

氮沉降对外生菌根真菌的影响

薛璟花¹, 莫江明^{*}, 李 炯, 方运霆, 李德军

(中国科学院华南植物园, 广东肇庆鼎湖山树木园 526070)

摘要:综述了国外氮沉降对外生菌根真菌的影响研究现状, 主要从菌根形成、形态(菌丝体、菌根)变化、子实体生产力和外生菌根真菌群落结构等方面对氮沉降的响应进行了综述, 并初步探讨了氮饱和的临界负荷。研究表明, 过量氮沉降会给外生菌根真菌在以下几个方面带来负影响: (1) 影响外生菌根真菌与寄主植物之间的养分分配和循环; (2) 降低子实体生产力; (3) 减少菌丝; (4) 降低菌根量及其活力; (5) 降低外生菌根真菌丰富度; (6) 改变外生菌根真菌群落结构组成; (7) 降低外生菌根真菌群落功能。还指出了未来该方面研究重点和方向。

关键词:氮沉降; 影响; 外生菌根真菌; 临界负荷

Effects of nitrogen deposition on ectomycorrhizal fungi

XUE Jing-Hua, MO Jiang-Ming^{*}, LI Jiong, FANG Yun-Ting, LI De-Jun (South China Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Dinghu, Zhaoqing, Guangdong 526070, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(8): 1785~1792.

Abstract: As a result of increasing anthropogenic nitrogen deposition, N availability in many forest ecosystems, which are normally N-limited, has been enhanced. Increased N availability may impact the ectomycorrhizal fungi (EMF) that are generally regarded as an adaptation to nutrient limited conditions. Based on available scientific knowledge the effects of nitrogen deposition on ectomycorrhizal fungi, including the formation of EMF, the change of extraradical mycelium and mycorrhizal, the productivity of the fruiting bodies and EMF structure are reviewed in this paper. The potential impacts were related to the following three aspects. Elevated nitrogen deposition would (1) affects the nutrient allocation and cycle between EMF and autoecious trees; (2) lead to a reduction of the productivity of fruit body, of the production of extraradical mycelium in soil, of the ectomycorrhizal fungal sporocarp abundance, and of the numbers and the productivity of mycorrhizal; (3) change structure and the function of the ectomycorrhizal fungal community. The critical load of forest nitrogen saturation and future research on EMF is also discussed in this paper.

Key words: N deposition; effect; ectomycorrhizal fungi

文章编号: 1000-0933(2004)08-1785-08 中图分类号: Q143 文献标识码: A

近数十年来, 由于化肥使用增加和化石燃料燃烧造成氮沉降量迅速增加。欧洲 NITREX (Nitrogen Saturation Experiments) 项目研究得出其森林氮饱和的临界负荷的最小值为 $10 \text{ kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ [1], 但目前中欧森林大气氮输入为 $25 \sim 60 \text{ kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$, 大大超过了森林的年需要量 [2]。在北美, 某些森林地区大气氮沉降量也达到了 $40 \text{ kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ [3, 4]。一项调查表明, 我国降水 NO_3^- 离子浓度 ($0.32 \times 10^{-6} \text{ mol/L}$) 和沉降量 ($0.20 \times 10^{-6} \text{ mol/L}$) 与美国、日本接近, 我国降水 NH_4^+ 浓度非常高且沉降量大, 离子浓度高达 $3.77 \times 10^{-6} \text{ mol/L}$, 分别是美国和日本的 4 倍和 3.7 倍, 我国 N 沉降通量分别是美国和日本的 3 倍和 1.8 倍 [5]。大气氮沉降作为全球变化的重要现象之一, 沉降量不断增加所带来的一系列生态问题日趋严重。近几十年来, 因大气

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30270283); 广东省自然科学基金项目 (021524); 中国科学院华南植物研究所所长基金资助项目; 中国科学院知识创新工程领域前沿资助项目。

收稿日期: 2003-09-13; **修订日期:** 2004-04-15

作者简介: 薛 花 (1979~), 女, 广东韶关人, 主要从事 C、N 循环对微生物的影响及其响应研究。

*** 通讯作者** Author for correspondence, E-mail: mojm@scib.ac.cn

Foundation item: National Natural Science Foundation of China (No. 30270283), Field Frontiers Project of CAS Knowledge Innovation Program, Director Foundation of South China Institute of Botany, CAS, and Provincial Natural Science Foundation of Guangdong (No. 021524).

Received date: 2003-09-13 **Accepted date:** 2004-04-15

Biography: XUE Jing-Hua, mainly engaged in C, N cycle in microbe and their responses.

污染而不断增加的大气氮沉降量,加速土壤酸化,影响树木的生长以及生态系统的功能和生物多样性,甚至严重威胁到生态系统的功能和结构,对森林产生危害作用^[6~8]。

外生菌根是真菌(主要为担子菌和子囊菌)与植物形成的特殊的共生体。外生菌根真菌(EMF)的特点是真菌菌丝体紧密地包围植物幼嫩的吸收根形成致密的鞘套,有些鞘套上还长出菌丝,取代了植物的根毛,部分菌丝只侵入根的外皮层细胞间隙而形成特殊的哈氏网(Hartig network)。正是有了这些特殊的结构,使外生菌根和寄主植物形成相互依存的关系。外生菌根可以提高寄主植物从土壤中吸收营养的能力^[9],增加寄主植物的抗病性、抗盐性、抗重金属以及增加土壤稳定性等^[10,11]。外生菌根可以通过参与凋落物的酶降解过程影响有机物的循环,还可通过促进生物固氮、加速土壤磷的风化来提高土壤溶液离子的有效性以及直接吸收等过程来影响 N、P、K、Ca、Mg 等元素的无机循环并向植物提供生长素、维生素、细胞分裂素、抗生素和脂肪酸等代谢产物以及对其他微生物的阻抑物质从而促进植物生长^[12,13]。反过来,自养型寄主植物向异养型菌根提供其生长所需要的碳^[14]。在植物根系生长过程中,外生菌根真菌是根际微生物区系中最初出现的前导微生物,在根际里占有生态学方面的重要位置^[15,16]。外生菌根真菌对植物群落的物种构成和多样性的维持具有重要的作用。外生菌根真菌的种类数量变化还可以指示生态系统中自然或人类活动引起的变化,并可以在生态系统的保护、恢复或重建过程中发挥重要作用^[17]。

通常外生菌根的形成在养分不足如缺氮的状态下会趋于旺盛。有研究证实,在北方温带森林生态系统氮营养受限条件下外生菌根能良好生长^[18]。然而,过量的氮沉降导致有效性氮的增加,从而对植物多样性及其生态系统的作用造成负面影响^[8],外生菌根真菌也因此受到了不同程度的影响。近年来这一现象引起学术界的关注,对其与氮沉降的关系进行了研究。国际上一些学者在 20 世纪 80 年代开始对这个问题进行研究,到 90 年代发展为定位研究。如,在欧洲,NITREX 研究项目从 1990 年开始,调查了欧洲西北 7 种针叶森林生态系统功能对无机氮沉降的响应变化,在研究样地里观察到植物营养状态、植物生长、细根生物量、地表植被的多样性和菌根真菌数量发生了重大变化。在国内,目前为止还未有这方面的研究报道,然而我国面临的氮沉降问题也日趋严重,有必要对其进行研究,本文的目的是通过对国外在氮沉降对外生菌根真菌的影响方面的研究进行综述,为我国开展该方面的研究、森林管理、环境保护以及为生态系统可持续发展提供参考。

1 过量氮沉降对外生菌根真菌的影响

植物根部和土壤真菌形成的菌根共生体是植物需要的水和营养的基本来源^[19]。外生菌根真菌的菌丝及子实体的生产力亦是依赖自养型植物的光同化作用的产物来维持生长。过量氮沉降将影响外生菌根真菌与寄主植物之间的养分分配和循环,造成菌丝减少,降低子实体生产力,最终影响外生菌根真菌的活力。

1.1 养分分配和循环

外生菌根真菌有一个重要的功能就是可以接近土壤中不同的氮库^[20]。外生菌根真菌可以利用菌丝同时吸收土壤中的 NH_4^+ 和 NO_3^- ^[21],但外生菌根真菌只能直接吸收利用 NH_4^+ 形式的氨盐,而不能直接利用 NO_3^- 形式的硝酸盐^[22]。这就说明,外生菌根真菌可以直接利用有机氮参与短期的氮循环。正因为如此,过量氮沉降必将对参与氮循环过程中的菌根真菌产生影响。

David 采用 $\delta^{15}\text{N}$ 示踪发现,菌根的氮富集比根高,而且外生菌根真菌可以将氮从氨基酸中转移出来通过土壤溶液再转移至寄主植物,因此外生菌根真菌对寄主植物来说在氮营养方面具有重要的作用^[23]。Erik 曾经用菌根真菌的同位素 $\delta^{15}\text{N}$ 示踪法,发现在将氮转移给植物期间,可能是由于反应酶使真菌消耗氮并产生氨基酸,随后传递到植物的共生体中。随着时间推移,寄主植物后来可能因此形成在有限的氮状况下来依靠菌根真菌共生体得到氮供应^[24]。

有报道指出外生菌根真菌橙黄疣柄牛肝菌(*Leccinum aurantiacum*)、土生空团菌(*Cenococcum geophilum*)、乳菇属(*Lactarius affinis*)在纯培养下能够根据氮浓度来改变它们的生长形式。在低氮浓度下,可能会产生一个促进利用中氮的生长形式;在高氮浓度下,可能会产生促进利用高氮的生长形式^[25]。然而,有关外生菌根真菌在与根共生的情况下其生长是否会产生同样的适应至今仍未见任何研究报道。

在氮营养受限的环境下,植物将分配相对较多的碳水化合物给根供其生长^[26]。随着氮输入的增加,寄主植物分配给真菌的已糖减少(主要是葡萄糖和果糖),最终影响了外生菌根真菌功能的发挥^[19]。通过菌根—细根媒介,有效性氮的增加能减少真菌所需化合物(甘露醇和海藻糖)的含量,然而细根的麦角固醇含量却仍然保持不变^[27]。Martin 在同位素示踪松苗实验中发现,被示踪的寄主植物在高氮供应条件下将碳水化合物以谷氨酸盐的形式分配给真菌,而在氮受限的条件下则以海藻糖的形式分配给真菌,植物虽然不能吸收这些糖,但真菌却很快吸收^[28]。真菌生长对碳水化物的敏感性意味着植物可以通过改变真菌生长所需碳水化合物的分配来间接影响氮富集^[26]。大多数外生菌根真菌在低无机氮土壤中生长需要蛋白质、谷氨酸盐和丝氨酸,而有些种则在高无机氮土壤中生长需要谷氨酸盐和少量的蛋白质及丝氨酸^[29]。这说明,不同的氮浓度将影响寄主植物向外生菌根真菌提供不同形式的碳水化合物,同时外生菌根真菌为了适应氮浓度的变化也对其生长要求做出了相应的响应,然而这一切变化结果均与数据实验的氮状况密切相关。

1.2 子实体的生产力的降低

虽然大气氮沉降不是造成外生菌根真菌子实体减少的唯一因子,但多元分析认为包括目前的研究表明氮沉降至少是造成外生菌根真菌子实体减少的主要原因^[30]。欧洲研究表明,来自于空气污染和施用的氮肥^[31,32]造成了外生菌根真菌的生产力的减弱。在瑞典水青冈森林里(周围氮沉降为 $15\sim 20\text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\text{a}^{-1}$),连续 3 年模拟氮沉降的施肥试验里,每年施用硝酸铵(60 和 $180\text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\text{a}^{-1}$)几乎造成所有的外生菌根真菌都停止子实体生产^[33]。在瑞士一片冷杉森林样地里,调查研究发现在一年半内当施用硝酸铵达 $35\text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\text{a}^{-1}$ 时,外生菌根真菌的子实体产量明显减少^[34]。在 Lisselbo 的实验里,外生菌根菌子实体数量由于不断增加的氮量而剧烈的下降^[35]。Termorshuizen(1987)研究得出:在成熟樟子松(*Pinus sylvestris*)样地里的氮输入与外生菌根真菌子实体的数量变化呈负影响^[36]。Bobbink 等甚至提出在氮输入为 $20\text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\text{a}^{-1}$ 时,子实体生产力变化可作为群落结构变化的临界负荷^[37]。

此外,不同形式的氮水平对外生菌根真菌的影响也不相同。Termorshuizen 发现,在年幼的樟子松样地里,施用的氮量(硫酸铵或硝酸铵)为每年 $0,30$ 或 $60\text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\text{a}^{-1}$ 时子实体生产力在高铵水平下比在高硝态氮水平下更低^[38]。

但并非所有研究均表现一致的结果。在 NITREX 样地,瑞典的 Gårdsjön 森林,外生菌根真菌地下与地上部分对 1990~1995 年间模拟氮输入的不同响应实验中,观察得出增加的氮导致了物种多样性及 NITREX 样地大多数物种的子实体生产力的迅速减少,强不耐受性种如以丝膜菌属(*Cortinarius*)为优势种的组群在不断增加的氮沉降下几乎 5a 内没再出现过子实体的同时,有一种优势种管形鸡油菌(*Cantharellus tubaeformis*)在处理后果实体生产力反而不断提高^[39]。Lilleskov & Fahey(1996)在阿拉斯加州研究外生菌根真菌沿着氮沉降梯度的分配格局中,发现漆腊蘑(*Laccaria laccata*),双色腊蘑(*Laccaria bicolor*),乳菇属(*Lactarius theiogalus*),卷边桩菇(*Paxillus involutus*)在高氮样地中($20\text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\text{a}^{-1}$)子实体数量并未改变或仅微量增加,而两种丝膜菌属(*Cortinarius*)、红菇属(*Russula*)为优势种的组群其数量及多样性却随着氮沉降的增加而在剧减^[40]。在后来的施肥实验和氮沉降的梯度研究表明增加的氮可以导致子实体产量减少,这正与在欧洲观察的结果是一致^[41]。由此可见,过量的氮沉降将造成外生菌根真菌子实体生产力的减弱,但也有例外。

对过量氮沉降的响应,子实体生产力出现增加或减少两种趋势,其具体机制仍在研究之中,有研究学者推测对于在过量氮沉降条件下子实体生产力仍有所提高的物种,可能是对环境中缺氮的一种适应,并具有一种非常有效且能完全吸收所有的有效氮的能力。一旦发生氮饱和,菌根-细根系统需要大量的碳水化合物来吸收无机氮并将其转化成寄主植物可吸收的氨基酸,而事实上对子实体生产力来说,是几乎没有可利用的碳水化合物^[39]。此时,过量的氮沉降将对外生菌根真菌子实体生产力造成负面影响。

1.3 菌丝的减少

过量的氮沉降能导致菌丝的减少。Wallenda & Nylund 在半溶液培养实验里将樟子松树苗分别接种了双色腊蘑(*Laccaria bicolor*)、大毒滑锈伞(*Hebeloma crustuliniforme*)和粘盖牛肝菌(*Suillus bovinus*),发现在氮过量而磷和镁缺乏的情况下,增加的氮的有效性与根外菌丝的发展呈负相关。在氮浓度为 $0.7\sim 1.4\times 10^{-3}\text{ mol NH}_4^+$ 时,根外菌丝生物量迅速提高,而在高氮浓度下($14.3\times 10^{-3}\text{ mol NH}_4^+$)所有的物种停止生长^[42]。在另外一个施氮实验中,Arnebrant 也观察到了类似的实验结果。她应用了 5 种不同的外生菌根真菌在未灭菌的土中分别接种樟子松和扭叶松(*Pinus contorta*),施用的氮为 $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, NaNO_3 或者是混有磷和钾的 NH_4NO_3 ,高浓度达每克干土中含 $1\sim 4\text{ mg}$ 氮。最后发现所有真菌的菌丝生长与所有的氮处理都有负影响^[43]。由于有效性氮的增加,菌丝体生长减少,这不仅对子实体产生影响,而且影响到外生菌根真菌侵染植物根部的潜在能力^[44,45]。

然而菌丝体不同于子实体,子实体是比较容易进行监测和量化的指标,对它进行调查比较可行,而菌丝体则不然,地下部分无论从调查还有监测方面都是比较困难的^[46]。来自瑞典挪威云杉森林模拟氮沉降实验中,发现由于在自然界中要区分不同种的菌丝比较困难,观测数据得出外生菌根真菌菌丝对氮增加的响应并不明显^[46]。因此在研究外生菌根真菌菌丝的时空动态时,应该把排除环境干扰作为将来研究的重点。

2 降低菌根量及其活力

通常菌根侵染植物根系能力越强,则越有利于植物的生长,因此菌根侵染植物根系的能力可以反映出植物根系利用营养的状况^[47]。研究表明,过量氮沉降能减弱菌根侵染植物根系的能力。有学者研究得出森林中的菌根—细根系统由于氮的增加而减少^[48~50]。在自然松林里的施肥试验表明,地下菌根的数量随着氮水平的增加而逐渐减少,大大削弱了森林的固氮能力^[51,52]。随着氮沉降增加,土壤中的 Al 的可溶性增加,危害植物根系和菌根的生长,最终使其摄取营养的能力降低^[53]。

此外,菌根根尖数量的变化也能说明过量氮沉降对菌根的影响。Termorshuizen & Ket 发现施氮量为 $10\text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\text{a}^{-1}$ 时,与卷边桩菇(*Paxillus involutus*)接种的松树菌根其根尖数并不受影响,而施氮量高达 $50\sim 400\text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\text{a}^{-1}$ 时,菌根根尖数则显著减少到 50%^[54]。然而,亦有实验表明高氮样地的菌根根尖数量多于低氮样地。Erik A. Lilleskov 等在一项模拟不同梯度的氮输入对外生菌根真菌影响的实验中得出乳菇属中的 *Lactarius theiogalus* 有 44%~68% 的根尖出现在高氮样地,与之相比,只有 7%~20% 的根尖出现在低氮样地^[20]。Kainulainen 等发现在施氮量高达 98 和 $196\text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\text{a}^{-1}$ 时,樟子松的根尖数

达到了最高比例^[55]。这可能与样地实验前氮的状况有关,比如实验样地的氮的受限情况。如果是在氮受限的森林里,施氮对森林来说,开始都是起促进生长的作用,并不会对菌根的形成构成威胁^[30,39,46,55];也可能是因为系统存在时间滞后的因素,一部分地下菌根真菌群落就会表现出短期的反应不如子实体的反应及时和敏感^[30,56~59];另一个可能的原因是施用的氮量不够大,还不足以在短期内产生明显的负作用^[60]。

3 过量氮沉降对外生菌根真菌群落的影响

3.1 降低外生菌根真菌丰富度

目前研究表明氮的增加造成了外生菌根真菌物种丰富度发生改变,尤其造成外生菌根真菌丰富度减少^[30,60]。在西欧许多研究揭示了大量的外生菌根真菌物种减少^[31]。在荷兰,外生菌根真菌物种从1912~1954时期的71种下降至1973~1982的38种。在德国Volklinger地区,1950~1979年间发现的94种外生菌根真菌最近没有任何再发现的记录;在Darmstadt地区,1919~1942年间发现的236种菌根真菌,到20世纪80年代早期再次调查却只有137种,损失了99种,其中就包括了许多外生菌根真菌^[31]。这些变化可能是由于大气污染特别是有效性氮大量增加间接造成的^[31]。

许多研究还发现,在不同氮沉降梯度下,外生菌根真菌多样性会因不断增加的氮量而减少。在瑞典挪威云杉森林Gårdsjön样地里的氮沉降实验结果里,50个RFLP(Restriction Fragment Length Polymorphisms)分析鉴定得出的外生菌根真菌,有29种出现在低氮样地,而仅有15种均出现在高氮处理样地和低氮处理样地^[34]。在美国的阿拉斯加州,E. A. Lilleskov等发现在1994和1995两年之中高氮样地的外生菌根真菌的丰富度却很低。如1995年的6个低氮样地中发现144种外生菌根真菌,同时,在高氮样地只发现其中的22种。随着有机层矿化氮的有效性不断增加,1994年和1995年的物种丰度都有减少趋势^[30]。E. A. Lilleskov等在白云杉林模拟氮沉降的实验中发现,在低氮样地有30种外生菌根真菌。与之相比,高氮样地只有9种,在低氮样地的优势种有:*Piloderma* spp., *Amphinema byssoides*, 丝膜菌属的(*Cortinarius* spp.), 绵菌属的(*Tomentella* spp.), 这些种在高氮样地中完全消失, 替而代之以有: 乳菇属(*Lactarius theiogalus*), 卷边桩菇(*Paxillus involutus*), 纤维状牛肝菌(*Tylospora fibrillose*), 绵菌属的(*Tomentella sublilacina*), 疣革菌(*Thelephora terrestris*), 以及一些未鉴定的种^[20]。另外,在氮输入为(23 kg N · hm⁻²a⁻¹与42kg N · hm⁻²a⁻¹相比)的森林里,发现与外生菌根真菌有一个明显的负相关-在污染最轻的样地(23 kg N · hm⁻²a⁻¹)里85种担子菌中有21种是外生菌根真菌(25%),与之相比在污染最重的样地(42kg N · hm⁻²a⁻¹相比)里55种担子菌中却只有3种是外生菌根真菌(5%)^[36]。由以上研究结果可知当氮沉降不断增加,外生菌根真菌作为和植物根部形成的特殊共生体,其丰富度也会随之减少。因此大多研究学者认为外生菌根真菌丰富度的变化将是森林生态系统对氮沉降的响应的一个很好的指示因子,了解在各种氮沉降梯度对子实体丰富度的影响,将有助于更好地探讨森林生态系统功能结构的变化趋势。

3.2 改变外生菌根真菌群落结构组成

长期氮沉降不仅使外生菌根真菌物种丰富度逐渐减少,而且还改变外生菌根真菌的群落结构组成^[20,26,31,61]。有学者认为可以依据外生菌根真菌群落结构变化来推测一系列植物营养的变化和生态系统功能的变化^[20]。Smith等认为菌根真菌是通过影响植物竞争关系的模式和强度来间接影响植物群落的^[62]。菌根真菌作为生态系统的一部分,其多样性的变化必将对整个森林生态系统产生一定的影响,然而对森林健康发展的影响有多大正是今天人们需要探讨的重要问题。

在控制地下部分外生菌根真菌群落结构上,氮的有效性,pH值和基础阳离子的供应是最重要的土壤因子^[63]。假如真菌利用有机矿化氮的竞争能力受相关的土壤有效性氮影响的话,则改变其有效性将导致外生菌根真菌群落结构和物种组成发生变化^[61]。Arnolds也曾经推断虽然土壤酸化对外生菌根真菌的多样性只有微小的影响,但却能因此而引发物种组成的改变。他认为增加的氮流量直接到达地表,是引起菌根真菌减少的最重要的因素^[31]。Erik A. Lilleskov等应用了分子微生物技术检验了白云杉林中外生菌根真菌群落随着氮梯度的变化,其物种在低氮条件下因吸收氮的变化而迅速改变,如丝膜菌属(*Cortinarius*), *Piloderma*,向全部的高营养的有效性发展,如绵菌属(*Tomentella sublilacina*), 疣革菌(*Thelephora terrestris*),最后向高氮低磷的酸性条件下以吸收磷为主的方向发展,如卷边桩菇(*Paxillus involutus*), 乳菇属的(*Lactarius theiogalus*)^[20]。这样,外生菌根真菌群落因此迅速发生改变。由于氮沉降能够改变外生菌根真菌群落结构和组成以使其适应新的营养环境,这样就会带来一个可能的结果:嗜氮物种和厌氮物种对氮沉降适应的一个新的平衡,将逐渐演替成以嗜氮物种(随着氮水平增加受正影响或不受影响的物种)为优势种而厌氮物种(随着氮水平增加受负影响的物种)则逐渐沦为衰退种的新的群落结构。就目前研究情况看来,“嗜氮”菌根真菌有乳菇属(*Lactarius theiogalus*), 红褐乳菇(*Lactarius rufus*), 蜡伞菌属的(*Hygrophorus olivaceoalbus*), 卷边桩菇(*Paxillus involutes*), 双色腊蘑(*Laccaria bicolor*), 管形鸡油菌(*Cantharellus tubaeformis*)等;丝膜菌属(*Cortinarius*), 红菇属(*Russula*), 口蘑属(*Tricholoma*), 乳菇属(*Lactarius*), 粘滑菇属(*Hebeloma*)等中的部分菌根真菌为“厌氮”菌根真菌^[30]。

3.3 降低外生菌根真菌群落功能

过量的氮输入对外生菌根真菌群落功能带来什么样影响呢?在实验地中,外生菌根真菌迅速转换肥力的功能即变成起营养作用的功能,它依赖于该点自然的氮分布的情况、土地使用的历史、树种、树龄及人为施氮量,还有最初土地肥力的大小等因

素^[30]。氮在许多以外生菌根树生长占优势的温带和北方森林里出现会限制植物生长,但其有效性的变化有一个广阔的时间和空间的数值范围。所以不奇怪有机体提供大部分氮给这些植物-菌根这种有摄取氮的生理潜能的共生体,并利用一个相同的无机氮和有机氮的来源,把氮供应给寄主植物^[9]。有许多其它方法证明外生菌根真菌群落功能变化可能会和植物群落结构变化一样。有可能根据碳的供应和营养的有效性相互作用来选择功能明显的真菌。外生菌根真菌与其寄主植物形成互惠共生关系,为其寄主提供水和无机营养,其群落的改变也有可能影响其寄主植物的生长^[30]。氮间接的降低了土壤 pH 值、碱基阳离子和有毒金属的有效性,因为菌根真菌对无机氮循环的影响主要是:菌丝从基质中吸取氮素并转移给寄主植物和能通过缓解多种胁迫而提高固氮植物的固氮速率^[64]。因此改变寄主植物的营养并随后改变了寄主植物的碳的分配,也相应的改变了外生菌根真菌的接受能力^[65]。外生菌根真菌物种对这种变化产生的适应性间接改变了群落功能和结构。

4 临界负荷

Wallander 认为,在自然生态系统中为氮沉降和外生菌根真菌群落建立可靠的氮临界负荷是比较困难的^[41]。长期(>10a)连续监测氮沉降对外生菌根真菌群落的影响几乎是很少的。即使是短期研究一个样地里的外生菌根真菌菌丝、菌核、子实体等对氮沉降的响应也不多见。而且,地下部分的临界负荷可能与地上部分子实体生产力有所不同。

但仍有不少研究学者从大量的施肥实验和长期野外观测得出不同的森林不同的临界负荷值。Wallander 从氮肥实验数据得出 $35 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 足以造成子实体的形成和丰富度发生显著变化^[41]。Jansen, A. E. & De Vries 发现,在树龄超过 20a 的黄杉(*Pseudotsuga menziesii*)样地里,氮输入为 $25 \text{ kg N hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 时子实体生产力达到最高值^[66]。1992 年, Bobbink 等提出 $20 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 时子实体生产力变化可作为群落结构变化的临界负荷。地下部分的变化由于各种原因响应不如地上部分明显,所以 Taylor & Alexander 认为氮沉降量达到 $40 \sim 60 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 才能导致外生菌根真菌根尖显著减少^[67]。

另外,在建立氮临界负荷时,还应考虑到样地的历史状况、土壤肥力、外生菌根真菌群落的组成情况以及真菌的一些生理特点,这些都将影响到地上部分和地下部分的外生菌根真菌,尤其是对掌握地下部分的影响更为重要^[30,34,41]。早些年,短期研究几乎不显示或是地下菌根真菌没变化^[56~59]。而且目前对地下部分外生菌根真菌群落和功能的影响了解的非常有限^[68]。虽然从目前一些可靠的有效数据得出一个可能的临界负荷值为 $20 \sim 30 \text{ kg N hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$,然而对于外生菌根真菌的某些种来说这个值还是有些偏高的^[41]。但 NITREX 项目中研究得出, $10 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 代表了欧洲森林氮饱和的临界负荷的最小值,在此水平下外生菌根真菌子实体生产力能达最高值。由于实验样地的差别和研究的时间上的差别以及以上提到的各种因素最终得出了各种不同的临界负荷值,但是对于某一具体森林,都应该有一个适合其森林健康发展的一个的氮临界负荷值,这就需要人们去探讨发现,最终为森林管理以及为生态系统可持续发展提供依据和基础。

5 问题与展望

虽然氮沉降对森林生态系统功能和结构会产生负影响这一观点已被大多数学者接受,但是氮沉降对外生菌根真菌的影响研究起步较晚,目前的研究还存在很大的局限性,很多问题仍未解决。

(1)关于森林氮循环的大多数现有模型以及氮沉降对外生菌根真菌的影响所依据的都是从受污染的欧洲和北美森林获得的数据,而且多数以针叶林为研究对象,其结果具有一定的地域性和局限性,热带亚热带地区森林类型比较复杂,森林的氮状况也各不相同,那么在亚热带、热带地区的各种森林类型的外生菌根真菌对氮沉降的响应又是如何?在外生菌根真菌方面,氮沉降在热带亚热带地森林中是污染因子还是对森林健康的一种促进因子?这就有待于扩大研究范围。

(2)关于外生菌根真菌与寄主植物之间的营养传递问题目前研究的还比较有限,只有在生理上掌握了营养的分配及流向,才能有助于理解氮沉降对外生菌根真菌影响的本质变化。目前国际上许多研究学者都采用同位素示踪法追踪营养的动态分布^[23, 24, 26, 29],这使人们有了比较可靠的方法去了解氮营养和外生菌根真菌以及寄主植物之间的关系。

(3)关于氮沉降对外生菌根真菌的影响的研究,由于外生菌根真菌的形成及结构比较特殊复杂,在研究过程中要量化一些指标就比较困难,比如外生菌根真菌的菌丝体含量的变化,由于在土壤中,真菌和植物的根共生形成菌根,不一定是专性寄生,也就是说测到的菌丝可能不是来自同一种真菌,因此菌丝的量化存在困难。也因为真菌与根不是专性寄生,因此我们所统计得出的子实体的变化并不一定说明测得的子实体一定是植物的外生菌根真菌,这就给统计带来困难。不过, Peter 等首次通过 PCR(基础分子鉴定方法)深入研究分子以追踪地下外生菌根真菌群落从开始施肥后的变化并取得初步结果^[60]。现在应用于菌根真菌分类鉴定、种间及种内亲缘演化关系等方面,除了 PCR(基础分子鉴定方法)技术,还有 PCR-RFLP(聚合酶链反应-限制片断长度多态型分析)、PCR-RAPD(随机片段长度多态性)等分子生物技术^[69],这样测得的结果更为可靠同时也给我们的研究带来了新的希望。

(4)在 NITREX 项目中研究得出 $10 \text{ kg N hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 代表了欧洲森林氮饱和的临界负荷的最小值,那么在热带亚热带森林里,或者其它温带森林里,其临界负荷是多少呢?成熟林与幼林的临界负荷也是有所差别的,究竟多大量的氮输入才是对森林起促进作用呢?为评价森林健康提供可靠依据,这些问题值得进一步的研究。

以上问题的提出也正是为了更好的探讨氮沉降对森林生态系统结构和功能的影响机制。目前我国已经成为世界上第三大氮沉降区,随着经济的发展氮沉降可能还会继续升高,然而在这方面的研究甚少,了解氮沉降对森林功能结构的影响有助于探讨全球变化对森林的影响^[70]。外生菌根真菌无论在森林生态系统中作为分解者还是在氮循环中都起到非常重要的作用,了解外生菌根真菌在不同氮水平下的响应及其反馈,可以为评价森林健康以及生态系统的可持续发展提供依据。因此,我国迫切需要在这方面开展研究。

References:

- [1] Wright R F, Roelofs J G M, Bredemeier M, *et al.* NITREX: responses of coniferous forest ecosystems to experimentally changed deposition of nitrogen. *Forest Ecology and Management*, 1995, **71**:163~169
- [2] Kazda M. Indications of unbalanced nitrogen of Norway spruce status. *Plant and Soil*, 1990, **128**:97~101.
- [3] Lovett Gam, Reiners W A, Olsen R K. Cloud droplet deposition in subalpine balsam fir forests: Hydrological and chemical inputs. *Science*, 1982, **218**:1303~1304.
- [4] Parker GG. Throughfall and stemflow in the forest nutrient cycle. *Adv. Ecol. Res.*, 1983, **13**:57~133.
- [5] SUN Chong-Ji. Acid Rain, Chian, China Environmental Science Press, 2001.
- [6] Lovett G M, and Lindberg S E. Atmospheric deposition and canopy interactions of nitrogen in forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 1993, **23**:1603~1616.
- [7] Ulrich B. The history and possible causes of forest decline in central Europe, with particular attention to the German situation. *Environmental Reviews*, 1995, **3**:262~276.
- [8] Vitousek P M, Aber J D, Howarth R H, *et al.* Human alteration of the global nitrogen cycle: Source and consequences. *Ecological Applications*, 1997, **7**:737~750.
- [9] Smith S E, Read D J. *Mycorrhizal symbiosis*, 2nd edn. San Diego, CA, USA: Academic Press, 1997.
- [10] Marx D H. Mycorrhizae and feeder root diseases. In: Marks GC, Kozlowski TT, eds. *Ectomycorrhizae. Their Ecology and Physiology*. New York: Academic Press, 1973. 351~382.
- [11] Duchesne LC, Peterson RL, Ellis BE. The accumulation of plant-produced antimicrobial compounds in response to ectomycorrhizal fungi: a review. *Phytoprotection*, 1987, **68**:17~27.
- [12] Ohara H. *Proc. Jap. Acad.*, 1966, **42**:503.
- [13] Marx D. H: *Phytopathology*, 1969a, **59**:411.
- [14] Merlin E, Nillson H. Transport of C¹⁴-labelled photosynthate to the fungal associate of pine mycorrhiza. *Svensk Botanisk Tidskrift*. 1957, **51**:166~186.
- [15] Soil microbe seminar(Jap.) compiled, Ye Wei-qing, *et al.* translated, *Soil microbe experimentation*. Science Press, 1983.
- [16] Cai L, Lui Y J, Zhang K Q. The behavior and application of mycorrhiza. *Shandong Forestry Science and Technology*, 2001, **4**:52~54.
- [17] LIANG Y, GUO L D, MA K P. The role of mycorrhizal fungi in ecosystems. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2002, **26**(6):739~745.
- [18] Read D J. Mycorrhizas in ecosystems. *Experientia*, 1991, **47**:376~391.
- [19] Rüdiger Hampp, Joachim Wiese, Sabine Mikolajewski, *et al.* Biochemical and molecular aspects of C/N interaction in ectomycorrhizal plants: an update. *Plant and Soil*, 1999, **215**:103~113.
- [20] Erik A Lilleskov, Timothy J Fathey, *et al.* Belowground ectomycorrhizal fungal community change over a nitrogen deposition gradient in Alaska. *Ecology*, 2002a, **83** (1): 104~115.
- [21] Finlay R D, Ek H, Odham G, *et al.* Uptake, translocation and assimilation of ¹⁵N-labelled ammonium and nitrate sources by intact ectomycorrhizal systems of *Fagus sylvatica* infected with *Paxillus involutus*. *New Phytologist*, 1989, **113**: 47~55.
- [22] JING Y B. Physiological character of ectomycorrhizal. *Bulletin of Biology*, 1998, **3**(1):17~18.
- [23] David A Lipson, Christopher W Schadt, Steven K Schmidt, *et al.* Ectomycorrhizal transfer of amino acid nitrogen to the alpine sedge *Kobresia myosuroides*. *New Phytol.*, 1999, **142**:163~167.
- [24] Erik A, Hobbie, Stephen A, Macko Herman H Shugart. Insights into nitrogen and carbon dynamics of ectomycorrhizal and saprotrophic fungi from isotopic evidence. *Oecologia*, 1999, **118**:353~360.
- [25] Ian A Dickie, Roger T, Koide Christopher M Stevens. Tissue density and growth response of ectomycorrhizal fungi to nitrogen source and concentration. *Mycorrhiza*, 1998, **8**:145~148.
- [26] Gregory K Eaton, Matthew P Ayres. Plasticity and constraint in growth and protein mineralization of ectomycorrhizal fungi under simulated N deposition. *Mycologia*, 2002, **94**(6):921~932.
- [27] Wallenda T, Schaeffer C, Einig W, *et al.* Effects of varied soil nitrogen supply on Norway spruce(*Picea abies*[L.]Karst.)II. Carbon

metabolism in needles and mycorrhizal root. *Plant and Soil*, 1996, **186**:361~369.

- [28] Martin F, Cote R, Canet D. NH_4^+ assimilation in the ectomycorrhizal basidiomycete *Laccaria bicolor* (Maire) Orton, a ^{15}N -NMR study. *New Phytologist*, 1994, **128**: 479~485.
- [29] Erik A Lilleskov, Erik A Hobbie, Timothy J Fahey. Ectomycorrhizal fungal taxa differing in response to nitrogen deposition also differ in pure culture organic nitrogen use and natural abundance of nitrogen isotopes. *New Phytologist*, 2002b, **154**:219~231.
- [30] Lilleskov E A, Fahey T J, Lovett G M. Ectomycorrhizal fungal aboveground community change over an atmospheric nitrogen deposition gradient. *Ecological Applications*, 2001, **11**(2):397~410.
- [31] Arnolds E. Decline of ectomycorrhizal fungi in Europe. *Agriculture ecosystems and environment*, 1991, (35):209~244.
- [32] Termorshuizen AJ. The influence of nitrogen fertilizers on ectomycorrhizas and their fungal carpophores in young stands of *Pinus sylvestris*. *Forest Ecology and Management*, 1993, **57**: 179~189.
- [33] Ruhling A & Tyler G. Effects of simulated nitrogen deposition to the forest floor on macrofungal flora of a beech forest. *Ambio*, 1991, **20**: 261~263.
- [34] Lena Jonsson, Dahlberg Anders, Brandrud Tor-Erik. Spatiotemporal distribution of an ectomycorrhizal community in an oligotrophic Swedish *Picea abies* forest subjected to experimental nitrogen addition; above-and below-ground views. *Forest Ecology and Management*, 2000, **132**:143~156.
- [35] Wåsterlund I. Do pine mycorrhizal fungi disappear following fertilizer treatment? *Svensk Botanisk Tidskrift*, 1982, **76**:411~417 (in Swedish).
- [36] Termorshuizen A J. SCHAFFERS A. P. Occurrence of carpophores of mycorrhizal fungi in selected stands of *Pinus sylvestris* in the Netherlands in relation to stand vitality and air pollution. *Plant and soil*, 1987, **104**: 209~217.
- [37] DOE. Impacts of nitrogen deposition in terrestrial ecosystems. Report of the United Kingdom Review Group on Impacts of Atmospheric Nitrogen. London, UK; Department of the Environment, 1994.
- [38] Termorshuizen A J. Decline of carpophores of mycorrhizal fungi in stands of *Pinus sylvestris*. Ph. D. Thesis, Agricultural University of Wageningen, 1990.
- [39] Tor Erik Brandrud. Ectomycorrhizal fungi in the NITREX site at Gårdsjön, Sweden; below and above-ground responses to experimentally-changed nitrogen inputs 1990~1995. *Forest Ecology and Management*, 1998, **101**:207~214.
- [40] Lilleskov E A, Fahey T J. Patterns of ectomycorrhizal diversity over an atmospheric nitrogen deposition gradient near Kenai, Alaska. In: Szaro TM, Bruns TD, eds. *Abstracts of the First International Conference on Mycorrhizae*. Berkeley, CA, USA: University of California Berkeley 76, 1996.
- [41] Thomas Wallenda, Ingrid Kottke. Nitrogen deposition and ectomycorrhizae. *New Phytol.*, 1998, **139**:169~187.
- [42] Wallander H, Nylund J E. Effects of excess nitrogen and phosphorus starvation on the extramatrical mycelium of ectomycorrhizas of *Pinus sylvestris* L. *New Phytologist*, 1992, **120**: 495~503
- [43] Arnebrant K. Nitrogen amendments reduce the growth of extramatrical ectomycorrhizal mycelium. *Mycorrhiza*, 1994, **5**: 7~15.
- [44] Arnebrant K. Effects of nitrogen amendments on the colonization potential of some different ectomycorrhizal fungi grown in symbiosis with a host plant. In: Azcon-Aguilar C, Barea JM, eds. *Mycorrhizas in Integrated Systems from Genes to Plant Development*. Proceedings of the Fourth European Symposium on Mycorrhizas. Luxembourg: Office for Official Publications of the European Communities, 1996. 71~74.
- [45] Egli S. Effect of ammonium treatment on infectivity and competitiveness of ectomycorrhizal fungi on spruce seedlings. In: Azcon-Aguilar C, Barea JM, eds. *Mycorrhizas in Integrated Systems from Genes to Plant Development*. Proceedings of the Fourth European Symposium on Mycorrhizas. Luxembourg: Office for Official Publications of the European Communities, 1996. 100~102.
- [46] Dahlberg A, Stenlid J. Spatiotemporal patterns in ectomycorrhizal populations. *Canadian Journal of Botany*, 1995, **73**: S1222~S1230.
- [47] Copenhagen. *Effects of airborne nitrogen pollutants on vegetation: critical loads*. WHO Regional Office for Europe, Denmark, 2000.
- [48] Ahlström K, Persson H, Björsson I. Fertilization in a mature Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stand-effects on fine roots. *Plant and Soil*, 1988, **106**: 179~190.
- [49] Dighton J, Jansen AE. Atmospheric pollutants and ectomycorrhizae: more questions than answers? *Environmental Pollution*, 1991, **73**: 179~204.
- [50] Clemensson-Lindell A, Asp H. Fine-root morphology and uptake of ^{32}P and ^{35}S in a Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) stand subjected to various nutrient and water supplies. *Plant and Soil*, 1995, **173**: 147~155.
- [51] Ritter K. Stickstoffdüngung in Kiefernbeständen und ihre Wirkung auf Mykorrhizabildung und Fruktifikation der Symbiosepilze. *Beiträge für die Forstwirtschaft*, 1978, **4**: 162~166.

- [52] Hutchinson T C, Watmough S A, Sager E P S, *et al.* The impact of simulated acid rain and fertilizer application on a mature sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.) forest in central Ontario, Canada. *Water Air Soil Pollut.*, 1999, **109**:17~39.
- [53] Tomlinson G H. A possible mechanism relating increased soil temperature to forest decline. *Water Air Soil Pollut.*, 1993, **66**:365~380.
- [54] Termorshuizen AJ, Ket PC. Effects of ammonium and nitrate on mycorrhizal seedlings of *Pinus sylvestris*. *European Journal of Forest Pathology*, 1991, **21**: 404~413.
- [55] Kainulainen P, Holopainen J, Palomäki V, *et al.* Effects of nitrogen fertilization on secondary chemistry and ectomycorrhizal state of Scots pine seedlings and on growth of grey pine aphid. *Journal of Chemical Ecology*, 1996, **22**: 617~636.
- [56] Saunders E, Taylor AFS, Read DJ. Ectomycorrhizal community response to simulated pollutant nitrogen deposition in a Sitka spruce stand, North Wales. In: Szaro TM, Bruns TD, eds. *Program and abstracts of the first international conference on mycorrhizae*. University of California, Berkeley, California, USA., 1996.
- [57] Karen O & Nyland J E. Effects of ammonium sulphate on the community structure and biomass of ectomycorrhizal fungi in a Norway spruce stand in southwestern Sweden. *Can. J. Bot.*, 1997, **75**: 1628~1642.
- [58] Brandrud TE, Timmermann V. Ectomycorrhizal fungi in the NITREX site at Gårdsjön, Sweden: Below and above-ground responses to experimentally-changed nitrogen inputs 1990-95. *Forest Ecology and Management*, 1998, **101**:207~214.
- [59] Jonsson L, Dahlberg A, Brandrud TE. Spatiotemporal distribution of an ectomycorrhizal community in an oligotrophic Swedish *Picea abies* forest subjected to experimental nitrogen addition: Above-and below-ground views. *Forest Ecology and Management*, 2000, **132**:143~156.
- [60] Peter M, Ayer F, Egli S. Nitrogen addition in a Norway spruce stand altered macromycete sporocarp production and below-ground ectomycorrhizal species composition. *New Phytologist*, 2001, **149**(2):311~325.
- [61] J Ignacio Rangel-Castro, Eric Danell Andy Taylor F S. Use of different nitrogen sources by the edible ectomycorrhizal mushroom *Cantharellus cibarius*. *Mycorrhiza*, 2002, **12**:131~137.
- [62] Smith M D, Hartnett D C & Wilson G W T. Interacting influence of mycorrhizal symbiosis and competition on plant diversity in tallgrass prairie. *Oecologia*, 1999, **121**:574~582.
- [63] Jonas F. Johansson. Belowground ectomycorrhizal community structure along a local nutrient gradient in a boreal forest in Northern Sweden, 2002.
- [64] Allen M F. *The ecology of mycorrhizae*. New York: Cambridge University Press, 1991, 1~8, 113~118.
- [65] Björkman E. : *Symbolae Botan.* Upsalienses, 1942, **6**:1.
- [66] Jansen A E & De Vries F W. *Qualitative and quantitative research on the relation between ectomycorrhiza of Pseudotsuga menziesii, vitality of host and acid rain*. Wageningen, Agricultural University of Wageningen, (Report 1985~1988). 1988.
- [67] Taylor AFS, Alexander IJ. Demography and population dynamics of ectomycorrhizas of Sitka spruce fertilized with N. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 1989, **28**: 493~496.
- [68] Bruns TD. Thoughts on the processes that maintain local species diversity of ectomycorrhizal fungi. *Plant and Soil*, 1995, **170**: 63~73.
- [69] YU Fu-Qiang, LIU Pei-Gui. Reviews and Prospects of the Ectomycorrhizal Research and Application, *Acta Ecologica Sinica*, 2002, **22**(12): 2217~2226.
- [70] Li D J, Mo J M, Fang Y T, *et al.* Impact of nitrogen deposition on forest plants. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, **23**:230~239.

参考文献:

- [5] 孙崇基编著, 酸雨, 北京: 中国环境科学出版社, 2001.
- [15] 土壤微生物研究会(日本)编, 叶维青等译. 土壤微生物实验法. 科学出版社, 1983.
- [16] 蔡磊, 刘亚君, 张克勤. 菌根行为及应用. 山东林业科技, 2001, **4**:52~54.
- [17] 梁宇, 郭良栋, 马克平. 菌根真菌在生态系统中的作用. 植物生态学报, 2002, **26**(6):739~745.
- [22] 敬一兵. 外生菌根的生理学特征. 生物学通报, 1998, **3**(1):17~18.
- [69] 于富强, 刘培贵. 外生菌根真菌研究及应用的回顾与展望. 生态学报, 2002, **22**(12):2217~2226.
- [70] 李德军, 莫江明, 方运霆等. 氮沉降对森林植物的影响. 生态学报, 2003, **23**:230~239.