N. Buchmann, A. F. S. Taylor, A. Ekblad, M. N. Hogberg, G. Nyberg, M. Ottosson-Lofvenius & D. J. Read. 2001. Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature*, **411**: 789 ~ 792.
- Hogberg, P., A. H. Plamboeck, A. F. S. Taylor & P. M. A. Fransson. 1999. Natural ¹³C abundance reveals trophic status of fungi and host-origin of carbon in mycorrhizal fungi in mixed forests. *Proceedings of National Academy of Science of the United States of America*, **96**: 8534 ~ 8539.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, **104**: 501 ~ 528.
- Jiang, Y. X. (蒋有绪), Q. S. Guo (郭泉水) & J. Ma (马驹). 1998a. The forest community's classification and characteristics in China. Beijing: Science Press. 21 ~ 178. (in Chinese)
- Jiang, Y. X. (蒋有绪) & J. P. Lu (卢俊培). 1998b. The study on tropical forest ecosystem in Hainan Island, China. Beijing: China Forestry Publishing House. 156. (in Chinese)
- Jongmans, A. G., N. van Breemen, U. Lundstrom, P. A. W. van Hees, R. D. Finlay, M. Srinivasan, T. Unestam, R. Giesler, P. A. Melkerud & M. Olsson. 1997. Rock-eating fungi. *Nature*, **389**: 682 ~ 683.
- Kohn, L. M. 1999. The fascination of fungi. *Science*, **83**: 644 ~ 647.
- Komonen, A., R. Penttilä, M. Lindgren & I. Hanski. 2000. Forest fragmentation truncates a food chain based on an old-growth forest bracket fungus. *Oikos*, **90**: 119 ~ 126.
- Lamhamedi, M. S., C. Godbout & J. A. Fortin. 1994. Dependence of *Laccaria bicolor* basidiome development on current photosynthesis of *Pinus strobus* seedlings. *Canadian Journal of Forest Research*, **24**: 1797 ~ 1804.
- Lowe, A., W. Einig, L. Shi, P. Dizengremel & R. Hamp. 2000. Mycorrhization and elevated CO₂ both increase the capacity for sucrose synthesis in source leaves of spruce and aspen. *New Phytologist*, **145**: 565 ~ 574.
- Lutzoni, F., M. Pagel & V. Reeb. 2001. Major fungal lineages are derived from lichen symbiotic ancestors. *Nature*, **411**: 937 ~ 940.
- MacFall, J. S., S. A. Slack & S. Wehrli. 1992. Phosphorus distribution in red pine roots and the ectomycorrhizal fungus *Heleloma arenosa*. *Plant Physiology*, **100**: 713 ~ 717.
- Marschner, H. & B. Dell. 1994. Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant and Soil*, **159**: 89 ~ 102.
- Martin, F. 1985. ¹⁵N-NMR studies of nitrogen assimilation and amino acid biosynthesis in ectomycorrhizal fungus *Cenococcum graniforme*. *FEBS Letters*, **182**: 350 ~ 354.
- Martin, F., P. Rubini, R. Cote & I. Kottke. 1994. Aluminum

- polyphosphate complexes in mycorrhizal basidiomycete *Laccaria bicolor*: a ^{27}Al -nuclear magnetic resonance study. *Planta*, **194**: 241 ~ 246.
- Naeshom, T., A. Ekblad, A. Nordin, R. Giesler, M. Hogberg & P. Hogberg. 1998. Boreal forest plants take up organic nitrogen. *Nature*, **392**: 914 ~ 916.
- Nehls, U., S. Mikolajewski, E. Magel & R. Hampp. 2001. Carbohydrate metabolism in ectomycorrhizas: gene expression, monosaccharide transport and metabolic control. *New Phytologist*, **150**: 533 ~ 541.
- News Centre, the Chinese Academy of Forest (中国林业科学研究院新闻中心). 2001. ASEM symposium on forest conservation and sustainable development, Guiyang city, Guizhou province, 16-20 July 2001. <http://nic6.forestry.ac.cn/newcaf/detail1.cfm?file=323>. (in Chinese)
- Pacific Northeast Research Station/USDA Forest Service. 2000. News and information. <http://www.fs.fed.us/pnw/news/fungus.htm>.
- Packer, A. & K. Clay. 2000. Soil pathogens and spatial patterns of seedling mortality in a temperate tree. *Nature*, **404**: 278 ~ 281.
- Pain, S. 1999. Fiendish fungus: a hybrid blight is running amok in Europe's woodlands. *New Science*, **15**: 7.
- Paine, T. D., K. F. Raffa & T. C. Harrington. 1997. Interactions among scolytid bark beetles, their associated fungi, and live host conifer. *Annual Review of Entomology*, **42**: 179 ~ 206.
- Pennisi, E. A. 2001. Molecular approach to mushroom hunting. *Science*, **293**: 1027 ~ 1028.
- Pfeffer, P. E., B. Bago & Y. Shachar-Hill. 2001. Exploring mycorrhizal function with NMR spectroscopy. *New Phytologist*, **150**: 543 ~ 553.
- Pirozynski, K. A. & D. W. Malloch. 1975. The origin of land plants: a matter of mycotrophism. *Biosystems*, **6**: 153 ~ 164.
- Pugnaire, F. I. 2001. Variability of inorganic nutrient concentrations in leaves. *New Phytologist*, **150**: 506 ~ 507.
- Read, D. 1997. The ties that bind. *Nature*, **388**: 517 ~ 518.
- Reddel, T., Y. Yang & W. A. Shipton. 1997. Cluster roots and mycorrhizae in *Casurina cunninghamiana*: their occurrence and formation in relation to phosphorous supply. *Australian Journal of Botany*, **45**: 41 ~ 51.
- Redecker, D., R. Kodner & L. E. Graham. 2000. Glomalean fungi from the Ordovician. *Science*, **289**: 1920 ~ 1921.
- Rogers, J. B., A. S. Laidlaw & P. Christie. 2001. The role of arbuscular mycorrhizal fungi in the transfer of nutrients between white clover and perennial ryegrass. *Chemosphere*, **242**: 153 ~ 159.
- Saikkonen, K., S. H. Faeth, M. Helander & T. J. Sullivan. 1998. Fungal endophytes: a continuum of interactions with host plants. *Annual of Review Ecology System*, **29**: 319 ~ 343.
- Setälä, H., P. Kulmala, J. Mikola & A. M. Markkola. 1999. Influence of ectomycorrhiza on the structure of detrital food webs in pine rhizosphere. *Oikos*, **87**: 113 ~ 122.
- Simard, S. W., D. A. Perry, M. D. Jones, D. D. Myrold, D. M. Durrall & R. Molina. 1997. Net transfer of carbon between ectomycorrhizal tree species in the field. *Nature*, **388**: 579 ~ 582.
- Smith, S. E. & D. J. Read. 1997. Mycorrhizal symbiosis, 2th ed. San Diego: Academic Press. 11 ~ 56.
- Söderström, B. 1992. The ecological potential of the ectomycorrhizal mycelium. In: Read, D. J., D. H. Lewis, A. H. Fitter & I. J. Alexander eds. *Mycorrhizas in ecosystems*. Walingford: CAB International. 77 ~ 83.
- Stitt, M. 1991. Rising CO_2 levels and their potential significance for carbon flow in photosynthetic cells. *Plant, Cell and Environment*, **14**: 741 ~ 762.
- Taylor, A. F. S., L. Hogbom, M. Hogberg, A. J. E. Lyon, T. Nasholm & P. Hogberg. 1997. Natural ^{15}N abundance in fruit bodies of ectomycorrhizal fungi from boreal forests. *New Phytologist*, **136**: 713 ~ 720.
- Turnbull, E. 1995. Not only nuts in May. *Mycologist*, **9**: 82 ~ 83.
- van der Heijden, M. G. A., J. N. Klironomos, M. Ursic, P. Moutoglou, R. Streitwolf-Engel, T. Boller, A. Wiemken & L. R. Sanders. 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, **396**: 69 ~ 72.
- van der Putten, W. H. 2000. Pathogen-driven forest diversity. *Nature*, **404**: 232 ~ 233.
- Wei, J. C. (魏江春). 1993. Biological diversity and systematization of panomycetes, and their significance to the development of human beings. *Chinese Biodiversity (生物多样性)*, **1**: 23 ~ 25. (in Chinese with English abstract)
- Wu, B., K. Nara & T. Hogetsu. 2001. Can ^{14}C -labeled photosynthetic products move between *Pinus densiflora* seedlings linked by ectomycorrhiza mycelia? *New Phytologist*, **149**: 137 ~ 146.
- Zhdanova, N. N., V. A. Zakharchenko, V. V. Vember & B. T. Nakonechnaya. 2000. Fungi from Chernobyl. *Mycological Research*, **104**: 1421 ~ 1426.

责任编辑: 黄建辉 责任编辑: 张丽赫