

## 外生菌根提高树木抗旱性机理的研究进展

韩秀丽<sup>1</sup>,贾桂霞<sup>1</sup>,牛颖<sup>2</sup>

(1. 北京林业大学园林学院,北京 100083;2. 内蒙古通辽市林业科学研究所,通辽 010028)

**摘要:**综述了国内外关于外生菌根提高树木抗旱性机理研究的现状与进展,认为外生菌根主要通过形态特征的变化,生理生态特性的改变,以及酶活性的提高来增强林木在干旱胁迫环境中的生存能力;并提出在积极建立干旱、半干旱地区外生菌根真菌资源库,开发优良乡土菌株的基础上,尝试引入适应性强的优良外来菌根真菌,或采取基因重组等分子生物学技术培育抗旱性菌株的思想,这将为菌根技术在西部极度干旱及退化的生态系统中植被恢复提供新思路。

**关键词:**外生菌根;抗旱性;菌根化

**中图分类号:**S718.43

**文献标识码:**A

**文章编号:**1005-3409(2006)05-0042-03

## Research of the Mechanism of Ectomycorrhizae to Drought Resistance

HAN Xiu-li<sup>1</sup>, JIA Gui-xia<sup>1</sup>, NIU Ying<sup>2</sup>

(1. College of Landscape Architecture, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;

2. Tongliao Research Institute of Forestry, Inner Mongolia, Tongliao 010028, China)

**Abstract:** The mechanism of ectomycorrhizae to drought resistance was extensively discussed. Its main mechanism involves morphological, physiological, and ecological adaptations, and the enhanced efficiency of the associated enzymes. The authors also discussed the introduction of highly adaptive foreign ectomycorrhizal fungi, in addition to the establishment of the resource bank of indigenous ectomycorrhizal strains, as a promising alternative to developing ectomycorrhizal fungi for semi-arid and arid regions. The role of molecular biotechnology such as gene engineering was also discussed. These discussions may provide a new concept in applying the technology of ectomycorrhizae in extremely arid regions in western China.

**Key words:** ectomycorrhiza; drought resistance; mycorrhization

植物的干旱适应可分为干旱逃避、干旱避免和干旱忍耐。干旱逃避是指植物在严重的水分短缺以前能够完成其生活史,如一年生植物;干旱避免指的是绝大多数高等植物,它们主要通过阻止水分损失或提高水分吸收来适应干旱;干旱忍耐普遍发现于低等植物中,它们可使体内原生质暂时失水(并未造成永久性伤害)而来忍受干旱。Kramer et al 则通过抗旱能力来解释植物的干旱适应,并把它区划成 3 种类型:干旱避免、脱水避免(或延缓)、脱水忍耐<sup>[1]</sup>。Lewit 认为,抗旱能力是一种避免干旱和忍耐脱水的结果。在维管束植物中,由于对忍耐脱水的能力非常有限<sup>[2]</sup>,因此,它们的抗旱性来自于对脱水的避免。

植物对干旱的适应性取决于其形态特征和生理生化特性,根和叶的适应性在保持植物水平衡上起着非常重要的作用,根与茎的干物质分配形式也影响水分关系<sup>[3]</sup>,而耐旱植物的主要特点表现在生理生化特性上<sup>[4]</sup>,所以研究主要集中在这两个方面。

菌根是土壤中一类真菌与植物根系共生所形成的菌与根联合的复合吸收器官。外生菌根是菌根真菌的菌丝体侵染宿

主植物尚未木栓化的营养根形成的,其主要特征是菌丝在植物营养根表面形成菌套,同时侵入到根的皮层细胞间隙形成哈蒂氏网,但不侵入细胞内部<sup>[5]</sup>。在干旱条件下,菌根的形成使宿主植物的根形态特征和生理生化指标发生改变,达到干旱避免和脱水避免,可使树木即使在较长的干旱期内也不会死亡,而干旱解除后恢复也很快,提高了苗木的保存率。

### 1 外生菌根提高树木抗旱性的机理

首先应该指出,外生菌根真菌具有抗旱性。外生菌根真菌比树木具有较大的生态适应性和可塑性,多数菌根真菌耐干旱和高温。Harley 和 Trappa<sup>[6,7]</sup>发现,自然界土生空团菌(*Cenococcum geophilum*)在极端干旱的条件下可以同许多树木形成外生菌根。并且菌根真菌能忍耐培养基质的低水势。Mexal 等人的试验结果表明:许多外生菌根真菌在水势为 - 0.5 ~ - 1.5 MPa 的纯培养基质上生长量最大,有的菌种在 - 2.0 MPa 的基质上也生长良好<sup>[8,9]</sup>。此外,某些菌根真菌能分泌细胞分裂素等激动素,提高寄主植物的抗旱性。

外生菌根真菌与树木根系形成菌根后,通过改变寄主根

\* 收稿日期:2006-01-16

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30271075)

作者简介:韩秀丽(1967-),女,通辽市人,博士生,高级工程师,从事园林植物与观赏园艺研究。

的形态特征和生理生化特性来适应干旱。

### 1.1 形态适应机理

#### 1.1.1 菌套和菌锁扩大了土壤有效利用空间和根系的吸收面积

外生菌根的菌套上通常都有外延菌丝,在土壤中形成庞大的菌丝网,它们是菌根的主要吸收器官,它的数量和长度总和远远超过宿主的根系总长度<sup>[10]</sup>。如土生空团菌(*Cenococcum geophilum*)形成的一个菌根上,其菌丝延伸达2 m以外,共有120个分枝<sup>[11]</sup>。菌套增加了根和土壤的接触面积,菌套的直径比无菌根的营养根大得多,菌套上还连有很多菌索能伸向土壤远处,有些菌根真菌如彩色豆马勃(*Pisolithus tinctorius*)菌索可以延伸到5~10 m以外<sup>[12,13]</sup>。菌索上大量的菌丝分枝,在土壤内形成稠密的菌丝网,因此菌根扩大了土壤有效利用空间和根系的吸收面积。

#### 1.1.2 菌套能减少宿主体内水分的损失

营养根外的菌套组织紧密,由几层至几十层菌丝组成,最厚的达60~100 μm,平均为30~40 μm,通常占营养根干重的25%~40%,在土壤干旱条件下菌套对营养根内水分的外渗起到阻隔作用<sup>[14]</sup>。从而保护了体内的水分,减少宿主体内水分的损失。

#### 1.1.3 外延菌丝及哈蒂氏网降低了土壤与根系间的液流阻力

外延菌丝、菌索等器官在土壤中的延伸、扩展使水分移动受到的阻力比根和土接触时所受的阻力小。液流通过菌丝和哈蒂氏网进入根的无阻空间。降低了土壤与根系间的液流阻力。

#### 1.1.4 植物体内部的组织结构变化来适应干旱胁迫

菌根化影响到植物体内部的组织结构变化,吕全等对板栗接种证明<sup>[19]</sup>,叶肉质化程度提高0.09%~7.88%,比叶面积增大2.67%~18.83%,这种组织结构上的变化进而影响到生理特性的变化:叶保水力增大,水分饱和和亏缺降低,增强了植物体的保水能力。

### 1.2 生理生化适应机理

#### 1.2.1 在干旱条件下,外生菌根提高了叶水势、保水力、降低叶水分的饱和和亏缺值

叶水势表示宿主植物的水分状况,在干旱条件下菌根苗叶水势高于对照苗。Reid<sup>[14]</sup>和Dixon<sup>[15]</sup>等人在不同树种上的试验都得出了相同的结论。在土壤水分良好的条件下,菌根苗与对照苗叶水势相近;当土壤水势降至-4.0 MPa时,对照苗叶水势为-2.26 MPa,而菌根苗平均为-1.51 MPa,比对照高出0.75 MPa。说明在干旱条件下菌根使宿主针叶保持了较好的水分状况,减缓了宿主体内水分胁迫的发展,提高苗木抵抗干旱的能力。

叶的保水力表示树木组织抗脱水的能力,单位时间内失水越多,说明叶的保水能力越差。雷增普研究表明,菌根化油松苗失水速率明显地低于对照;失水达到恒重的时间也不相同,菌根苗为168 h,而对照苗仅为86 h<sup>[21]</sup>。吕全等人的试验也同样证实了菌根化板栗苗,在干旱条件下,叶保水力增大<sup>[17]</sup>。

树木叶水分的饱和和亏缺也是植物耐旱的指标,是表示树木叶水分达到充分饱和和所需的水量。外生菌根可以降低树木叶水分饱和和亏缺值。雷增普的试验支持了上述结论。吕全的试验也证明了在干旱条件下,菌根化板栗苗的水分饱和和亏缺降低5.59%~29.61%<sup>[17]</sup>。

#### 1.2.2 在干旱条件下,菌根提高了苗木磷的吸收及叶绿素的含量

大量的试验证明,菌根化苗木根系吸收磷的速率比未菌根化苗木快得多。菌根促进磷的吸收机制包括化学、物理和

生物等多方面的综合效应<sup>[22]</sup>:(1)延长吸收根的生命,提高了磷的吸收量;(2)扩大土壤有效利用空间和根系吸收面积,提高了土壤磷的有效利用;(3)增加磷的亲合力,降低吸收临界浓度;(4)产生磷酸酶,促进磷的吸收;(5)改善根际微环境,有利于植物对磷的吸收。外生菌根在吸收磷的过程中,只将小部分磷输送给宿主植物,供其代谢所用,而将大部分以聚磷酸盐的形式存在菌套中,在外界环境缺磷时,就通过氧供给、湿度和代谢抑制等生理机制使菌套中贮存的磷运向宿主植物,满足正常代谢对磷的需求。Subramanian的实验证实,接种菌根真菌的植物可有效地改善宿主对土壤磷营养分的吸收利用,促进吸收水分,提高宿主的相对膨胀度,净光合速率的水势补偿点比对照推迟2~3 d<sup>[16]</sup>。吴炳云等人测定了干旱处理111 d的容器苗后证实,经接种处理的油松苗木总磷含量比对照苗增加7%~21%,菌根在干旱条件下刺激叶绿素的增加,经菌根菌处理的苗木叶绿素含量比对照提高3.6%~50.3%<sup>[21]</sup>。

#### 1.2.3 干旱条件下,外生菌根真菌对苗木净光合速率的影响

陈辉<sup>[22]</sup>等对旺盛生长期的杨树苗木进行水分胁迫,水分胁迫第4 d,净光合速率迅速下降,接种苗和未接种苗分别是对照苗(正常供水苗)的56.2%和18.90%,第5 d接种苗降为对照苗的24.7%。未接种苗净光合速率为负值,不在积累光合产物,开始进行呼吸消耗,而接种苗在第7 d才出现负值,净光合速率补偿点比未接种苗推迟2 d出现。

#### 1.2.4 外生菌根提高苗木光合水分的利用效率

Boyer和Seiler<sup>[25,24]</sup>等报道,植物的净光合速率随叶水势的降低而下降。吴炳云<sup>[23]</sup>的研究表明,经接种处理的苗木水分利用率随土壤水势的降低而下降。在土壤水分良好的条件下,接种苗和对照苗的蒸腾系数相近;当土壤水势降至-1.0 MPa时,对照苗蒸腾系数为2.921,而菌根苗平均为1.617,最优菌种为1.061,光合水分的利用率比对照苗高1.75倍;当土壤水势降至-1.5 MPa时,对照苗的净光合速率已接近零,而菌根苗的蒸腾系数平均为3.211,最优菌种为1.562。吕全的试验也证实,在正常情况下菌根苗高于对照苗的蒸腾速率(用气孔导度及气孔阻力反映),在干旱胁迫下则低于对照的水平。同时接种菌根真菌能提高苗木在正常情况下的水分有效利用率(7.89%~79.78%)及干旱胁迫下的水分有效利用率(4.78%~63.89%)。

#### 1.2.5 菌根真菌对苗木酶活性的影响

Ruizlozano等发现在良好供水条件下,菌根化菌种处理与对照植株茎内的超氧化物歧化酶(SOD)的活性无差异,而干旱胁迫后莴苣的*Glomus mosseae*和*G. deserticola*接种株SOD活性分别增加98%和128%<sup>[18]</sup>。陈辉<sup>[22]</sup>等的试验证明,接种菌根真菌后,杨树苗木体内的过氧化物酶、多酚氧化酶和苯丙氨酸解氨酶的活性分别比对照苗增加74.8%、143.9%和91.8%,这些酶活性的提高,与植物体的呼吸作用、光合作用、生长素的氧化及次生物质的代谢等有密切关系,对植物抗旱有积极意义。唐明通过对丛枝菌根真菌提高沙棘抗旱性的研究结果表明<sup>[26]</sup>,干旱胁迫条件下,随着AMF侵染率的增加,叶片的超氧化物歧化酶(SOD)活性增加,膜质过氧化产物丙二醛(MDA)含量和细胞质膜相对透性降低。菌根侵染率较高的植物体内SOD活性维持较高水平时,可有效清除宿主植物体内因干旱胁迫而积累的超氧自由基,降低MDA含量和细胞质膜相对透性,减轻膜脂过氧化造成的伤害程度,增强了植物的抗旱性。

#### 1.2.6 其它生理特征的适应

吕全的板栗苗接种试验证明,外生菌根提高苗木束缚水

含量 12.08 % ~ 57.49 % ; 在干旱胁迫下叶片推迟 24 ~ 43.2 h 出现萎蔫,重新复水后提前 4.8 ~ 28.8 h 恢复正常,萎蔫系数降低 21.95 % ~ 58.04 % ,有效光合强度提高 3.84 % ~ 230.72 %<sup>[17]</sup>。

## 2 外菌根研究展望

### 2.1 研究外生菌根提高林木干旱机理,为筛选抗旱强的菌-树种组合提供了理论依据

育苗阶段是培育优质壮苗的一个关键时期,对于生态环境严重受损的西部地区,菌类资源极度缺乏,苗木菌根化已成为继“适地适树、良种壮苗”后的造林第三要素,可以通过目的树种优良抗旱菌根真菌的筛选,并进行菌根化育苗,实现苗木定向培育的目的,从而必将加速西部生态环境极度退化地区的植被建设步伐。

### 2.2 建立干旱、半干旱地区菌根真菌资源库

菌根是陆地生态系统的重要组成成分之一,目前人们对菌根资源的认识还有相当大的差距,据统计,地球上只有 5 % 的菌根资源为人们所认识。尤其在我国西部干旱地区系

统的菌根资源调查尚属空白,而且这些地区环境退化相当严重,菌类资源濒临枯竭,那么残存的种类都是适应性极强的种类,挖掘这些优良乡土资源,建立菌根真菌资源库对菌根研究意义极大。

### 2.3 在干旱、半干旱地区积极引入优良外来种

在我国西部干旱地区菌类资源破坏严重,那么在开发优良乡土菌种的同时引进适宜的外来菌种显得十分重要。

### 2.4 应用分子生物学技术进行抗旱菌株的培育是今后的研究方向

随着分子生物学技术的发展与渗透,分子生物学技术将成为菌根研究的重要平台。人们可以试图通过菌种间基因重组和基因转移培育出新的优良抗旱菌株;或试图探索将抗旱能力极强的树种的基因,转移到能够与抗旱性强的菌根真菌形成菌根的目的树种体内,在提高树种自身的抗旱能力的同时,接种抗旱能力强的菌根真菌,以提高树种适应极端干旱环境的能力;研究还证实,某些细菌对极端环境的适应能力很强,选择抗旱能力强的细菌,提取其基因转至菌根真菌内,探索培养抗旱能力强的新菌株。

## 参考文献:

- [1] Kramer P J , Kozlowski T T. Physiology of Woody plants[M]. New York: Academic Press , 1979. 811.
- [2] Lewit J. Frost drought and heat resistance Protoplasm atologia . 6[M]. Univ Virginia , wien: Springer (E) ,1958 .
- [3] Pallardy S G, Rhoads T L. Morphological adaptations to drought in seedlings of deciduous angiosperms[J]. Can J For Res , 1993 , (23) : 1766 - 1774.
- [4] 曹宗翼,吴湘钰. 植物生理学[M]. 上海: 高等教育出版社, 1985.
- [5] Harley J L , Smith S E. Mycorrhizal Symbiosis[M]. London: Academic Press , 1983. 1 - 483.
- [6] Harley J L. The biology of mycorrhiza[M]. London: Leonard Hill , 1959. 261 - 270.
- [7] Trapp J M. Fungus associated of ectotrophic mycorrhizae[J]. Bot Rev , 1962 , 28 : 538 - 606.
- [8] Mexal J , Reid C P P. The growth of selected mycorrhizae fungi in response to induced water stress[J]. Can J Bot , 1973 , 51 : 1579 - 1588.
- [9] 赵志鹏,郭秀珍. 外生菌根真菌纯培养的生态学研究[J]. 林业科学研究, 1989 , 2(2) : 136 - 141.
- [10] 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. 1 - 305.
- [11] Burges A , Nicholas P F. The use of fungal hyphae in soil[J]. Soil Sci , 1961 , 92 : 25 - 29.
- [12] Harley J L , McCready C C. Uptake of phosphate by excised mycorrhizae of the beech. . The effect of fungal sheath on the availability of phosphate to the core[J]. New Phytol ,1994 , 51 : 343 - 348.
- [13] Melin E , Nilsson H , Hagsclaylo E. Traslocation of cations to seedlings of P. virginiaia through mycorrhizal mycelium [J]. bo. Gaz , 1958 , 119 : 243 - 246.
- [14] Reid C P P. Mycorrhizae and water stress. In: Riedacker , A. Root Physoiology and Symbiosis[M]. New York: Nancy , 1978. 392 - 408.
- [15] Dixon P K , Pallardy S C , Garrett H E. Comparation water relations of containergrown and bore-root ectomycorrhizal and nonmycorrhizal Quercus velutina seedlings[J]. Can J Bot , 1983 , 61 : 1559 - 1565.
- [16] Subramanian K S , Charest C , Dwger L W , et al . Effects of arbuscular mycorrhizae on leaf water potential , sugar , and P content during drought and recovery of maize[J]. Bot. 1997 , 75 :1582 - 1591.
- [17] 吕全,雷增普. 外生菌根提高板栗苗木抗旱性能及其机理的研究[J]. 林业科学研究, 2000 , 13(3) : 249 - 256.
- [18] Ruizlozano J M , Azcon R. Superoxide dismutase activity in arbuscular mycorrhizal Lactuce sativa plants subjected to drought stress[J]. New Physiologist , 1996 , 134(2) :327 - 333.
- [19] 吴炳云. 水分胁迫下外生菌根对油松容器苗的影响[J]. 北京林业大学学报, 1991 , 13(增刊) : 89 - 93.
- [20] 于富强,刘培贵. 外生菌根研究及应用的回顾与展望[J]. 生态学报, 2002 , 22(12) : 2217 - 2226.
- [21] 吴炳云,梁乃中. 外生菌根对油松苗木抗旱性的影响[J]. 北京林业大学学报, 1991 , 13(增刊 2) : 281 - 289.
- [22] 陈辉,唐明. 外生菌根真菌对杨树抗溃疡病的影响[J]. 植物病理学报, 1995 , 26 : 370.
- [23] 雷增普. 外生菌根与树木抗旱的关系[J]. 土壤学报, 1994 , 31(增刊) :156 - 163.
- [24] Boyer J S. Water deficits and photosynthesis. In: Kozlowski , T. T. (ed.) Water Deficits and Plant Growth[M]. New York: Acad. Press , 1976. 153 - 190.
- [25] Seiley J R. Physiological and morphological responses of three Half - sib families of loblolly pine to water strass clnditioning[J]. Forest Sci , 1988 , 34(2) : 487 - 496.
- [26] 唐明,薛莲,任嘉红,等. AMF 提高沙棘抗旱性的研究[J]. 西北林学院学报, 2003 , 18(4) : 29 - 31.