

Research Progress and Application Prospect of Ectomycorrhizal Fungi of Forest

Zhenming Zhang¹, Jiachun Zhang², Yingying Liu¹, Hongzao He^{1*}

¹Institute of Biology, Guizhou Academy of Sciences, Guiyang Guizhou

²Guizhou Botanical Garden, Guiyang Guizhou

Email: zhang6653579@163.com, 195475891@qq.com

Received: Oct. 5th, 2015; accepted: Oct. 19th, 2015; published: Oct. 26th, 2015

Copyright © 2015 by authors and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

Abstract

The theory of Mycorrhizology is changing for the better day by day, which has caused wide attention of scholars in the world. The research on the application technology of mycorrhizal is gradually developed, and a lot of literatures show that the application prospect of mycorrhizal research in the development of agriculture and forestry is wide. In particular, the function that promotes growth and development for forest is not substituted. And that the research status of Ectomycorrhizal fungi in China is comprehensive introduced in this paper. And the research progress of mycorrhizal nutrition, mycorrhizal ecology and environmental ecological benefits and Application Technology and so on was comprehensively discussed. At the same time, the main problems existing in our country's about mycorrhizal research and application etc. were analyzed. The study of focus and trends in the future was prospected, in order to provide the objective and thinking of the next step development of the mycorrhiza in Forest Research for our country.

Keywords

Ectomycorrhizal Fungi, Forest, Research Status, Application Prospect

林木外生菌根菌研究进展及应用前景

张珍明¹, 张家春², 刘盈盈¹, 贺红早^{1*}

¹贵州省生物研究所, 贵州 贵阳

²贵州省植物园, 贵州 贵阳

*通讯作者。

Email: zhang6653579@163.com, *195475891@qq.com

收稿日期: 2015年10月5日; 录用日期: 2015年10月19日; 发布日期: 2015年10月26日

摘 要

菌根学理论研究日新月异, 已引起世界各国学者的广泛关注。菌根化应用技术研究逐渐发展, 大量文献表明: 菌根研究在农、林生产上的具有广泛的应用前景, 尤其促进林木生长发育具有不可替代的作用, 为此, 本文在较为全面的介绍了我国外生菌根真菌资源研究状况, 并从菌根营养学、菌根生态学与环境生态效益, 以及应用技术等方面的研究进展进行综合论述, 同时探讨了我国菌根研究与应用等方面存在的主要问题, 并展望今后的研究的热点与趋势, 以期为我国菌根学在林木研究提供下一步发展的目标和思路。

关键词

外生菌根真菌, 林木, 研究现状, 应用前景

1. 引言

菌根是广泛存在于自然界中的一种植物与菌根真菌的共生体, 根据形态和解剖学特征, 可分为外生菌根、内生菌根和内外生菌根三种。菌根概念是 Frank 首次提出以来, 菌根和菌根真菌的研究已经经历很长的时间[1]。随着研究人员对菌根真菌的深入研究, 对菌根研究已引起了世界的关注, 特别是近年来的研究。鉴于其在生态系统中的重要作用, 植物生理学、个体、种群、群落和生态系统与菌根紧密结合的研究在世界上越来越重视。目前, 菌根真菌对植物营养物质的吸收、植物的抗旱性、耐湿性、耐盐性、抗逆性等方面的研究已得到国际上的广泛认可[2] [3]。以此同时, 我国菌根学研究的发展速度也很快, 新的研究成果不断涌现, 及时的对其进行总结分析, 掌握我国菌根学的优势与不足, 有利于了解该领域的进展情况。大量研究表明, 林木的生长发育必须依赖于自然状态的外部生存的存在菌根菌[4]。本文简要论述了外生菌根真菌的资源研究现状、生态效应、影响因子以及应用技术方面的研究进展, 以期为我国菌根学在植物学研究方面, 提供下一步发展的目标和新思路。

2. 我国外生菌根学研究现状

我国菌根学研究的发展速度很快, 新兴的研究成果不断涌现, 为了及时掌握我国菌根学的优势与不足的。本文是通过中国知网数据库, 以“外生菌根”为主题词进行了检索至 2014 年 12 月去除一些非相关文献, 共检索出 359 篇中文目标文献; 同时通过 Web of Science (<http://wos.isiglobalnet.com>)数据库, 以“Ectomy-corrhizal fungi”为主题词进行了检索, 去除少数以国外第 1 署名单位和以国外通讯作者发表的文献, 检索出我国科研人员 2005~2014 年期间在 SCI 刊物上发表的外文文献 195 篇。对上述 554 篇文章进行了归纳分析, 较为全面地了解近期国内有关外生菌根的研究现状和研究成果。

从图 1 可知, 我国菌根学研究在 2005~2014 年期间取得了显著的成果, 发表了数量众多的研究论文, 总体趋势上随着年数的增加刊载外生菌根学的数量不断增加, 其中以英文形式发表的文献增长速度较快, 尤其是近五年增长速度较明显, 而中文形式发表的数量增加较缓慢, 但自 2009 年以后发表的文章数量明显多于 2009 年以前。2010 年~2014 年期间, 我国外生菌根菌研究相关文献每年发表的数量平均在 55 篇左右, 整体趋势较稳定。

由图 2 可知, 从事外生菌根学研究的单位不断增多, 表明当前我国外生菌根学研究不断发展, 以此同

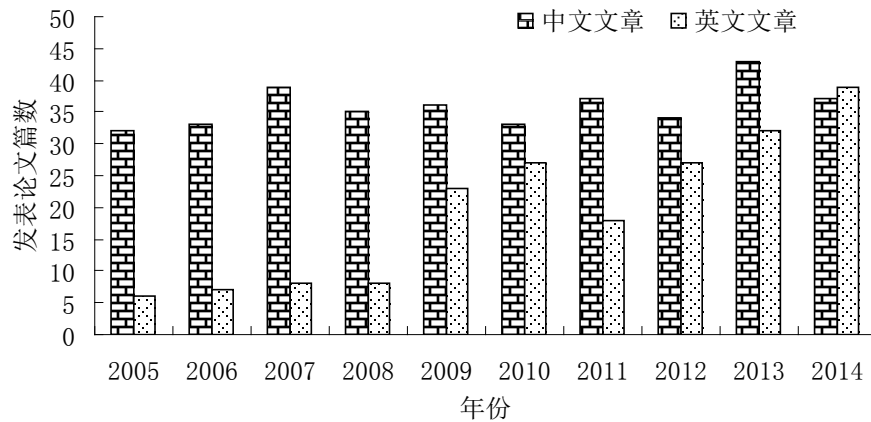


Figure 1. Statistics of the research papers published by Chinese scholars in 2005-2014

图 1. 2005~2014 年我国学者发表的有关外生菌根研究论文统计

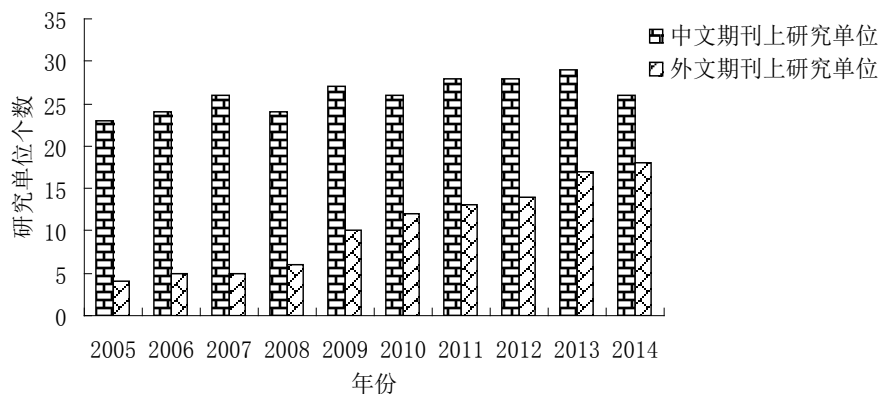


Figure 2. The statistical study of the study unit of the 10 years in the past years

图 2. 近 10 年有关外生菌根研究单位统计

时在预期将出现更多的研究成果。同时，也为我国菌根学的深入研究与发展做好了前期准备。但是，我们也要看到，我国外菌根学研究尚待进一步深入，SCI 刊物发表的文章中的研究单位相对较少，SCI 占全部文献的比例较低，高水平的研究论文尚待进一步增加。在所有个研究单位中，大部分单位为应用型研究单位，叶表明我国外生菌根学的应用领域发展迅速。

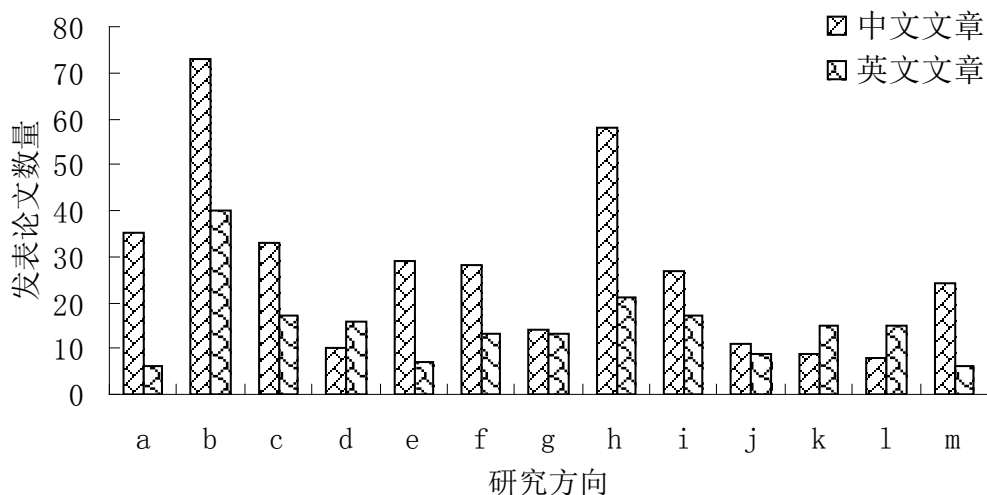
2.1. 近期我国外生菌根方面的主要研究方向

对我国近十年的外生菌根真菌研究论文进一步分析，可得相关领域研究方向如图 3，可知我国外生菌根真菌的研究面比较广，但理论基础和深度不够，涉及高科技和应用方面的研究较少。总体上来看，英文文章中菌根研究方向相对均匀和集中，中文文章的研究方向差异显著，其中外生菌根在造林方面的研究最多，外生菌根的生态效应第二，菌根在环境污染修复与治理封面的研究论文最少。不太研究方向中，在针对外生菌根真菌资源分类与调查、外生菌根鉴定、菌根生理效应等方面的文章占大多数。而在应用类相关文献中，林业造林育苗方面的文献占绝大多数；仅有极少数的文章涉及环境生物修复、生态系统效应等领域。

2.2. 我国外生菌根主要研究成果

2.2.1. 林木外生菌根菌资源调查与分类研究

近年来，国际菌根研究一直是个热点方向，美国、法国、加拿大、德国、澳大利亚、日本等一些发达国家都曾对外生菌根真菌资源开展了大量调查，菌根的调查研究的已经从对它们的形态、解剖研究，并



备注: a: 资源调查与分类; b: 外生菌根在造林方面的研究; c: 菌根合成; d: 外生菌根提高耐性; e: 外生菌根分离与提纯; f: 环境因素对外生菌根生长的作用; g: 菌种的耐逆作用; h: 外生菌根的生态效应; i: 实用菌的生产与开发; j: 菌根代谢效应研究; k: 菌根在环境污染修复与治理; l: 菌根生理与解剖; m: 综述与图书封面的文章

Figure 3. Statistical analysis of the research directions of Chinese scholars from the years of 2005-2014

图 3. 2005~2014 年我国学者外生菌根研究方向统计

逐渐发展到应用分子生物学的技术对其基因片段进行分析、鉴定,可见对菌根资源的调查研究仍有重要地位,相关研究表明,在北美洲与树木共生的外生菌根真菌估计有 2400 种,在澳大利亚可能就有几千种外生菌根真菌,而大约只有 650 种外生菌根真菌被命名。Miller [5]统计国外已知有 34 个科共 90 个属的真菌可与多个树种形成外生菌根。Julich [6]报道了印度尼西亚龙脑香科树种的外生菌根真菌 60 余种。Locelyn [7]报道了菲律宾龙脑香科树种的外生菌根真菌为 11 科 32 种。近年来,我国对外生菌根资源也开展了广泛的研究,钱晓鸣、张艳辉等[8]对福建省武夷山自然保护区南方铁杉外生菌根进行了分类研究,初步分出 123 种不同的外生菌根类型,其中已鉴定到属或种的有 13 种。柯丽霞等[9]对黄山地区松树林下外生菌根菌资源及生态分布进行了调查,鉴定出外生菌根菌 43 种,隶属于 10 科 17 属。李海波等[10]对浙江丽水地区外生菌根资源进行调查,发现外生菌根真菌 38 种。姚庆智[11]调查了内蒙古大青山地区 7 种林型下外生菌根子实体的情况,获得了该地区不同林型内与主要树种形成外生菌根的菌根真菌资料。孟繁荣等[12]对长白山、小兴安岭、大兴安岭林区针叶林下的外生菌根真菌及生态分布进行了调查,共计 19 科 43 属 163 种外生菌根真菌,发现其种群组成和分布的多度与林木的组成土壤和地形条件如海拔高度坡向和坡度等关系密切。朱天辉[13]报道了四川与桉树共生的外生菌根真菌共 17 种,隶属 9 科 11 属,其中钟形斑褶菇为国内外在桉树林中首次报道。吴重华[14]调查了长白山自然保护区外生菌根,共获得外生菌根真菌 28 种,隶属 6 科 18 属。

2.2.2. 利用外生菌根技术促进植树造林方面研究

外生菌根真菌是林木生长中的重要成分,对于树种或者苗木具有很强的生态效应,尤其在苗木的生长和发育中具有很大的促进作用,可以增强树木抗旱、抗病、抗盐和抗重金属等方面的能力。其菌套和外延菌丝具有扩大乔灌木植物根系吸收养分,促进植物生长[15],改善寄主植物的根际环境,增强树木抗旱、抗病、抗盐和抗重金属等能力[16]-[18]。在环境污染治理方面,常发现抗(耐)重金属的外生菌根真菌,它们侵染寄主植物后,可促进树木幼苗的成活与生长[19]。

(1) 对林木生长的影响

外生菌根能够提高幼苗成活率、促进苗木的生长。菌根体系所具有的菌丝体系,促进了宿主植物根系对水分、养分的吸收和传输[20],特别是对土壤中氮、磷、钾的代谢利用。外生菌根真菌还可以刺激宿主植物合成生长素、细胞分裂素等内源激素,或产生酶类、有机酸等代谢产物来调节植物体内的激素和代谢平衡,促进植物生长[21]。张文泉等[22]通过对菌根化苗木的苗高、地茎、干重及菌根侵染率测定分析表明,苗木菌根化可显著促进樟子松苗木的生长。孙民琴等[23]研究了7种外生菌根真菌对马尾松、黑松和湿地松出苗和生长的影响,结果表明:播种时接种外生菌根菌可提高种子的出苗率,并使出苗时间提前,并且菌根菌能显著提高松苗的苗高、地径、侧根数和干重。

(2) 对林木耐性的影响

外生菌根影响植物对重金属的吸收,张小燕等[24]研究表明,外生菌根菌丝的细胞壁由多糖、蛋白质和脂质构成,可通过结合蛋白或多肽吸收重金属,从而降低其进入植物体内,菌丝体液泡中的分隔区中的络合(配位)作用也能累积重金属。在外生菌根真菌提高寄主植物抗(耐)重金属过程中,菌丝的阻隔作用和分泌有机酸,尤其是草酸对重金属产生的络合作用极其重要,大幅度减少了重金属进入植物体内。李华等[25]发现抗性强的外生菌根真菌可通过分泌较多的有机酸络合铝和锰而缓解其毒害。外生菌根真菌主要分泌乙酸、草酸和乙醛酸,草酸能与铝形成稳定而无毒的化合物,在减轻铝毒方面有重要作用[26]。外生菌根真菌接种于寄主植物,在植物根部形成一个菌套,并向根际延伸出大量的菌丝。这些菌丝的表面可能成为金属在根外聚集的主要场所[26][27]。外生菌根对植物具有抗旱性。吴炳云等[28]发现外生菌根的外延菌丝和菌索可使根系的吸收面积增大,减少土壤-根系间的液流阻力,从而促进植物对水分的吸收。

外生菌根对于根吸水、间接防止根土之间形成明显的间隙以及保持液流连续通过根-土接触面等方面发挥着作用,菌套可能具有防止根系失水的作用。外生菌根对植物具有抗病性。弓明钦等[29]发现外生菌根对桉树青枯病具有防治效应,菌根化苗木可降低发病率40%~72.78%。杜群红等[30]也发现2种牛肝菌和1种厚环粘盖牛肝菌,对松苗猝倒病原菌立枯丝核菌及腐皮镰刀菌具有较强的拮抗作用。外生菌根对植物也具有抗盐性。谢一青等[31]对彩色豆马勃、红绒盖牛肝和劣味乳菇等3个菌种的5个菌株在不同盐浓度条件下的生长发育状况进行了试验研究,发现盐浓度对供试菌株的生长影响比较小,供试菌株均能在所测定的盐浓度梯度下良好生长,这说明5个菌株耐盐浓度的能力较强。

2.3. 外生菌根与环境条件方面的研究

外生菌根的形成和生长要有良好的环境,不同的自然环境条件对其也会产生一定的影响,同一种外生菌根在不同的环境条件下和不同的外生菌根在同一种环境下生长状况一般都是不同的。也有学者[32]通过对大青山的调查发现,外生菌根真菌喜欢生长在有机质丰富、林分郁闭度0.7~0.9、海拔1300~1900 m、阴坡的中部、坡度为20°~40°的环境中,而在陡坡、山顶或山麓分布较少。东北有关研究也调查发现[33],红松林中由于不同采集地点的自然环境条件,包括光、土壤状况等的综合变化,对菌类的分布产生一定的影响。一般来说土壤的盐碱度越大,外生菌根菌受抑制的程度就越大,但不同的菌种之间有差异。然而当盐浓度从向递增时,菌根菌的生长呈现出受抑制现象,而红绒盖牛肝菌和劣味乳菇在高盐浓度以上均表现出很强的生长能力,而在低盐浓度下[34]。菌丝体生长却受到抑制。

谭方河等研究发现,松类幼林下早期优势外生菌根菌彩色豆马勃和多根硬皮马勃多见于土壤贫瘠的“黄壤”紫色砂壤土上。而牛肝菌科“鹅膏科”红菇科等其它外生菌根菌则多发生于腐殖质较丰富土壤肥沃的森林环境下。通过对土壤养分测定结果表明[35][36],土壤水分对外生菌根也有影响。也有些学者发现松树的林龄对外生菌真菌的分布也有影响,马尾松幼林下菌根真菌的种类相对较少,随着马尾松林龄增加,菌根真菌的种类也不断增加,不同林龄的黄山松林下菌根真菌的种类和数量的差异不很明显

[37]-[39]。总结这些要素,以便了解不同外生菌根的生物特性及其生理适应能力。进而探讨它们生长发育与生态分布之间的关系,为今后在林业生产实践中因地制宜,广泛应用菌根技术提供依据。

3. 外生菌根菌的应用

3.1. 育苗方面

外生菌根可增加共生植物的养分吸收,提高水分的传递速率。抗旱性及抗病性,这样就可以筛选适于不同生态环境的优良菌株。提高营林的质量和水平,在育苗和植树造林上有着重要的应用前景。优良苗木的培育是植树造林的前提条件。有学者研究发现[40],接种外生菌根菌对树种的生长有促进作用,松树造林苗木进行菌根化接种。可显著提高苗木质量,增加在造林中的成活和生长能力,促进林木速生丰产接种菌根菌能显著地促进白皮松古树的生长。对白皮松小树树高的生长也具有明显的促进作用,并能促使白皮松小树对土壤中氮磷的吸收利用菌根菌剂[41]。开展湿地松育苗得到的菌根化苗整齐粗壮,幼苗菌根化率达80%以上。赵志鹏等通过油松育苗,将厚环乳牛肝菌与细菌混合接种并施磷肥发现效果最佳,接种菌根真菌能促进苗木的生长。尤其是增加苗木的干重和对磷元素的吸收,提高造林成活率[42]。并在造林后数年内继续发挥菌根的生长促进作用,白淑兰等同时还证实菌根真菌能显著促进土壤中速效态的释放,尤其是速效钾比对照提高了。说明菌根真菌的存在对环境中的矿质钾的释放具有重要的作用。

3.2. 食用与药用方面

有研究发现,部分外生菌根真菌可供人类食用,其数量约占整个食用菌资源的一半。现已发现有[43][44],如松口蘑我国野生可食用的外生菌根真菌资源极其丰富。主要分布在云南、四川、贵州等西南地区,戴玉成等对我国食用菌名称进行了系统考证后,整理收录了966个分类单元。包括:936种、23变种、3亚种和4变型。其中,菌根食用菌EMF667种,占中国食用菌总数的70%,部分还具有药用价值。唐超等发现菌根食用菌EMF资源十分丰富,全世界约有2200余种食用菌中,EMF约占1/3。也发现我[45]省的松树天然林中,许多外生菌根菌的子实体均为珍稀美味食用菌。如松茸、美味牛肝菌、鸡油菌、中国块菌、松乳菇等是重要的创汇野生食用菌。这些菌根菌不仅具有良好的应用价值,而且具有较大的经济价值。值得深入研究与开发。有研究也发现,由于菌根性食用菌含丰富的氨基酸及其他营养成分、口感好,有的是珍贵的药材,具抗癌作用。

3.3. 防治病虫害方面

目前,很多学者致力于菌根防治病虫害方面研究,把接种菌根作为生物防治林木幼苗根部病害的一种新方面,取得了一定研究效果。弓明钦团队[46]研究发现,在接种外生菌根真菌的条件下,可以预防和减轻桉树青枯病的危害,菌根化苗木发病率显著降低。于菌根的抗病机理方面,唐明等[47]认为VA菌根真菌与杨树共生,能明显改善杨树的营养和水分状况,增强树势,间接提高杨树对溃疡病的抗病性,而且VA菌根真菌还能提高杨树抗性酶活性,提高杨树生化抗病物抗病物质的含量。还有研究表明[48],菌根有利于克服在同一地区长期栽种同一树种所带来的次生代谢物的累积,例如接种*Glomus mosseae*可以让杉树克服杉树集约化经营所带来的土壤中酚类物质积累所产生的抑制效应,使林木生长量提高27%~80%。

4. 问题及应用前景展望

当前国内外学者在对菌根的理论和应用探索方面已经取得了显著进展,例如外生菌根食用或药用价值的研究,菌根化育苗造林以及环境污染修复等方面,不同地区的外界环境都会对外生菌根的多样性产生一定的影响。我国外生菌根资源相对丰富,但是应用技术方面还有很大的空间有待于提高[49]。由于真

菌纯培养技术不够成熟, 很多外生菌根真菌也不能获得纯化和应用条件还不成熟。同时, 人们对菌根真菌的生理、生化和分子机理方面的认识还不够深入, 最终限制了菌根研究的进一步深入。

针对目前我国菌根菌研究的现状, 菌根菌的在以下方面具有很大的应用前景: (1) 菌根学研究与分子生物学相结合具有将是在未来发展的一个新方向, 尤其是分子生物技术对菌根真菌分类与鉴定、生理学分子生态学系等方面的研究工作将会有大量的应用。特别是位素示踪技术、原位化学定位技术、活体荧光技术等新技术与方法的应用为研究菌根的鉴定和对植物生理生化影响提供的新手段和方法。(2) 在环境污染修复方面, 利用菌根真菌降解有机污染物作用机制的研究、利用菌根真菌辅助植物修复环境有机污染物将是一个新思路和新方向, 尤其是利用菌根真菌辅助植物钝化修复等方面。因外生菌根真菌的耐重金属、耐盐碱胁迫机理等方面已有大量的研究, 而利用外生菌根真菌辅助植物修复环境污染、提高植物耐盐性的机制方面尚不是很明确, 尤其是对维护森林生态系统的稳定以及对全球气候变化的影响、对生物圈碳固定等方面的研究急需加强的深入。(3) 改良培养基来促进外生菌根真菌生长外, 寻找促进菌丝体生长和菌根结构形成的方法是外生菌根真菌被推广应用的关键技术。外生菌根真菌目前已开始大量研究但是没有得到大量推广, 但随着更多科研人员系统深入的研究和科学技术的不断进步, 菌根菌的应用将得到大量推广。

基金项目

贵州省基金项目(黔科合 SY 字[2012]2244); 贵州省省院合作项目(黔科合院地合[2013]7002); 贵州省社发攻关项目(黔科合 SY[2013]3152 号); 贵州科学院创新基金项目(黔科院 J 合字[2013]04 号); 贵州省科技厅社发攻关资助项目(黔科合 SY 字[2013]3157 号); 贵州省科技厅国际省校区域合作协议项目(黔科合省院合[2014]7002 号)。

参考文献 (References)

- [1] Frank, A.B. (1885) Über die auf Wurzelsymbiose beruhend Ermahung gewisser Baume durch unterirdische Pilze. *Ber Dtsch Bot Ges*, **3**, 128-145.
- [2] 梁宇, 郭良栋, 马克平 (2002) 菌根真菌在生态系统中的作用. *植物生态学报*, **6**, 739-745.
- [3] 王云 (1986) 外生菌根真菌(蘑菇、块菌)和动物、树木之间的相互关系. *陆地生态译报*, **6**, 35-41.
- [4] 王云, 谢支锡 (1983) 我国部分造林树种外生菌根真菌的初步调查. *真菌学报*, **4**, 197-207.
- [5] Miller Jr., O.K. (1982) Taxonomy of ecto and ecterdomycorrhizal fungi. In: Schenck, Ed., *Method Principles of Mycorrhizal Research*, 91-102.
- [6] Julich, W. (1998) Dipterocarpaceae and Mycorrhizae. German Forest Group Report No. 9 at Mulawarman University. Samarinda, Indonesia, April.
- [7] Jocelyn, T.Z. (1993) Surrey of *Ectomycorrhizal fungi* associated with pines and dipterocarpsin the Philippines. In: *Proceedings of Yogyakarta Workshop*, BIO-REFOR, 182-185.
- [8] 钱晓鸣 (2007) 武夷山自然保护区南方铁杉外生菌根生物多样性. *福建农林大学学报*, **2**, 180-185.
- [9] 柯丽霞 (2005) 黄山地区松树林外生菌根菌资源及生态分布. *应用生态学报*, **3**, 455-458.
- [10] 李海波 (2004) 浙江丽水地区外生菌根菌资源调查初报. *中国食用菌*, **5**, 10-14.
- [11] 姚庆智 (2004) 内蒙古大青山地区油松菌根生物应用技术的研究. 博士论文, 内蒙古农业大学, 呼和浩特.
- [12] 孟繁荣, 邵景文 (2001) 东北主要林区针叶林下外生菌根真菌及生态分布. *菌物系统*, **3**, 413-419.
- [13] 朱天辉, 张健, 胡庭兴, 李贤伟, 刘应高 (2001) 四川桉树外生菌根真菌的研究. *四川农业大学学报*, **2**, 137-140.
- [14] 吴重华, 王吉忍, 杨俊秀, 吴国华 (2001) 太白山自然保护区外生菌根及菌根真菌调查研究. *西北农林科技大学学报*, **2**, 56-60.
- [15] 弓明钦, 陈应龙, 仲崇录 (1997) 菌根研究及应用. 中国林业出版社, 北京, 84-88.
- [16] Smit, S.E. and Read, D.J. (2008) *Mycorrhizal symbiosis*. Academic Press, Cambridge, 126-160.

- [17] Colpaert, J.V., Wevers, J.H.L., Krznaric, E. and Adriaensen, K. (2011) How metal-tolerant ecotypes of ectomycorrhizal fungi protect plants from heavy metal pollution. *Annals of Forest Science*, **68**, 17-24. <http://dx.doi.org/10.1007/s13595-010-0003-9>
- [18] Lou, Z.B., Li, K., Gai, Y., Göbel, C., Wildhagen, H., Jiang, X.N., et al. (2011) The ectomycorrhizal fungus (*Paxillus involutus*) modulates leaf physiology of poplar towards improved salt tolerance. *Environmental and Experimental Botany*, **72**, 304-311. <http://dx.doi.org/10.1016/j.envexpbot.2011.04.008>
- [19] Krpata, D., Fitz, W., Langer, I. and Schweiger, P. (2009) Bioconcentration of zinc and cadmium in ectomycorrhizal fungi and associated aspen trees as affected by level of pollution. *Environmental Pollution*, **157**, 280-286. <http://dx.doi.org/10.1016/j.envpol.2008.06.038>
- [20] Sousa, N.R., Ramos, M.A., Marques, P.G.C. and Castro, P.M.L. (2012) The effect of ectomycorrhizal fungi forming symbiosis with *Pinus pinaster* seedlings exposed to cadmium. *Science of the Total Environment*, **414**, 63-67. <http://dx.doi.org/10.1016/j.scitotenv.2011.10.053>
- [21] 郑玲, 吴小芹 (2008) 黑松菌根共生体中真菌液泡形态构架及其活力. *植物生态学报*, **4**, 932-937.
- [22] 张文泉, 闫伟 (2013) 外生菌根菌对樟子松苗木生长的影响. *西北植物学报*, **5**, 998-1003.
- [23] 孙民琴, 吴小芹, 叶建仁 (2007) 外生菌根真菌对不同松树出苗和生长的影响. *南京林业大学学报(自然科学版)*, **5**, 39-43.
- [24] 张小燕, 黄建国, 许金山, 范春丽, 孙群 (2004) 外生菌根真菌与重金属相互作用研究现状. *江苏林业科技*, **2**, 41-43.
- [25] 李华, 黄建国, 袁玲 (2013) 铝和锰对外生菌根真菌生长, 养分吸收及分泌作用的影响. *环境科学*, **1**, 315-320.
- [26] 李华, 黄建国 (2011) 外生菌根真菌的抗铝作用与机理. *贵州农业科学*, **6**, 123-127.
- [27] 黄艺, 黄志基 (2005) 外生菌根与植物抗重金属胁迫机理. *生态学杂志*, **4**, 422-427.
- [28] 吴炳云 (1991) 菌根与水分胁迫. *北京林业大学学报*, **4**, 95-104.
- [29] 弓明钦, 陈羽, 王凤珍, 陈应龙 (1999) 外生菌根对桉树青枯病的防治效应. *林业科学研究*, **4**, 339-345.
- [30] 杜群红, 李晓虹, 张金国, 余金勇, 吴明松 (1996) 几种林木菌根对苗木病害拮抗作用的研究. *贵州林业科技*, **2**, 25-28.
- [31] 谢一青, 李志真, 杨宗武 (2002) PH 值, 盐浓度及铝离子对菌根生长的影响. *江西农业大学学报(自然科学版)*, **2**, 204-207.
- [32] 宋福强, 刘远开, 杜春梅, 杨峰山 (2011) 小兴安岭红松外生菌根真菌资源及响应面法优化 *Suillus grevillei* 培养基. *自然资源学报*, **3**, 440-449.
- [33] 许美玲, 朱教君, 孙军德, 康宏樟, 徐慧, 张惠文 (2004) 树木外生菌根菌与环境因子关系研究进展. *生态学杂志*, **5**, 212-217.
- [34] 余富强, 刘培贵 (2002) 外生菌根研究及应用的回顾与展望. *生态学报*, **12**, 2217-2226.
- [35] 弓明钦, 陈羽, 王凤珍 (1997) 三种桉树菌根菌培养条件的研究. *林业科学研究*, **1**, 1-5.
- [36] 朱教君, 许美玲, 康宏樟, 徐慧, 闫军杰 (2005) 温度, pH 及干旱胁迫对沙地樟子松外生菌根菌生长影响. *生态学杂志*, **12**, 1375-1379.
- [37] 郭秀珍, 毕国昌 (1989) 林木菌根及应用技术. 中国林业出版社, 北京, 1-305.
- [38] 唐超, 陈应龙, 刘润进 (2011) 菌根食用菌研究进展. *菌物学报*, **3**, 367-378.
- [39] 樊永军, 闫伟 (2013) 内蒙古地区白桦外生菌根形态类型及分子鉴定. *西北植物学报*, **11**, 2209-2215.
- [40] 吴重华, 王吉忍, 杨俊秀, 吴国华 (2001) 长白山自然保护区外生菌根及菌根真菌调查研究. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, **2**, 56-60.
- [41] 李志真 (1993) 外生菌根菌的培养技术与应用. *福建林业科技*, **1**, 71-74.
- [42] 王冉, 刘朝贵, 须建 (2013) 外生菌根菌的分离与培养的研究进展. *中国食用菌*, **1**, 4-7.
- [43] 栾庆书, 李立, 李希桥 (2000) 中国外生菌根研究的 20 年成就. *辽宁林业科技*, **6**, 36-39.
- [44] 金樑, 赵洪, 李博 (2004) 我国菌根研究进展及展望. *应用与环境生物学报*, **4**, 515-520.
- [45] 戴玉明 (2000) 湿地松菌根化育苗试验. *安徽农业科学*, **2**, 236.
- [46] 弓明钦, 陈羽, 王凤珍, 陈应龙 (1999) AM 菌根化的两种桉树苗对青枯病的抗性研究. *林业科学研究*, **4**, 339-345

- [47] 唐明, 陈辉, 商鸿生 (2000) 丛枝菌根真菌(AMF)对沙棘抗旱性的影响. *林业科学*, **2**, 87-92.
- [48] 毛新国, 传涵 (1999) VA 菌根化杉树苗抗酚能力的研究. *湖北农学院学报*, **2**, 107-109.
- [49] 林双双, 孙向伟, 王晓娟, 豆存艳, 李媛媛, 罗巧玉, 孙莉, 金樑 (2013) 我国菌根学研究进展及其应用展望. *草业学报*, **5**, 310-325.