

文章编号: 1001-1498(1999)05-0452-09

# 蓝桉和尾叶桉混合菌根研究\* · 菌根合成及真菌间的相互作用

陈应龙<sup>1</sup>, 弓明钦<sup>1</sup>, Mark Brundrett<sup>2</sup>, Bernie Dell<sup>3</sup>

(1. 中国林业科学研究院热带林业研究所, 广东广州 510520; 2. CSIRO Forestry & Forest Products, Perth, WA 6014, Australia; 3. Murdoch University, Perth, WA 6150, Australia)

**摘要:** 采用蜡蘑菌与 VA 菌根真菌分别对蓝桉和尾叶桉进行单接种或混合接种, 研究结果表明, 两种菌根类型的真菌均能在桉树苗木根系上成功地定殖, 分别合成了外生菌根、VA 菌根和混合菌根, 证实了桉树不仅是菌根营养型树种, 而且能形成多种菌根类型。VA 菌根感染率在接种初期较高, 但随着时间的推移有降低的趋势; 而外生菌根初期合成菌根的速度较慢, 但单位长度根段内菌根根尖数目有明显增加的趋势。与单接种 VA 菌根真菌苗木相比, 外生菌根真菌抑制了 VA 菌根在根系上的进一步侵染, 体现在较低的 VA 菌根感染率; 而外生菌根显示出了较强的竞争能力, 并能在接种后 9 周时开始形成子实体。在混合菌根中, 外生菌根有逐步替代 VA 菌根的发展趋势, 两种类型的菌根真菌间存在一定的竞争性作用关系。基质磷(P) 素水平对菌根的形成也有一定的影响。

**关键词:** 混合接种; 菌根合成; 外生菌根; VA 菌根; 桉树; 交互作用

中图分类号: S718.81      文献标识码: A

外生菌根(ECM)和 VA 菌根是自然界中普遍存在的两种主要菌根类型, 两者形成的真菌类型不同, 而且菌根形态学和解剖学特征也有显著的差别<sup>[1]</sup>。菌根在植物营养和自然生态系统中表现出的潜在的功能性作用, 已经得到众多自然科学工作者的公认和普遍关注<sup>[2,3]</sup>。

桉树(*Eucalyptus* spp.) 是菌根营养型树种, 不仅能和担子菌亚门(Basidiomycotina)(或子囊菌亚门 Ascomycotina、接合菌亚门 Zygomycotina) 的部分真菌形成 ECM, 或与接合菌亚门球囊霉目(Glomales) 的真菌形成 VA 菌根, 而且能同时与这两种类型的真菌共生形成混合菌根<sup>[1-4]</sup>。桉树外生菌根发现较早(1917 年), 研究也很深入<sup>[3]</sup>; 桉树 VA 菌根的合成研究始于 80 年代初<sup>[5]</sup>, VA 菌根真菌的接种效应方面的研究也有少量报道<sup>[3]</sup>; 而桉树混合菌根研究起步较晚, 研究也限于自然菌根类型调查, 在菌根真菌间相互作用关系及其对宿主的相对重要性等方面尚缺乏深入研究<sup>[1,3]</sup>。对于混合菌根的研究意义, 郭秀珍<sup>[4]</sup>曾谈及, “在同一根系上由不同类型的真菌形成的混合菌根, 其对寄主植物的有益作用, 应比单一种类型的菌根为好。因为它将汇集不同类型菌根的优点于寄主一身”。在对桉树外生菌根和内生菌根分别进行了系统研究的

收稿日期: 1998-04-23

基金项目: 中澳合作 ACIAR9425 项目(1996~1998 年) “中国桉树人工林的外生菌根菌” 内容之一。

\* 澳大利亚 CSIRO 为研究工作的顺利开展提供了便利条件, 项目双方成员给予了大力支持。第一作者在澳期间得到 Nick Malajczuk, Lyne Abbott 和 Inez Tommerup 博士等的关心和指导, 承蒙北京林业大学雷增普教授和北京市农林科学院张美庆研究员审阅全文。在此一并致谢。

第一作者简介: 陈应龙(1969-), 男, 安徽潜山人, 研究实习员。

基础上,开展了桉属树种菌根真菌混合接种试验,本文报道桉树菌根合成结果,并对两种类型菌根真菌在混合菌根合成过程中的作用关系进行探讨。

## 1 材料与方方法

### 1.1 菌根菌种和菌剂

外生菌根真菌选用澳大利亚西部优良桉树菌根真菌蜡磨菌(*Laccaria lateritia* G. Male, 异名 *L. fraterna* (Cooke & Mass.) , 子实体采集于西澳西南部蓝桉(*Eucalyptus globulus* (F. Muell.) Kirkp.) 人工林。烘干后的子实体经压碎、过筛,用无菌去离子水悬浮孢子,配制成孢子菌剂,用于试验接种。VA 菌剂由西澳大学 David Jasper 和 Lyne Abbott 博士提供,采用三叶草单孢繁殖法纯培养生产。3种 VA 菌根真菌菌株为:球囊霉属之一种(*Glomus* sp.) WUM10(4013B),光壁无梗囊霉(*Acaulospora laevis* Gerd. & Trappe) WUM11(4),美丽盾巨囊霉(*Scutellospora calospora* (Nicol. & Gerd.) Walker & Sanders) WUM12(2),另外从西澳西南部一新辟试验地采集的表土,作为土壤 VA 菌剂用于试验接种。

### 1.2 宿主树种及无菌苗繁育

试验选用两种重要的桉属树种:蓝桉和尾叶桉(*E. urophylla* S. T. Blake)。蓝桉种子用 NaOCl 溶液(1.25%)振荡消毒 10 min,尾叶桉种子用质量分数为 0.25%的 NaOCl 消毒 15 min,然后用无菌去离子水漂洗数次,放在有琼脂培养基的培养皿中,暗室培养 6~8 d(25℃)。待种子萌芽后,转移到光亮处炼苗 2 d,然后进行移栽和接种。琼脂培养基由 500 μg CaSO<sub>4</sub>, 3 μg H<sub>3</sub>BO<sub>3</sub> 和 0.7% 琼脂配制而成。种子消毒和无菌苗繁育条件是根据预试验的结果进行的。

### 1.3 基质和营养

试验所采用的土壤基质为 Karrakatta 黄砂(pH 5.4, P 含量 < 2 mg·kg<sup>-1</sup>),采于西澳佩斯市北郊。基质经蒸汽消毒(70℃) 1 h,70℃ 烘干再重复消毒 1 次,然后过筛(2.0 mm)。育苗盆(Φ14 cm, 2 L)用 5% KClO<sub>3</sub> 进行表面消毒,内垫塑料袋,每盆放上述消毒土 2.5 kg。土壤表面用预先钻有 4 个小孔的锡箔盖住,以减少水分蒸发。

营养液按每公斤基质 50 mg K, 29 mg Ca, 18 mg N, 4.2 mg Mn, 3.3 mg Mg, 2.1 mg Zn, 2.1 mg Cu, 0.25 mg Mo, 0.12 mg B, 0.08 mg Co 的用量,配制成母液(表 1),一次性加在基质表层(除 N 外),在室内晾干后,倒入密闭塑料瓶中摇匀。P 肥采用 Ca(H<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>)<sub>2</sub>·H<sub>2</sub>O 粉剂,按两个 P 素水平(4 或 8 mg·kg<sup>-1</sup>)分别与试验土壤基质完全混合均匀。

表 1 桉树菌根化育苗营养液配方

母液	元素	用量/(mg·kg <sup>-1</sup> )	化合物	母液质量浓度/(g·L <sup>-1</sup> )	施用量/(mL·盆 <sup>-1</sup> )
1	Ca	29	CaSO <sub>4</sub> ·2H <sub>2</sub> O	2.148	40
2	K	50	K <sub>2</sub> SO <sub>4</sub>	66.93	4
	Mg	3.3	MgSO <sub>4</sub> ·7H <sub>2</sub> O	20.25	
3	Mn	4.2	MnSO <sub>4</sub> ·4H <sub>2</sub> O	20.292	2
	Cu	2.1	CuSO <sub>4</sub> ·5H <sub>2</sub> O	11.238	
	Zn	2.1	ZnSO <sub>4</sub> ·7H <sub>2</sub> O	10.986	
	Co	0.08	CoCl <sub>2</sub> ·6H <sub>2</sub> O	0.408	
4	Mo	0.25	(NH <sub>4</sub> ) <sub>6</sub> Mo <sub>7</sub> O <sub>24</sub> ·4H <sub>2</sub> O	0.549	2
	B	0.12	N <sub>2</sub> B <sub>4</sub> O <sub>7</sub> ·10H <sub>2</sub> O	1.323	
5	N	18	NH <sub>4</sub> NO <sub>3</sub>	5.72	21

## 1.4 试验设计和菌剂接种

试验采用完全随机区组设计, 2个树种, 2个P素水平, 10个菌根真菌接种处理, 每个处理试验苗8株(表2)。在移苗前, 先将VA菌剂平铺于试验盆中离土壤表面约5cm深的层面上, 每盆接种VA菌剂45g。在移栽的同时进行ECM菌剂接种, 每株苗接种蜡蘑菌孢子悬液10mL, 约 $10^6$ 个担孢子。

表2 菌根真菌接种试验设计

	处理因子	编码	植株数
树种	1. 蓝桉	EG	176
	2. 尾叶桉	EU	176
P素水平	1. 低水平( $4\text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}\text{土}$ )	P1	88
	2. 高水平( $8\text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}\text{土}$ )	P2	88
菌单接种根	1. 球囊霉菌	G	8
	2. 光壁无梗囊霉	A	8
	3. 美丽盾巨囊霉	S	8
	4. 土壤菌剂	F	8
	5. 蜡蘑菌	L	8
混合接种处	6. 蜡蘑菌×球囊霉菌	LG	8
	7. 蜡蘑菌×光壁无梗囊霉	LA	8
	8. 蜡蘑菌×美丽盾巨囊霉	LS	8
	9. 蜡蘑菌×土壤菌剂	LF	8
未接种对照	10. 对照	CK	8

## 1.5 试验管理

移栽时挑选根系发育良好、大小基本相同的健康苗, 每盆各栽苗4株, 3周后减至2株。试验苗移栽后即采用保鲜膜覆盖在苗盆的上部以保持水分, 促使幼苗成活, 几天后揭开保鲜膜。

试验苗完全随机放置于温室内木架苗床上, 每周转动1次苗床的位置, 并随机移动苗盆的相对位置。采用衡重法控制苗木土壤基质中的含水量(约12%)。试验苗木移栽接种后, 每隔21d追施1次N肥( $21\text{ mL NH}_4\text{NO}_3$ 溶液,  $5.72\text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ )。

## 1.6 试验观测和根样采集

从苗木接种(移栽)后第6周起, 每2周测量1次苗高。观察外生菌根结蕾和形成子实体的情况。在第8、12和16周时分别采集1次土壤样品, 用于检查根系菌根合成及根系发展情况。采样方法是用小型土壤钻在各苗盆中分别采取2个土壤样品, 大小约为 $\Phi 10\text{ mm} \times 100\text{ mm}$ 。取样后留下的空穴用消毒黄砂土填补; 每取1个苗盆的土样后, 取样工具均要用75%的酒精消毒擦洗干净, 防止相互污染。

## 1.7 收获和样品分析

接种后16周时收获试验苗, 收获时间是参考苗木的前期高生长量及其生长趋势来确定的。收获时, 从土壤表面1cm处剪断植株, 将根系部分清洗干净, 分别测定根系及地上部分的鲜质量。随机选取的2g侧根保存在50%的酒精溶液中备用。采用烘干法( $70^\circ\text{C}$ )测定试验苗木的生物量。

用土壤钻收集的根系样品, 经10%KOH高温处理后, 用0.05%曲利本蓝进行染色, 在解剖镜下检查菌根合成情况。采用平皿划线法统计菌根根段数, 其中, 外生菌根统计单位根段长度的菌根根尖数目( $\text{个} \cdot \text{m}^{-1}$ ), VA菌根计算菌根感染率(%)。菌根依赖性MD参照Gerde-mann(1975)的方法进行评价<sup>[6]</sup>:

$$MD = (DW_m - DW_n) / DW_n \times 100$$

式中,  $DW_m$ 和 $DW_n$ 分别为接种苗木及未接种对照苗木地上部分的干质量。试验合成的外生菌根子实体及部分根系样品用100%乙醇保存用于DNA测定。

试验所收集的数据在Minitab(Release 11)统计软件包上进行方差分析, 在Systat 7.0上完成回归及相关性分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 菌根合成

接种后 8、12 和 16 周时分别对试验苗进行根系菌根合成情况的检查, 蓝桉和尾叶桉各处理苗木单位根系长度 ECM 根尖数目及 VA 菌根感染率(%) 平均值分别列于表 3。检查结果表明, 所有接种真菌均能在两种桉树根系上成功定殖, 从而再次证明了桉树不仅可以形成外生菌根(ECM)和 VA 菌根, 还可同时感染这两种类型的菌根真菌而形成混合菌根。统计分析结果表明, 外生菌根根长和 VA 菌根感染率在真菌接种处理上均具有极显著的差异( $P < 0.005$ ) (表 4)。

表 3 蓝桉和尾叶桉根系菌根感染平均值

树种	接种处理	接种 8 周				接种 12 周				接种 16 周			
		P1		P2		P1		P2		P1		P2	
		VAM	ECM	VAM	ECM	VAM	ECM	VAM	ECM	VAM	ECM	VAM	ECM
蓝桉	G	80.67	0	63.48	0	53.78	0	46.52	0	24.35	0	20.80	0
	A	88.64	0	76.97	0	44.80	0	25.54	0	23.76	0	23.00	0
	S	93.98	0	74.61	0	64.70	0	45.29	0	57.32	0	20.01	0
	F	16.34	0	15.30	0	16.00	0	0	0	3.92	12.55	1.54	10.99
	L	0	27.32	0	15.46	0	100.98	0	118.83	0	138.50	0	132.62
	LG	43.46	22.91	43.34	36.40	8.76	66.42	9.40	99.06	3.98	83.59	5.56	125.39
	LA	50.94	25.88	38.96	14.40	17.34	81.28	3.48	168.04	5.17	149.29	3.69	139.62
	LS	35.88	39.43	57.70	25.20	9.83	63.57	10.11	136.97	10.69	159.16	1.16	156.65
	LF	17.33	0	17.46	21.62	6.99	56.99	1.30	79.76	1.07	75.40	0	104.74
	CK	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
尾叶桉	G	56.40	0	48.48	0	32.77	0	22.34	0	16.91	3.87	32.65	0
	A	56.32	0	73.29	0	44.43	0	41.15	0	32.01	29.89	29.33	0
	S	85.62	0	56.73	0	54.14	0	45.52	0	45.50	0	59.83	0
	F	25.83	0	12.44	0	7.97	0	4.37	0	1.98	25.97	0.62	45.62
	L	0	69.11	0	56.40	0	118.42	0	91.48	0	244.21	0	315.61
	LG	45.41	38.06	30.02	49.70	2.94	108.38	2.79	67.61	3.84	340.77	7.97	232.50
	LA	26.88	36.77	9.39	53.90	1.72	72.80	0.83	69.27	3.37	402.91	2.72	293.41
	LS	47.78	32.89	9.69	37.42	4.00	107.90	2.78	60.28	8.10	215.87	8.18	334.82
	LF	4.23	22.63	6.92	43.72	2.80	108.93	0	61.22	1.35	315.67	2.01	266.36
	CK	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

注: 表内单位: VAM/%; ECM/(菌根根尖数·m<sup>-1</sup>)。

2.1.1 蓝桉菌根合成 对蓝桉来说(表 3, 图 1), 根系 VA 菌根在接种初期(8 周)合成较好, 3 种 VA 菌根菌单接种苗木根系菌根感染率为 80.67% ~ 93.98% (P1) 或 63.48% ~ 76.97% (P2), 其中, 在低磷条件下, 单接种美丽盾巨囊霉(S)菌根感染率最高。接种后 16 周时, 3 种 VA 菌感染率均明显减少(20.01% ~ 57.32%)。ECM 菌(L)单接种苗木在接种初期菌根感染较少, 每米根长平均感染根尖数为 27.32(P1)和 15.46(P2), 而在后期, 达 138.50(P1)或 132.62(P2), 表现出较大的感染潜力。苗木接种土壤菌剂(F)也有 VA 菌根合成, 感染率为 1.54% ~ 16.34%, 明显低于其它菌剂接种苗木, ECM 仅在接种后期才少量合成, 表明林地表土中菌根真菌繁殖体数量极其有限。

在蓝桉混合接种苗木中,根系VA菌根感染率普遍较低,8周时为35.88%~50.94%(P1)或38.96%~57.70%(P2)(表3);16周时的VA菌根感染率一般低于10%。与此相反,VA菌根菌对蜡蘑菌的菌根合成没有明显的影响,16周时ECM根尖数目变化范围为75.40~159.16个·m<sup>-1</sup>,表现出上升的趋势,具有较强的竞争力;蜡蘑菌对各VA菌的不同影响也说明了VA菌间各自的竞争力存在差异,其中,美丽盾巨囊霉与蜡蘑菌混合接种时表现出相对强的竞争性(图1)。在总体水平上来说,ECM菌比VA菌对同一根系竞争作用强。

表4 蓝桉和尾叶桉菌根合成显著性分析

树种	时间/ 周	变异来源	自由度	VAM				ECM			
				平方和SS	均方MS	F值	显著性	平方和SS	均方MS	F值	显著性
蓝桉	8	真菌间	9	73 380.1	8 153	77.75	***	12 777.1	1 420	9.14	***
		P水平间	1	319.8	319.8	3.05	*	1.2	1.2	0.01	NS
		真菌×P	9	2536.9	281.9	2.69	*	2 248.1	249.8	1.61	NS
		机误	60	6261.7	104.9	-	-	9 323	155.4	-	-
	12	真菌间	9	30 707.4	3 411.9	45.9	***	204 635	22 737	17.08	***
		P水平间	1	1 297.8	1 297.8	17.46	***	10 896	10 896	8.18	**
		真菌×P	9	1 264.2	140.5	1.89	NS	18 738	2 082	1.56	NS
		机误	60	4 460.2	74.3	-	-	79 877	1 331	-	-
	16	真菌间	9	12 601.3	1 400.15	21.27	***	334 737	37 193	30.53	***
		P水平间	1	594.1	594.1	9.02	***	530	530	0.44	NS
		真菌×P	9	2 421.41	269.05	4.09	***	4 960	551	0.45	NS
		机误	60	3 949.84	65.83	-	-	73 087	1 218	-	-
尾叶桉	8	真菌间	9	48 921.2	5 435.7	23.2	***	43 217.2	4 801.9	13.81	***
		P水平间	1	2 046.5	2 046.5	8.74	***	347.5	347.5	1	NS
		真菌×P	9	4 687.5	520.8	2.22	*	1 764.6	196.1	0.56	NS
		机误	60	14 056.8	234.3	-	-	20 862.6	347.7	-	-
	12	真菌间	9	26 434.2	2 937.1	31.96	***	154 805.2	17 200.6	23.43	***
		P水平间	1	192	192	2.09	NS	5 549.9	5 549.9	7.56	***
		真菌×P	9	2417.7	26.9	0.29	NS	8 339.8	926.6	1.26	**
		机误	60	5 514.5	91.9	-	-	44 049.4	734.2	-	-
	16	真菌间	9	22 402.9	2 489.2	32.88	***	1 338 019	148 669	34.19	***
		P水平间	1	183	183	2.42	NS	20 126	20 126	4.63	*
		真菌×P	9	776.3	86.3	1.14	NS	219 531	24 392	5.61	***
		机误	60	4 542.6	75.7	-	-	260 878	4 348	-	-

注:显著性水平 $P < 0.05$ (\*), $P < 0.01$ (\*\*), $P < 0.005$ (\*\*\*),NS——差异不显著。

2.1.2 尾叶桉菌根合成 尾叶桉根系VA菌根合成在接种初期比接种后期要好,而外生菌根感染根段长度随时间的推移有增加的趋势(表3,图2),这与蓝桉菌根形成情况基本相似。3次取样检查结果均表明,混合接种影响VA菌根的感染率,即蜡蘑菌的加入对VA菌根的进一步合成有一定的抑制作用,但对不同的VA菌的作用存在一定的差异;相反,VA菌根菌对ECM的合成影响较小,无论是单接种还是混合接种,ECM的合成均呈上升趋势,在16周时ECM感染根段长变化范围为215.87%~402.91%(P1)和232.5%~334.82%(P2),表现出很强的感染能力和竞争力。

## 2.2 外生菌根子实体的形成

外生菌根菌蜡蘑菌在两种桉树试验苗根系上均能成功地合成子实体。在接种后9周时,蜡

磨菌开始在蓝桉苗盆长出菌蕾并形成成熟的子实体,但在尾叶桉苗盆中形成子实体的时间要晚1周时间。接种11~15周为子实体合成高峰期,部分接种有蜡蘑菌的苗盆中形成的子实体达10多个。在此期间,揭开接种过ECM菌的试验苗盆上覆盖的锡箔,或从盆中慢慢提起塑料袋,能看到不同发育阶段的子实体,并可看到基质表面有白色菌丝体和少量菌索。

### 2.3 菌根真菌间的交互作用

从桉树菌根感染变化的总体情况来看(表3),随着培养时间的推移,VA菌根感染率(相对总根数)呈下降趋势,同时,ECM在根系上的合成逐渐增加;ECM感染根段长度的相对增加,在一定程度上是建立在牺牲VA菌根相对感染率的基础上的。

混合接种对菌根感染率有较大的影响,尤其是对VA菌的菌根合成。在混合接种苗木中,VA菌感染率比同期相应菌株单接种的低,而ECM菌根合成与单接种没有明显差异。从菌根感染情况来看,接种蜡蘑菌对3种VA菌根在根系上的感染均产生一定的抑制作用。

### 2.4 基质P素水平对菌根合成的影响

不同P素水平对桉树菌根的合成有一定的影响(表4)。随时间推移,P素间在对蓝桉VAM的作用差异逐渐加强,8周时差异显著( $P < 0.01$ ),12周后差异极其显著( $P < 0.005$ );P素间对蓝桉ECM的影响上差异不显著( $P < 0.05$ )。在对尾叶桉VAM的作用上,P水平间仅在初期差异显著( $P < 0.05$ ),但初期对ECM作用差异不显著,后期差异显著(表4)。

在接种后16周的观察时间内,P素与接种真菌间在蓝桉菌根合成上未表现出明显的交互作用( $P < 0.05$ ,表4),但对尾叶桉菌根的合成有显著的交互作用,并随时间的推移显著性明显增强,在16周时,接种真菌与P素的交互作用极其显著( $P < 0.005$ )。这表明P肥的施用量对菌根的合成有一定的影响,相同P肥水平对不同桉树树种的菌根合成的影响程度不同;P素与接种真菌间存在交互作用,这种作用在不同宿主上体现出一定的差异性。

## 3 结论与讨论

(1) 蓝桉和尾叶桉单接种或混合接种,均能在苗木根系上成功合成相应类型的菌根。试验结果也证实了桉树属于菌根营养型树种,并且具有多类型菌根营养的特性。接种所选用的外生

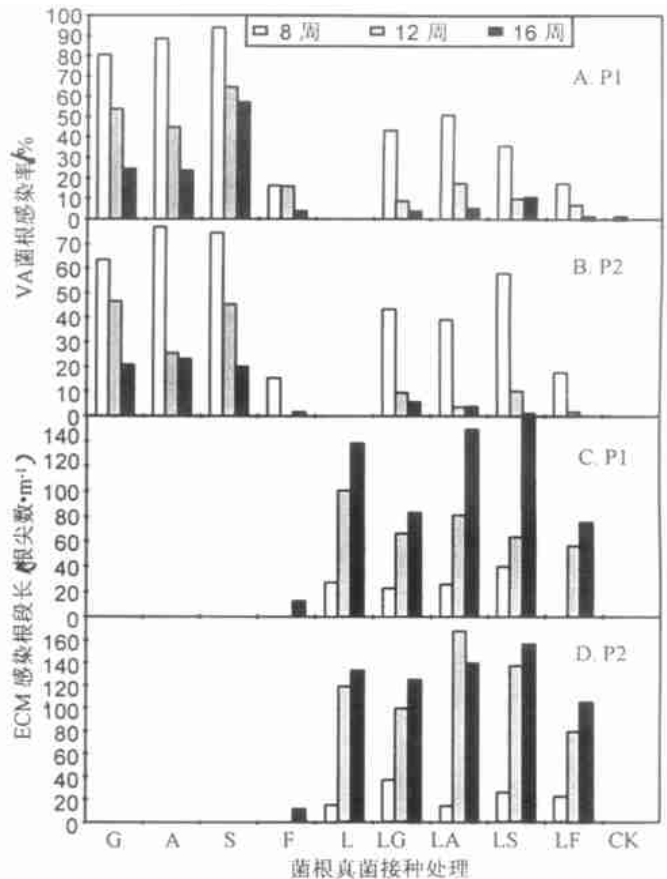


图1 蓝桉VA菌根感染率和ECM感染根段长(图示2个P水平的3次检查结果)

菌根菌——蜡蘑菌是一种优良的桉树菌根真菌<sup>[7]</sup>,具有较强的适应性和竞争能力,接种后能快速形成菌根,并合成子实体,这是许多其它外生菌根真菌所不能比拟的。Tommerup 等在对该菌核行为进行比较分析的基础上,认为该菌能快速合成菌根这一显著优势,是与其担孢子具有相互匹配的交配型核有较大的关系<sup>[8]</sup>(图3)。该菌容易合成菌根并形成子实体的特性,对于开展外生菌根合成过程中的动力学、形态学和生理学研究,都是难得的试验材料。

(2) 菌根合成结果表明,VA 菌根真菌在接种初期具有较高的感染率,其繁殖体接种后能很快适应新的环境,并进行繁殖,从而在较短时间内便形成菌根。但随着时间的推移,VA 菌根的相对感染率有降低的趋势。先后3次根样检查结果表明,苗木根系发展迅速,新生侧根数目剧增(文中未列出数据),这也是导致VA 菌根相对感染率下降的一个原因。相对VA 菌根真菌来说,外生菌根菌合成菌根的速度较慢,因此形成的菌根较少,但ECM 菌后期繁殖能力增强,当达到一定数量时能形成更多的菌根,因此随着时间的推移,尽管新生根系数目在不断增加,ECM 菌根感染根段数也在增加,表现出感染率上升的趋势。

(3) 在混合接种中,真菌在菌根感染上表现出一定的竞争性,主要是外生菌根菌对VA 菌根菌的抑制作用,而VA 菌根菌对ECM 菌作用较小,光壁无梗囊霉、美丽球囊霉对ECM 菌后期进一步合成还有一定的促进作用。真菌间发现的这种交互作用现象,与尾叶桉混合接种彩色豆马勃(*Pisolithus tinctorius* (Pers.) Coker et Couch) 和苏格兰球囊霉(*Glomus caledonium* (Nicol. & Gerd) Trappe & Gerd) 菌株的研究结果基本一致<sup>[9]</sup>。赵忠等<sup>[10]</sup>对毛白杨(*Populus tomentosa* Carr.) 根系VA 菌根和外生菌根关系进行了研究,认为在真菌感染上有负交互作用。真菌间的竞争性作用,可能与ECM 结构特点有关,如菌套的屏障作用<sup>[11]</sup>;也可能与宿主植物在不同生长阶段生理上的某些变化有关<sup>[12]</sup>。真菌间直接的或间接的作用关系尚有待于进一步研究。

(4) 对两种类型菌根合成的观察结果表明,在桉树根系上,外生菌根菌有逐步替代VA 菌根菌的趋势,但这只是接种后16周时间内的初步观察结果。因此,随着时间的推移,ECM 菌是否完全替代VA 菌根菌尚有待进一步研究。Oliveira 等<sup>[13]</sup>对巴西西南部不同年龄桉树林ECM 和

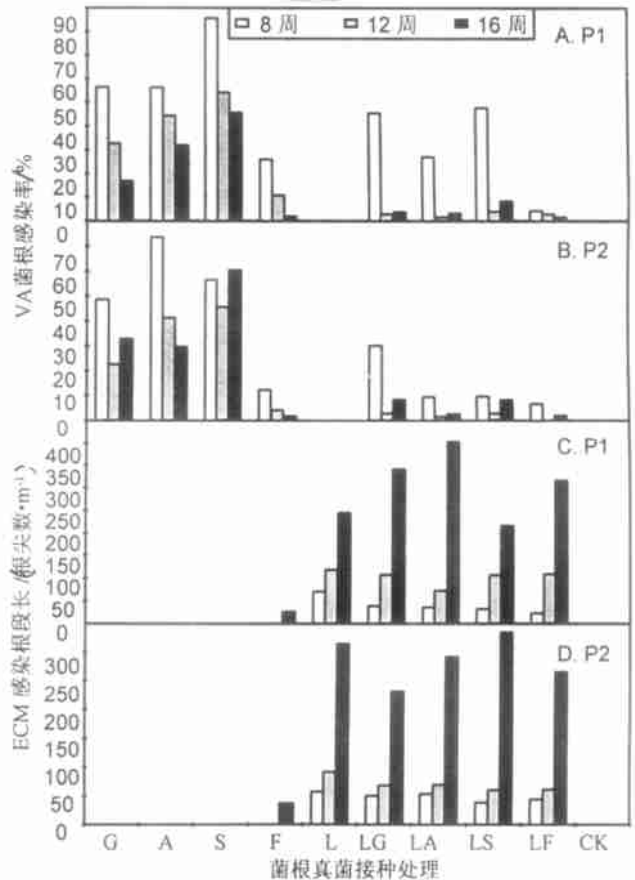


图2 尾叶桉VA菌根感染率和ECM感染根段长  
(图示2个P水平的3次检查结果)

VA 菌根发生情况进行了调查研究, 总结出混合菌根有 3 种发生模式。这表明, 桉树混合菌根能否存在, 其持续性的长短, 不仅与宿主树木的年龄有一定的关系, 而且与树种-菌种组合关系密切。

(5) 采用新辟桉树林地表土作为土壤菌剂进行接种, 菌根感染率很低, 甚至难以检测出, 说明这片林地土壤中有效菌根真菌的繁殖体数量很少; 这也表明筛选和引进适宜的菌根菌种具有必要性, 尤其对菌根营养型树种来说意义更加重大。这种借助于宿主植物检测和评价土壤接种潜力的研究方法, 通常称为“生物测定法”<sup>[1]</sup>。目前作者正用这一方法对华南地区桉树人工林土壤菌根接种潜力进行测定。

#### 参考文献:

- [1] Brundrett M, Bougher N, Dell B, et al. Working with Mycorrhizas in Forestry and Agriculture [M]. ACIAR Monograph 32. Canberra, Australia, 1996.
- [2] Smith S E, Read D J. Mycorrhizal Symbiosis (2nd edition) [M]. Cambridge: Academic Press, 1997.
- [3] 弓明钦, 陈应龙, 仲崇录. 菌根研究及应用[M]. 北京: 中国林业出版社, 1997.
- [4] 郭秀珍, 毕国昌. 林木菌根及应用技术[M]. 北京: 中国林业出版社, 1989. 161 ~ 163.
- [5] Malajczuk N, Linderman R G, Kough J, et al. et al. Presence of VA mycorrhizae in *Eucalyptus* sp. and *Acacia* sp. and their absence in *Bankia* sp. after inoculation with *Glomus fasciculatus* [J]. New Phytol., 1981, 87: 567 ~ 572.
- [6] Gerdemann J W. Vesicular arbuscular mycorrhizae [A]. In: Torrey J G, Clarkson D T (eds). The Development and Function of Roots [M]. London: Academic Press, 1975. 575 ~ 591.
- [7] Bougher N L, Syme K. Fungi of Southern Australia [M]. Perth: University of Western Australia Press, 1998. 198 ~ 199.
- [8] Tommerup I C, Bougher N L, Malajczuk N. *Laccaria fraterna*, a common ectomycorrhizal fungus with mono- and bisporic basidia and multinucleate spores: comparison with the quadristerigmate, binucleate spored *L. laccata* and the hypogeous relative *Hydnangium carneum* [J]. Mycol. Res., 1991, 95(6): 689 ~ 698.
- [9] Chen Y L, Gong M Q, Wang F Z, et al. Effect on growth of *Eucalyptus* by inoculating with VAM and ECM fungal isolates [A]. In: Proceedings of the IUFRO Conference on Silviculture and Improvement of *Eucalyptus* (Vol. 3) [C]. Salvador, Brazil, 1997. 174 ~ 179.
- [10] 赵忠, 马利欣, 段安安, 毛白杨 VA 菌根与外生菌根关系的研究[J]. 林业科学, 1994, 30(2): 111 ~ 116.
- [11] Chilvers G G, Lapeyrie F F, Horan D P. Ectomycorrhizal vs endomycorrhizal fungi within the same root system [J]. New Phytol., 1987, 107: 441 ~ 448.
- [12] Duchesne L C, Peterson R L, Ellis B E. Pine root exudate stimulates the synthesis of antifungal compounds by the ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus* [J]. New Phytol., 1988, 108: 471 ~ 476.
- [13] Oliveira V L, Schmidt V D B, Bellei M M. Patterns of arbuscular- and ecto-mycorrhizal colonization of *Eucalyptus dunnii* in southern Brazil [J]. Ann. Sci. For., 1997, (54): 473 ~ 481.

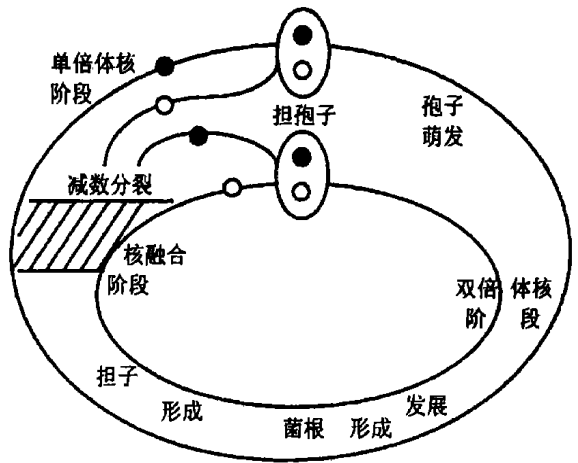


图 3 外生菌根菌蜡蘑菌的生活史



## Studies on Dual Mycorrhizas of *Eucalyptus globulus* and *E. urophylla* . Fungal Colonization and Interactions

CHEN Ying-long<sup>1</sup>, GONG Ming-qin<sup>1</sup>, Mark Brundrett<sup>2</sup>, Bernie Dell<sup>3</sup>

(1. The Research Institute of Tropical Forestry, CAF, Guangzhou 510520, Guangdong, China;

2. CSIRO Forestry & Forest Products, Perth, WA 6014, Australia; 3. Murdoch University, Perth, WA 6150, Australia)

**Abstract:** This paper represents the first part of the results from a glasshouse experiment designed to compare the competition of ECM and VAM fungi on root colonization and effects on growth of two *Eucalyptus* species (*E. globulus* and *E. urophylla*). One ECM fungus (*Laccaria lateritia*) and three VAM fungi belonging to genera *Glomus*, *Acaulospora* and *Scutellospora*, along with field soil as well, were used to inoculate *Eucalyptus* seedlings alone or in combination. Both ECM and VAM fungi colonized and formed mycorrhizal associations on roots of inoculated seedlings, though infective rates of VAM and ECM tips per meter varied according to inoculant fungi and plant ages. There were some regressive interactions for colonization between the two fungi, as a general trend for ECM root colonization levels to increase with time at the expense of VAM colonization was observed during 16 weeks. The effect of phosphorus levels in soils on mycorrhizal formation was discussed.

**Key words:** dual inoculation; mycorrhizal formation; *Eucalyptus*; competitive interaction