

云南松 (*Pinus yunnanensis*) 林外生菌根真菌的时空分布

于富强^{1 2}, 肖月芹^{1 2}, 刘培贵¹

(1. 中国科学院昆明植物研究所, 昆明 650204 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要 2000 年至 2005 年, 调查了滇中及其附近云南松林下外生菌根真菌的生态分布, 共采集、鉴定标本 834 号, 计有 27 科 39 属 211 种 (含变种、变型)。结果表明, 红菇属 (*Russula*)、牛肝菌属 (*Boletus*)、乳菇属 (*Lactarius*)、乳牛肝菌属 (*Suillus*)、口蘑属 (*Tricholoma*)、鸡油菌属 (*Cantharellus*) 和革菌属 (*Thelephora*) 等为云南松林下的主要外生菌根菌类群。它们的发生与分布受到气候 (如: 气温和降水)、植被 (如: 林龄、林地郁闭度和草本植被)、地形特征 (如: 海拔、坡向和坡度)、土壤条件 (如: pH 值、地表腐殖质和枯枝落叶层等) 和人为干扰 (比如: 商业化采集、林木采伐、火烧和地表物清理) 诸多因素的影响。总结为如下: (1) 5a 的调查显示, 云南松外生菌根菌的分布表现出季节性变化的规律; 其中以每年 1、2、3 月份的物种多样性为最低, 雨季期间急剧增加, 至中夏和秋末达到顶峰, 种类最为繁多。(2) 在海拔 1500 ~ 2100 m, 云南松外生菌根菌种类随着海拔的升高而逐渐增加, 至顶峰后, 又呈缓慢下降趋势。海拔因素不但对其物种多样性, 而且对于类群的组成也具有重要的影响。特定的类群往往发生在特定海拔范围。(3) 随着云南松林龄的增加, 外生菌根菌呈现由少至多的演替过程。外生菌根菌多样性随云南松林生长而逐渐增加的演替方式, 可能与宿主光合作用产物、根分泌物和土壤条件的逐渐变化有关。(4) 人类干扰是云南松外生菌根菌物种多样性和类群组成的主要负影响因子。大规模的商业化采集可破坏或枯竭地下菌丝体, 打破各物种之间的竞争平衡, 减少孢子释放影响资源再生能力, 进而直接影响到子实体的产生。外生菌根菌物种多样性的减少趋势会随林木砍伐和火烧强度的增加而加剧。地表枯枝落叶层与杂草密度也会影响子实体的产生, 其中枯枝落叶层的厚度与云南松外生菌根菌子实体的发生呈负相关性, 而被紫茎泽兰覆盖的云南松林地内也很少会发现相应的子实体。

关键词: 云南松, 季节性变化, 空间分布, 真菌演替

文章编号: 1000-0933 (2007) 06-2325-09 中图分类号: Q143, Q938, Q948 文献标识码: A

Spatiotemporal distribution of ectomycorrhizal fungi in *Pinus yunnanensis* forests

YU Fu-Qiang^{1 2}, XIAO Yue-Qin^{1 2}, LIU Pei-Gui¹

1 Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650204, China

2 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (6) 2325 ~ 2333.

Abstract: Ectomycorrhizal (EM) fungi from *Pinus yunnanensis* forests, a dominant vegetation type in central Yunnan and adjacent regions, were sampled from 2000 – 2005. A total of 834 mushroom collections representing 211 taxa in 39 genera and 27 families were obtained and identified. Of these, *Russula*, *Boletus*, *Lactarius*, *Suillus*, *Tricholoma*, *Cantharellus* and *Thelephora* were the dominant genera. Our ecological surveys indicate that EM fungal fruiting and distribution patterns are strongly affected by climate (e. g., air temperature and precipitation), vegetation (e. g., stand age, crown density and

基金项目: 美国国家地理学会资助项目 (C56-04), 国家自然科学基金资助项目 (30470011)

收稿日期: 2006-06-05; 修订日期: 2007-02-01

作者简介: 于富强 (1976 ~) 男, 山东人, 博士生, 主要从事外生菌根真菌分类、生理生态及栽培研究. E-mail: fuqiangyu@gmail.com.

致谢: 美国费尔德自然历史博物馆 Mueller 博士润色英文摘要, 特此致谢!

Foundation item: The project was financially supported by National Geographic Society of America (No. C56-04), and National Natural Science Foundation of China (No. 30470011)

Received date 2006-06-05; **Accepted date** 2007-02-01

Biography: YU Fu-Qiang, Ph. D. candidate, mainly engaged in ectomycorrhizal fungi taxonomy, physiology, ecology and cultivation. E-mail: fuqiangyu@gmail.com

herbaceous vegetation), soil conditions (e. g. , pH , litter and humus layers), topographic features (e. g. , altitude , position and steepness of slopes), and human disturbance (e. g. , commercial harvesting , logging , fire and residue removal).

The 4 primary findings were : (1) There was a consistent seasonal variation in the number of EM fungi associated with *Pinus yunnanensis*. Over the 5-year period , the lowest numbers of EM fungi were found during the winter months of January , February , and March. This number rose rapidly during the spring and peaked in mid and late summer. (2) The abundance , composition , and richness of EM fungi significantly increased with increasing altitude between 1500 — 2100 m , and then slightly decreased up to 2500 m. Usually a species was found only within a particular range of altitudes. (3) EM fungal richness increases as the host matures. The tendency is to find greater numbers of EM species associated with older *Pinus yunnanensis* stands. This increase in EM fungi with maturing of host stands may be related to changes in available photosynthate , root exudates and soil conditions. (4) Human disturbance has a major negative impact on EM fungi species richness , abundance , and community composition. Large-scale harvesting directly affected the production of fruit bodies , either by damaging or exhausting mycelia , shifting competitive relations with other species , or by causing reproductive failure due to decreased spore production. EM fungi richness declined with increased fire severity and logging intensity. Both litter and humus layers and grass density appeared to affect sporocarp production with litter depth and EM fungi sporocarp abundance being negatively correlated. Sporocarps of EM fungi were scarce in *Pinus yunnanensis* stands dominated by the grass *Eupatorium adenophorum*.

Key Words : *Pinus yunnanensis* ; seasonal variation ; spatial distribution ; fungal succession

云南地域辽阔 地形、地貌复杂 土壤类型各异 热带、亚热带和温带的气候类型形成了独特立体多样化的生态环境 造就了丰富的植被类型和动植物资源。同时受到印度洋和太平洋两股暖湿气流的影响 雨量充沛 , 为各类真菌的生息繁衍提供了良好的条件。云南松 (*Pinus yunnanensis*) 是我国西南部尤其是云南省境内的重要建群树种 , 在滇中高原的山地分布极广 , 除云南的大部分地区外 , 在四川、贵州、广西和西藏也都有分布。其分布的范围在 23 ~ 29°N 97 ~ 106°37'E 之间 , 分布区呈不规则多角形^[1]。云南松垂直分布范围也较广 , 1000 ~ 3000 m) 皆有分布 , 其中以 1800 ~ 2200 m 范围内最为集中 林下外生菌根真菌种类繁多。这众多的真菌资源中蕴藏着丰富的食用菌 , 其中很大一部分为野生贸易类群 , 是云南各地农贸市场重要的农副产品 , 同时也是云南省自然资源出口创汇的重要商品之一。在林业和生态学方面 , 许多外生菌根真菌 , 如彩色豆马勃 (*Pisolithus tinctorius*)、点柄乳牛肝菌 (*Suillus granulatus*) 和红蜡蘑 (*Laccaria laccata*) 等能够扩大树木根部的吸收面积 , 提高对水分和矿物质的吸收 , 从而促进树木生长并提高其抗逆性 , 因而在植物引种驯化、菌根化育苗和逆境造林等方面发挥着重要的作用 , 是发展林业和维持生态平衡不可或缺的生态因子。

随着菌根学研究的不断深入 , 外生菌根真菌 (特别是造林用和食用类群) 越来越引起人们的关注 , 许多国家和地区对当地重要建群树种 (尤其是针叶树) 的外生菌根菌资源状况和生态分布进行了调查研究^[2~8] , 进而实施适当的保护与管理 , 实现资源合理、持续的开发利用^[9~13]。云南松作为我国西南重要的树种 , 对其林下外生菌根真菌只有一些零星的报道 , 尚未进行过生态方面的研究^[14~17]。近年来 , 随着社会对野生食用菌消费需求的日益增长 , 导致商业化采收规模急剧扩大 , 造成了其生存环境的破坏甚至丧失 , 从而使云南松林下外生菌根菌尤其是野生贸易类群的种类和产量呈逐年下降趋势 , 相关的研究与保护工作迫在眉睫。查清云南松林下外生菌根菌特别是具重要应用价值类群的资源现状和生态分布 , 并据此提出相应的保护与管理措施 , 以保持资源的再生能力 , 对云南野生食用菌资源的持续利用具有重要的意义。

1 研究方法

考察采用路线和定位调查相结合的方式 , 采集主要选择在每年 4 ~ 12 月份真菌子实体产生的季节对云南省内的昆明市、楚雄市、大理市、会泽县、武定县、双柏县、永仁县、永胜县、剑川县、宾川县、腾冲县、贡山县、兰

坪县、泸水县和维西县的主要云南松林分布区进行了踏查,以摸清不同生境下外生菌根菌的类群组成与生态分布。为弥补路线调查的遗漏,还定期对昆明周边的昆明植物园、黑龙潭、白邑和嵩明等地进行调查,以查明云南松林下外生菌根菌的季节性变化规律。外生菌根菌多通过子实体基部菌丝与云南松根部的连接来确认,对于无法找到连接的类群,则根据经验并参考有关文献予以确认。

野外采集调查过程中,详细记录云南松林的植被状况(林龄、林地郁闭度以及地表植被)、基本地形特征(海拔、坡向和坡度)、土壤条件(pH 值、地表腐殖质和枯枝落叶层)和人为干扰的强度(商业化采集、林木采伐、火烧和地表物清理等)。记录新鲜子实体的特征,然后将标本烘干,带回实验室进行显微特征的观察。最后查阅文献,综合进行分类鉴定。凭证标本均存放于中国科学院昆明植物研究所隐花植物标本馆(HKAS)。

2 结果

2000 年至 2005 年,调查了滇中及其附近云南松林下外生菌根菌的生态分布,共采集、鉴定标本 834 号,共计有外生菌根真菌 27 科 39 属 211 种(含变种、变型)。结果表明,红菇属(*Russula*)、牛肝菌属(*Boletus*)、乳菇属(*Lactarius*)、乳牛肝菌属(*Suillus*)、口蘑属(*Tricholoma*)、鸡油菌属(*Cantharellus*)和革菌属(*Thelephora*)等为云南松林下的主要外生菌根菌类群。它们的生长和分布具有季节性变化的规律,而物种多样性和子实体发生的频度、丰度则还与林内植被状况、地形特征、土壤条件和人为干扰等因素有着极其密切的关系。

2.1 云南松林下外生菌根真菌的季节性分布规律

云南松林下外生菌根真菌子实体的分化、发育主要受控于气温、降水和光照等因子,进而整体上表现出季节性变化的规律。由于各自生物学特性的差异,不同类群都具有相对应的发生期^[18]。对 2000 ~ 2005 年间采集的标本进行统计(图 1)表明,云南松林下的外生菌根菌最早发生在 4 月上旬,最初的种类仅限于松乳菇(*Lactarius deliciosus*)、红汁乳菇(*L. hatsudake*)和莲座革菌(*Thelephora vialis*)等,且产量极其有限。4 月中旬至 4 月下旬,随着气温的回升和零星的降雨,数量有所增加,但种类无多大变化。5 月上旬至 6 月上旬,少量的 *Boletus*、蜡蘑属(*Laccaria*)、*Russula* 和 *Suillus* 等属的真菌也开始出现,种类可达 16 种,约占总种数的 7.6%,比较常见的有:褐盖牛肝菌(*Boletus brunneissimus*)、美味牛肝菌(*B. edulis*)、华丽牛肝菌(*B. magnificus*)、华美牛肝菌(*B. speciosus*)、鸡油菌(*Cantharellus cibarius*)、*Laccaria laccata*、皱皮络丸菌(*Rhizopogon nigrescens*)、变绿红菇(*Russula virescens*)、松林乳牛肝菌(*Suillus pinetorum*)和皂味口蘑(*Tricholoma saponaceum*)等。6 月中旬至 7 月上旬,随着雨季的开始,外生菌根菌的种类和数量也逐渐开始增加,共统计有 17 科 22 属 63 种。除在数量上逐渐增多的上述种类外,地花菌属(*Albatrellus*)、鹅膏菌属(*Amanita*)、乳头菇属(*Catathelasma*)、色铆钉菇属

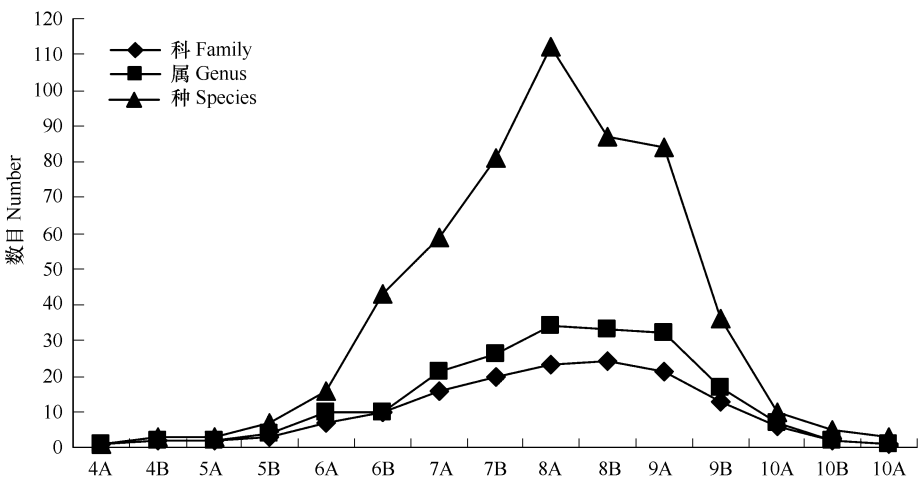


图 1 云南松林下外生菌根菌分布的季节性变化

Fig. 1 Seasonal variation of ectomycorrhizal fungi in *Pinus yunnanensis* forests

横坐标上的数字分别表示月份,字母中 A 表示本月的前半部分, B 表示本月的后半部分 Numbers under the abscissa mean the number of the month ; "A " and "B " mean the former half and latter half of a month respectively

(*Chroogomphus*)、丝盖伞属 (*Inocybe*)、钉菇属 (*Gomphus*)、蜡伞属 (*Hygrophorus*)、疣柄牛肝菌属 (*Leccinum*)、丛枝瑚菌属 (*Ramaria*)和 *Tricholoma* 等属的部分种类亦逐渐出现。7 月中旬至 8 月底,是云南松林下外生菌根菌的多发季节,雨季的来临和稳定于 20 ~ 30℃ 的气温,为大多数类群的发生提供了最为适宜的条件,共计有 23 科 34 属 112 种,种类占总种数的 53.08%,其中,红黄鹅膏 (*Amanita hemibapha*)、*Boletus edulis*、灰褐牛肝菌 (*B. griseus*)、*B. magnificus*、*B. speciosus*、*Cantharellus cibarius*、棱柄乳头菇 (*Catathelasma ventricosum*)、毛钉菇 (*Gomphus floccosus*、*Laccaria laccata*、*Lactarius deliciosus*、*L. hatsudake*、多汁乳菇 (*L. volemus*)、远东疣柄牛肝菌 (*Leccinum extremiorientale*)、淡红丛枝瑚菌 (*Ramaria hemirubella*)、蓝黄红菇 (*Russula cyanoxantha*)、鳞盖红菇 (*R. lepida*)、*R. virescens*、翘鳞肉齿菌 (*Sarcodon imbricatum*)、*Thelephora vialis*、油黄口蘑 (*Tricholoma flavovirens*)、棕褐口蘑 (*T. myomyces*)和 *T. saponaceum* 等类群在云南野生菌市场上频繁和大量出现。进入 9 月份,随着降雨量减少和温度的回落,云南松林下外生菌根菌的种类和数量也渐呈下降趋势,前半月统计有 21 科 32 属 84 种,后半月则降至 13 科 17 属 36 种。但是仍有部分类群保持着较高的产量,这些类群分布的周期长,在前几个月内亦有持续发生。主要为 *Catathelasma ventricosum*、*Boletus brunneissimus*、*B. edulis*、*B. speciosus*、*Cantharellus cibarius*、*Lactarius deliciosus*、*L. hatsudake*、*Russula virescens*、*Thelephora vialis* 和 *Tricholoma saponaceum* 等。9 月份凉爽的气候为 *Boletus edulis*、*Lactarius deliciosus*、玉蕈离褶伞 (*Lyophyllum shimeji*)和松口蘑 (*Tricholoma matsutake*)等大宗出口类群的发生提供了较为适宜的条件,所以此段时间是其大量上市的季节,同时也是云南野生贸易真菌出口的高峰期。进入 10 月份以后,除了 *Boletus edulis*、*Cantharellus cibarius*、*Catathelasma ventricosum*、*Lactarius deliciosus*、*L. hatsudake*、*Russula cyanoxantha*、*Thelephora vialis*、*Tricholoma matsutake*、*T. saponaceum* 和 *Tuber sinense* 等类群还有一定的产量外,大部分类群的发生基本结束,统计只有 7 科 9 属 14 种。至 12 月份除块菌 *Tuber* spp. 外,云南松林下几乎无其它类型外生菌根菌产出。块菌是一类生长和成熟都比较特殊的类群,其生长周期相对较长,7 月至 10 月份的高温、多雨季节是其生长的黄金时期,一直到 11 月份才逐渐开始成熟,在云南其最佳采收时间是 11 月低至 12 月低。

2.2 海拔对云南松林下外生菌根真菌分布的影响

地形特征中,海拔是影响云南松林下外生菌根菌分布的重要因子之一,这除了由于高度变动所引起的温度、降雨变化外,植被状况和土壤条件的相应改变也在很大程度上发挥着作用。对海拔 1500 ~ 2500 m 范围内所采标本进行的统计、比较结果表明,1500 ~ 1800 m 范围内,外生菌根菌种类单一,组成变化较小,类群数目维持在 8 科 10 属 18 种左右,以格纹鹅膏 (*Amanita fritillaria*)、*Boletus edulis*、*Laccaria laccata*、*Lactarius hatsudake*、*L. volemus*、*Pisolithus tinctorius*、*Russula virescens*、*Suillus granulatus*、褐环乳牛肝菌 (*S. luteus*)和无环乳牛肝菌 (*S. placidus*)等广布种为主。随着海拔的逐渐升高,种类数目也逐渐增加,至 1800 ~ 1900 m 范围时,可达 16 科 24 属 65 种,此后一直上升到 2350 m 左右,类群数目无多大波动,其中以 2000 ~ 2100 m 范围内分布的种类和数量最为繁多,*Albatrellus*、*Amanita*、*Boletus*、*Cantharellus*、*Gomphus*、*Laccaria*、*Lactarius*、*Leccinum*、粉末牛肝菌属 (*Pulveroboletus*)、*Ramaria*、*Russula*、*Suillus*、*Tricholoma* 和粉孢牛肝菌属 (*Tylopilus*)等常见属的主要种类大量分布,有 20 科 29 属 74 种。这可能与此海拔范围刚好处于暖温带与寒温带气候的交替地段有关。当海拔上升至 2400 米以上时,分布的种类大量减少,仅为 13 科 17 属 36 种 (图 2)。云南松外生菌根菌的绝大多数类群发生在特定的海拔范围,也有少数种类在 1500 ~ 2500 m 内始终出现,显示出了很强的适应能力,即:*Amanita fritillaria*、*Boletus edulis*、金黄牛肝菌 (*B. ornatis*)、*Cantharellus cibarius*、紫晶蜡蘑 (*Laccaria amethystina*)、*L. laccata*、*Lactarius deliciosus*、*L. hatsudake*、*Pisolithus tinctorius*、*Russula cyanoxantha*、橘色硬皮马勃 (*Scleroderma citrinum*)、*Suillus granulatus*、*S. luteus*、*S. placidus*、*S. pinetorum*、中华块菌 (*Tuber sinense*)和类铅紫粉孢牛肝菌 (*Tylopilus plumbeoviolaceus*)等。云南松林下外生菌根菌分布的海拔变化规律从侧面反应了其分布的温带特征。

此外,坡度、坡向也会对云南松林下外生菌根菌的分布发生影响。一般情况下,缓坡比陡坡出现的类群要多些,山的中、下部分布的种类常多于顶部。湿度较大时,阳坡的类群常多于阴坡,这说明温度与湿度同是子

实体发生不可或缺因子。调查结果也表明 ,连续的降雨或持续的高温都不利于子实体的发生 ,而充足的降雨后 ,短期 (3 ~ 5d)的高温是云南松林下外生菌根菌大量产生的必要条件。

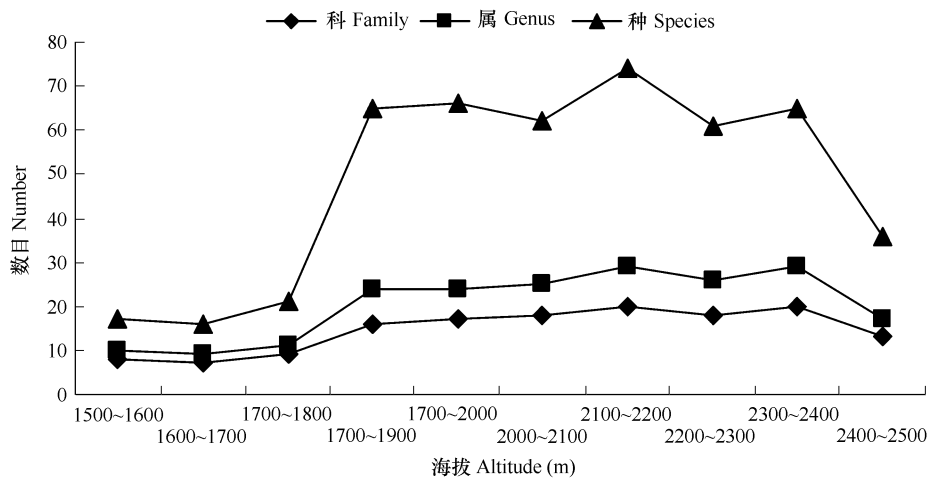


图2 云南松林下外生菌根菌分布的海拔变化

Fig. 2 The influence of altitude on the distribution of ectomycorrhizal fungi in *Pinus yunnanensis* forests

2.3 土壤条件对云南松林下外生菌根真菌分布的影响

不同类群因生物学特性的差异 ,对土壤条件的要求会有所不同 ,因此 ,特定的外生菌根菌要发生在特定的土壤条件下。在相对干旱、土壤贫瘠和缺少腐殖质及枯枝落叶层的云南松林中 ,外生菌根菌的种类和数量十分有限 ,主要是一些对环境适应性较强的类群 ,如 :*Laccaria laccata*、*Pisolithus tinctorius*、浅黄根须腹菌 (*Rhizopogon luteolus*)、*R. nigrescens*、*Scleroderma citrinum*、乳牛肝菌 (*Suillus bovinus*)、*S. granulatus*、*S. luteus* 和 *S. placidus* 等 ,这些类群多为发生在植被演替初期阶段的早期真菌 (Early stage fungi) 或先锋真菌 (Pioneer fungi) ,而干旱、贫瘠和缺少枯枝落叶层正是此阶段植被下土壤的典型特征。*Amanita*、*Boletus*、*Cantharellus*、*Gomphus*、*Lactarius*、*Ramaria*、*Russula*、*Tricholoma* 和 *Tylopilus* 等属的大部分类群则更喜好空气湿润 ,土壤透气性好 ,具腐殖质和枯枝落叶层的条件 ,这些菌根菌多为发生在植被演替中、后期阶段的后期真菌 (Later stage fungi) 。与其他地区调查的结果一致 ,地表过多有机物质的积累会减少云南松林下某些外生菌根菌的发生 ,如 *Tricholoma matsutake* 和 *Thelephora vialis* ,这可能与不同时期的真菌对有机质中氮源利用能力的差异有关^[19]。

有关的研究也表明 ,林中地表腐殖质和枯枝落叶层的多少直接影响着菌根菌的组成 ;其中腐殖质是外生菌根生存的重要基质 ,而在旱期 ,枯枝落叶则因其较好的保湿性 ,对外生菌根起着更为关键的支持和保护作用^[20]。但是过多的地表有机层意味着土壤中氮源的增加 ,而过多的氮源则被认为能够抑制外生菌根菌菌丝的生长 ,降低其对宿主营养根的感染率 ,使地上子实体的多样性和产量有所减少^[21-22]。同时 ,荷兰的研究也表明 ,地表过多有机质的清理能够增加外生菌根菌子实体和菌根的种类和数量^[22]。

2.4 林龄对云南松林下外生菌根真菌分布的影响

外生菌根菌为林木提供其生长所必须的矿质元素 ,同时通过树木根部获得子实体发生所需光合作用产物 ,特别是在植被演替的早期阶段 ,地表尚无枯枝落叶的积累 ,土壤中有机质含量有限 ,外生菌根菌所需碳源等主要来自宿主的光合作用。因此 ,共生植被的状况对其林下外生菌根菌的生存起着决定性作用^[23]。

林龄是植被状况中影响外生菌根菌种类和组成的重要因子。调查结果表明 ,云南松林下外生菌根菌随着林龄的增加而呈现由少到多、由简单向复杂的演替规律 (图 3) ,至一定阶段则开始向相反的方向发展。5a 以下的云南松幼林中 ,外生菌根菌种类单一 ,且数量较少 ,主要为 *Laccaria laccata*、*Pisolithus tinctorius*、*Suillus bovinus* 和 *S. granulatus* 等 ,5 ~ 10a 云南松林下 ,除了以上类群外 ,开始出现厚鳞条孢牛肝菌 *Boletellus ananus*、

Laccaria amethystina、红榛色蜡蘑 (*L. vinaceovellanea*)、光硬皮马勃 (*Scleroderma cepa*)、*S. citrinum*、*Suillus luteus*、*S. pinetorum*、*S. placidus* 和 *Thelephora vialis* 等类群。这些类群因常发生于植被演替的早期阶段,故被称为早期真菌或先锋真菌^[24]。10a 以上的云南松林,随着林龄和林地郁闭度的增加以及地表枯枝落叶层的积累,外生菌根菌的种类和数量呈上升趋势。据统计,10~15a 生云南松林下,种类可达 15 科 18 属 42 种;15~20a 则升至 17 科 23 属 67 种;处于 20~25 年生长阶段的云南松林, *Albatrellus*、*Amanita*、*Boletus*、*Cantharellus*、*Gomphus*、*Lactarius*、*Leccinum*、*Ramaria*、*Russula*、*Suillus*、*Tricholoma* 和 *Tylopilus* 等属真菌大量涌现,类群逐渐趋于复杂,种类和数量也最为繁多,共计有 16 科 23 属 75 种,种类约为总种数的 35.55%。25a 以上的云南松林,随着林木进入成熟阶段,林地状况发生了较大的改变(如:郁闭度的进一步增加,地表腐殖质和枯枝落叶层的形成以及地表植被的产生),其外生菌根菌种类反而有所减少,但在科和属的层面上仍然保持较高的水平。外生菌根菌随着共生宿主林龄的增加而逐渐增多,至一定阶段又逐渐减少的现象可能与林木光合作用、根部分泌物、林地气候条件以及土壤环境(氮源、碳源以及 pH 值和微生物群落等)的逐渐改变有关^[25]。

此外,地表草本植被同样会影响林下外生菌根菌子实体的产生,在荷兰苏格兰松的林地表面,被一种叫 *Deschampsia flexuosa* 的杂草所大量覆盖,其林下菌根菌的子实体则很少产生,二者的分布似乎呈负相关性;但地下菌根的种类和数量却未受到明显的影响^[26]。在云南松林下,过多的地表草本植被同样会抑制菌根菌子实体的发生,尤其是在紫茎泽兰 (*Eupatorium adenophorum*) 下,几乎看不到任何菌根菌的踪迹。

2.5 人为干扰对云南松林下外生菌根真菌分布的影响

人为干扰包括商业化采集、林木采伐、地表物清理、林火以及林地踩踏等。多数研究认为,林木采伐和火烧的强度与林下外生菌根菌的多样性成负相关性^[27],局部限量择伐和低强度的林火(未破坏林木,地面植被和枯枝落叶层只受到轻微破坏)不会对其种群产生明显的影响^[24,28];但“剃头式”的采伐方式和高强度的林火,则会导致其种类和数量的明显减少^[29,30],这可能与砍伐和林火所引起的植被状况、土壤生化特性以及局部微生物环境的改变有关,而部分类群种源(孢子、菌丝、菌根和菌核)的减少或丧失也是主要原因之一^[30]。对于地表物清理的研究则表明,适当的清理会导致林地碳、氮源和矿质元素的减少,使树根的生长从地表腐殖层转向更深的矿质土层,从而使该层中根的长度和菌根数目增加,促进地下菌丝体及菌根的发展,进而可以增加外生菌根菌子实体和菌根的种类和数量^[21,26]。而对于具重要经济价值的类群,如松茸群“*Matsutake-group*”、块菌 *Tuber* spp. 和 *Cantharellus cibarius* 等,大规模的商业化采集以及由此所引起的生境破坏和种源的减少则是导致其产量剧烈下降的根本原因^[12,17,31~33]。

人为干扰的诸多因素中,影响着云南松林下外生菌根菌分布的主要为商业化采集、植被破坏和林地踩踏。特别是对于那些野生食用类群,由于其较高的经济价值,近年来呈“掠夺”开发趋势,生存状况已受到不同程度的威胁^[34]。最新的研究,已将其中的 32 种大宗出口或为当地群众所喜爱的野生食用菌划为濒危物种,另有 54 种经济价值相对偏低的类群划为易危种^[17]。为了能够从整体上认识人为干扰对云南松林下外生菌根菌的影响,选取昆明附近(黑龙潭、白邑、阿子营和嵩明)、武定附近(狮子山和长冲山)和楚雄附近(紫溪山和双柏)3 处所采集标本进行科、属、种数目的比较;根据人为采集、植被破坏和林地踩踏情况,这 3 处分别代表着重度人为干扰(大规模采集、植被破坏严重、人畜活动频繁)、中度人为干扰(小规模采集、植被无或轻度破坏、人畜活动较少)和轻度人为干扰(零星采集、植被无破坏、少或无人畜活动)。统计结果表明,3 处中代表“中度人为干扰”的武定附近具有最高的物种多样性,为 18 科 25 属 69 种;而代表“轻度人为干扰”的楚雄附近同样拥有较高的科(17)属(23)和种(65)的数目;与前二者比较,受到“重度人为干扰”的昆明附近,云南松

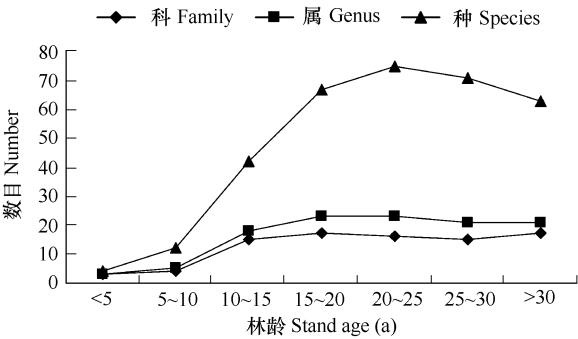


图3 云南松林龄对其外生菌根菌分布的影响
Fig. 3 The influence of stand age on the distribution of ectomycorrhizal fungi in *Pinus yunnanensis* forests

林下外生菌根菌的类群则明显偏低,仅为 12 科 16 属 47 种(图 4)。结果与有关真菌学者的报道相一致,与生态学中著名的“干扰假说”不谋而合。即干扰对于资源水平和环境异质性的影响是非线性的,一定低水平的干扰会增加物种的多样性,但超过某一点后,干扰就降低物种多样性,人类是干扰的主题^[5]。

3 结论与建议

3.1 云南松林下外生菌根真菌的时空分布特点,是气候、地形、土壤、植被和人为干扰等多方面因素综合作用的结果,是云南松与其共生真菌协同演化所必然会形成的格局。正是云南复杂的地形地貌、立体多样的气候环境、丰富的土壤条件和多变的植被类型,造就了云南松林下如此丰富的外生菌根真菌资源。这其中蕴藏着丰富的野生食用菌,为云南各族人民提供了美味的食物来源,也给许多山区农民带来了可观的经济收入,同时,因不同真菌生物学特性的差异,丰富的真菌多样性意味着复杂的功能多样性,也就意味着共生宿主(云南松)在水分吸收、营养利用和抗逆功能等的增加,进而可以促进松林的生长和提高其抗逆性,对我国西南特别是云南整个生态系统的稳定与发展产生重要的影响。

3.2 发生在幼林阶段的早期真菌,具有较强的生态适应性,能够在较为干旱的气候和贫瘠的土壤条件下生存,因而比其他土壤微生物和后期真菌更具竞争优势,能够与多种宿主形成共生关系。同时,多样的扩散策略(可通过萌发的孢子、断裂的菌丝、菌核以及菌根来感染新生营养根)又使其得以广泛传播^[36],在全球的松、栎林中皆有分布。所以早期真菌在造林接种用菌剂的制作中,是首先和重点考虑的对象。在我国西南分布着大量受破坏的荒山、荒地以及干旱、盐碱等逆境条件的土地,根据“适地适树”,“适树适菌”的原则,应用菌根技术进行人工造林对我国西部生态系统的稳定与发展具有重要的意义。此外,在菌根性食用菌的人工栽培方面,选择早期或中早期真菌,也将会大大缩短生产周期。

3.3 云南松林下野生食用菌资源丰富,其中许多类群具有较高的经济价值,如松茸、块菌 *Tuber* spp.、美味牛肝菌和鸡油菌等,而大规模的商业化采集和生态环境的破坏,使其生存受到不同程度的威胁,产量已呈剧烈下降趋势。在目前人工栽培难以取得突破性进展的情况下^[32],可重点选取某些类群,在详尽的生态学调查基础上,根据对植被、气候以及土壤的不同需求,对其发生林地实施相应的管护措施,人为影响或改变林地生态系统的自然演替,以保持资源再生能力,实现持续利用^[17,37~40]。例如松茸,目前在日本、美国和韩国就有许多管理措施被采用,如清理地表过多的腐殖质和枯枝落叶层,防止林地土壤有机质过度富集;清除过多的地表杂草,对其灌木层和乔木层非松茸共生树种进行调整(包括齐根伐取、中截、打顶和枝条修剪等),以调节林地郁闭度和地面温度;对共生树种则采取择伐和人工种植相结合的方式,使其保持在一定的密度和年龄阶段,从而达到稳定或增产的目的^[17,33]。

3.4 本研究仅局限于云南松林下能够产生子实体的菌根菌类群,无法说明林下所有外生菌根菌类群的分布情况,因为尚有更多的类群并不产生子实体,如土生空团菌(*Cenococcum geophilum*)^[41]。据有关调查,林下产生子实体的类群只占到全部外生菌根菌的 20%~30%。在日本富士山对 *Suillus grevillei* 地下群落进行的研究表明,其子实体下狭窄的区域内竟存在着 30 多种外生菌根菌^[42]。在 Riddarhyttan,丝膜菌属(*Cortinarius*)分布有 25 种,是分布区内最为丰富的类群(占全部菌根菌子实体产量的 42.3%),然而地下菌根的检测表明,该属菌根所占比例仅为总菌根数的 1.6%^[43]。这说明,对外生菌根真菌来讲,地上部分与地下部分的种群和分布等差异甚大,更为复杂的类群与生态分布发生在地下土壤中,这也是当今外生菌根真菌生态学研究的热点和进一步工作的重点。

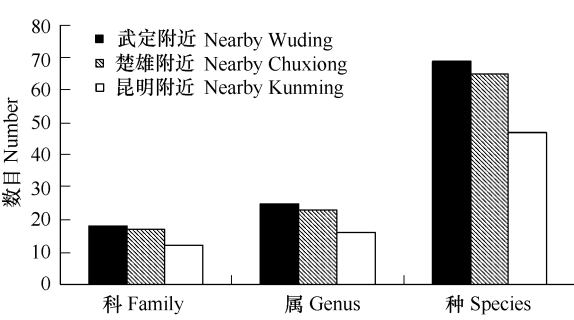


图 4 人为干扰对云南松林下外生菌根菌分布的影响
Fig. 4 The influence of human disturbance on the distribution of ectomycorrhizal fungi in *Pinus yunnanensis* forest (The letters under the abscissa indicates as above)

References :

- [1] Wu C Y. The vegetation of Yunnan. Beijing : Science Press , 1987. 417 — 419.
- [2] Chou C M. Mycorrhizal fungi of *Pinus radiata* in New Zealand. Soil Biology and Biochemistry , 1979 , 11 : 557 — 562.
- [3] Chou C M , Grace L J. Mycorrhizal fungi of *Pseudotsuga menziesii* in the North Island of New Zealand. Soil Biology and Biochemistry , 1981 , 13 : 247 — 249.
- [4] Chou C M , Grace L J. Mycorrhizal fungi of *Eucalyptus* in the North Island of New Zealand. Soil Biology and Biochemistry , 1982 , 14 : 133 — 137.
- [5] Chou C M , Grace L J. Mycorrhizal fungi of radiata pine in different forests of the North and South Island in New Zealand. Soil Biology and Biochemistry , 1988 , 20 : 883 — 886.
- [6] Pera J , Alvarez I F. Ectomycorrhizal fungi of *Pinus pinaster*. Mycorrhiza , 1995 , 5 : 193 — 200.
- [7] Rincón A , Alvarez I F , Pera J. Ectomycorrhizal fungi of *Pinus pinea* L. in northeastern Spain. Mycorrhiza , 1999 , 8 : 271 — 276.
- [8] Valentine L L , Fiedler T L , Hart A N , *et al.* Diversity of ectomycorrhizas associated with *Quercus garryana* in southern Oregon. Canadian Journal of Botany , 2004 , 82 : 123 — 135.
- [9] Arnolds E , Vries B D. Conservation of fungi in Europe. In : Pegler D N , Boddy I , Ing B , Kirk P M eds. Fungi of Europe : Investigation , Recording and Conservation. Kew : Royal Botanic Gardens , 1993. 211 — 230.
- [10] Arnolds E. Conservation and management of natural populations of edible fungi. Canadian Journal of Botany , 1995 , 73 (Suppl. 1) : 987 — 998.
- [11] Moore D , Nauta M M , Evans S E , *et al.* Fungal Conservation : Issues and Solutions. London : Cambridge University Press , 2001.
- [12] Pilz D , Molina R. Commercial harvests of edible mushrooms from the forests of the Pacific Northwest United States : issue , management , and monitoring for sustainability. Forest Ecology and Management , 2002 , 155 : 3 — 16.
- [13] Wiensczyk A M , Gamiet S , Durall D M , *et al.* Ectomycorrhizae and forestry in British Columbia : a summary of current research and conservation strategies. British Columbia Journal of Ecosystems and Management , 2002 , 1 : 1 — 20.
- [14] Zang M , Chen K K. Ectomycorrhizal fungi associated with alpine conifers from Southwestern China. Acta Mycologica Sinica , 1990 , 9 : 128 — 136.
- [15] He S C , Lian B , Zhang L. Ectomycorrhizal fungi associated with forest trees in Guizhou Province , China. In : Brundett M , Dell B , Malajczuk N , *et al.* eds. Mycorrhizas for Plantation Forestry in Asia. Canberra : Arawang Information Bureau Pty Ltd , 1994. 21 — 31.
- [16] Hua X M , Jiang C Q , Liu G L. Floristic survey of ectomycorrhizal fungi for the southern pine in China. Journal of Nanjing Forestry University , 1995 , 19 (3) : 29 — 36.
- [17] Yu F Q , Liu P G. Species diversity of wild edible mushrooms from *Pinus yunnanensis* forests and conservation strategies. Biodiversity Science , 2005 , 13 : 58 — 69.
- [18] Park H , Kim K S , Koo C D. Effects of climatic condition in September on pine-mushroom (*Tricholoma matsutake*) yield and a method for overcoming the limiting factors in Korea. The Journal of Korean Forestry Society , 1995 , 84 : 479 — 488.
- [19] Goodman D M , Trofymow J A. Distribution of ectomycorrhizas in micro-habitats in mature and old-growth stands of Douglas-fir on southeastern Vancouver Island. Soil Biology and Biochemistry , 1998 , 30 (14) : 2127 — 2138.
- [20] Harvey A E , Jurgensen M F , Larsen M J. Seasonal distribution of ectomycorrhizae in a mature Douglas-fir/Larch forest soil in Western Montana. Forest Science , 1978 , 24 : 203 — 208.
- [21] Jonsson L , Anders D , Tor-Erik B. 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.
- [22] Smit E , Veenman C , Baar J. Molecular analysis of ectomycorrhizal basidiomycetes communities in a *Pinus sylvestris* L. stand reveals long-term increased diversity after removal of litter and humus layers. FEMS Microbiology Ecology , 2003 , 45 : 49 — 57.
- [23] Nara K , Nakaya H , Hogetsu T. Ectomycorrhizal sporocarp succession and production during early primary succession on Mount Fuji. New Phytologist , 2003 , 158 : 193 — 206.
- [24] Jumpponen A , Trappe J M , Czares E. Ectomycorrhizal fungi in Lyman Lake Basin : a comparison between primary and secondary successional sites. Mycologia , 1999 , 91 (4) : 575 — 582.
- [25] Jumpponen A , Trappe J M , Czares E. Occurrence of ectomycorrhizal fungi on the forefront of retreating Lyman Glacier (Washington , USA) in relation to time since deglaciation. Mycorrhiza , 2002 , 12 : 43 — 49.
- [26] Barr J , Braak C J F. Ectomycorrhizal sporocarp occurrence as affected by manipulation of litter and humus layers in Scots pine stands of different age. Applied Soil Ecology , 1996 , 4 : 61 — 73.
- [27] Dahlberg A , Schimmel J , Taylor A F S , *et al.* Post-fire legacy of ectomycorrhizal fungal communities in the Swedish boreal forest in relation to fire severity and logging intensity. Biological Conservation , 2001 , 100 : 151 — 161.

[28] Kranabetter J M ,Kroeger P. Ectomycorrhizal mushroom response to partial cutting in a western hemlock-western redcedar forest. Canadian Journal of Forest Research ,2001 ,31 :978 — 987.

[29] Kristin B B ,Parker V T ,Vogler D R ,et al. The influence of clear-cutting on ectomycorrhizal fungus diversity in a lodgepole pine (*Pinus contorta*) stand ,Yellowstone national park ,Wyoming ,and Gallatin national forest ,Montana. Canadian Journal of Botany ,2000 ,78 :149 — 156.

[30] Jones M D ,Durall D M ,Cairney J W G. Ectomycorrhizal fungal communities in young forest stands regenerating after clearcut logging. New Phytologist ,2003 ,157 :399 — 422.

[31] Wang Y ,Hall I R ,Evans L A. Ectomycorrhizal fungi with edible fruiting bodies I. *Tricholoma matsutake* and related fungi. Economic Botany ,1997 ,51 :311 — 327.

[32] Wang Y ,Ian R H. Edible ectomycorrhizal mushrooms : challenges and achievements. Canadian Journal of Botany ,2004 ,82 :1063 — 1073.

[33] Zhong S C. Proper harvest critical to sustainable American matsutake industry. In :Proceeding of the Forum on Development of Matsutake Industry. Shangri-la ,2004. 32 — 38.

[34] Liu P G ,Yuan M S ,Wang X H ,et al. Notes on the resources of matsutake group and their reasonable utilization as well as effective conservation in China. Journal of National Resources ,1999 ,14 :245 — 252.

[35] Tolgor ,Li Yu. Fungal community diversity in Daqinggou Nature Reserve. Acta Ecologica Sinica ,2000 ,20 (6) :986 — 991.

[36] Ingleby K ,Munro R C ,Noor M ,Mason P A et al. Ectomycorrhizal populations and growth of *Shorea parvifolia* (Dipterocarpaceae) seedlings regenerating under three different forest canopies following logging. Forest Ecology and Management ,1998 ,111 :171 — 179.

[37] Koo C D ,Kim J S ,Park J I ,et al. Spatiotemporal change in ectomycorrhizal structure between *Tricholoma matsutake* and *Pinus densiflora* symbiosis. Journal of Korean Forestry Society ,2000 ,89 (3) :389 — 396.

[38] Koo C D ,Kim J S ,Sang H L ,et al. Spatio-temporal soil water changes in fairy-ring colony of *Tricholoma matsutake*. Journal of Korean Forestry Society ,2003 ,92 (6) :632 — 641.

[39] Kranabetter J M ,Trowbridge R ,Macadam A ,et al. Ecological descriptions of pine mushroom (*Tricholoma magnivelare*) habitat and estimates of its extent in northwestern British Columbia. Forest Ecology and Management ,2002 ,158 :249 — 261.

[40] Pilz D ,Norvell L ,Danell E ,et al. Ecology and Management of Commercially Harvested Chanterelle Mushrooms. Portland :U. S. Department of Agriculture ,Forest Service ,Pacific Northwest Research Station ,2003.

[41] Dahlberg A. Community ecology of ectomycorrhizal fungi : an advancing interdisciplinary field. New Phytologist ,2001 ,150 :555 — 562.

[42] Zhou Z H ,Hogetsu T. Subterranean community structure of ectomycorrhizal fungi under *Suillus grevillei* sporocarp in a *Larix kaempferi* forest. New Phytologist ,2002 ,154 :529 — 539.

[43] Gardes M ,Bruns T D. Community structure of ectomycorrhizal fungi in a *Pinus muricata* forest :above- and below-ground views. Canadian Journal of Botany ,1996 ,74 :1572 — 1583.

参考文献：

[1] 吴征镒. 云南植被. 北京 :科学出版社 ,1987. 417 ~ 419.

[16] 花晓梅 ,姜春前 ,刘国龙. 我国南方松外生菌根资源调查. 南京林业大学学报 ,1995 ,19 (3) :29 ~ 36.

[17] 于富强 ,刘培贵. 云南松林野生食用菌物种多样性及保护对策. 生物多样性 ,2005 ,13 :58 ~ 69.

[34] 刘培贵 ,袁明生 ,王向华 ,等. 松茸群生物资源及其合理利用与有效保护. 自然资源学报 ,1999 ,14 :245 ~ 252.

[35] 图力古尔 ,李玉. 大青山自然保护区真菌群落多样性. 生态学报 ,2000 ,20 (6) :986 ~ 991.