

知识介绍

浅谈菌生真菌

庄文颖

(中国科学院微生物研究所, 北京)

早在二百多年以前, 真菌学家们就发现真菌中的某些种类可以生长或者寄生在其它真菌上 (fungicolous fungi) (Cook & Baker, 1983)。最初的研究可能要追溯到十九世纪 60 和 70 年代 de Bary 对 *Piptocephalis freseniana* 和 *Cicinnobolus cesati* 的报道, 他称这类真菌为真菌上寄生物 (mycoparasite) (Barnett, 1964)。二十世纪初, 在 Oudemans (1919) 的杰作“真菌系统学细目” (Enumeratio Systematica Fuagorum) 第一卷中汇集了 1910 年以前全世界报道的在真菌和地衣上生长的真菌以及它们的寄主或基物, 虽然该书所采用的分类系统大部分已经过时, 但其内容和文献引证至今都具有很重要的参考价值。随后, Keissler (1930) 在“地衣上的寄生物” (Die Flechtenparasiten) 一书中记载了当时发现的地衣上生的真菌 (Lichenicolous fungi)。近年来, 人们对这类真菌的认识不断提高, 越来越多的种类被发现 (Hawksworth, 1975, 1980; Hawksworth, et al., 1980; Ellis & Ellis, 1988; Zhuang, 1988a, b, 1989; Alstrup & Hawksworth, 1990), 菌生真菌的形态学、细胞学、生理学、真菌与真菌之间的相互作用机理和应用等方面的研究逐步深入。Barnett (1964), Madelin (1968) 和 Lumsden (1981) 从不同角度阐述了菌生真菌的研究概况。

(一) 菌生真菌主要类群及其识别

在真菌界众多的成员中, 并不是所有真菌都能被其它真菌寄生, 但是研究结果表明, 担子菌、子囊菌、接合菌、壶菌、卵菌和半知菌的许多目都是菌生真菌的寄主或基物。被人们所熟知的有生长在 *Synchytrium endobioticum* 休眠孢子上的 *Phlyctochytrium synchytrii*, 寄生在 *Wynnea* 上的 *Syncephalis wynneae*, 寄生在锈菌上的 *Darlucula filum*, 以及寄生在 *Scleroderma* 担子果上的 *Boletus parasiticus*。同时, 上述类群的部分成员又可以寄生在其它真菌上 (Ellis & Ellis, 1988)。寄主真菌和寄生真菌可以是完全不同的类群, 例如 *Tritirachium dependens* 和 *Gliocladium* sp. 可生长在各种菇类上 (陈吉禄, 1989), 壶菌目 *rhizophyidium fungicola* 可以侵染半知菌 *Gleosporium leobromae* 的菌丝体, 子囊菌 *Hypomyces* 可侵染多种担子菌的子实体, 腔孢纲的 *Coniothyrium* 可侵染盘菌

Sclerotinia 属的成员。寄主真菌和寄生真菌又可以是同一大类的不同成员, 例如接合菌捕虫霉目的成员 *Piptocephalis* 大多数种只能侵染毛霉目的真菌 (Madelin, 1968)。寄生真菌可以表现出对寄主真菌的严格的寄生专化性, 如 *Micropyxis geoglossi* 只生长在 *Trichoglossum* 活的子实体上 (Seeler, 1934), *Unguiculariopsis godroniicola* 生长在 *Godronia* 的子囊盘上 (Zhuang, 1988a)。同一真菌可以被一种至多种寄生真菌所寄生 (Oudemans, 1919)。

真菌广泛分布于自然界, 很多基物上常常同时存在几种不同的真菌, 这些真菌可能互不干扰地利用同一基物中的养料进行各自的生长发育, 也可能相互依存互相利用, 或者其中之一靠另一个同类的营养来生存, 第三种情况便是本文所涉及的内容。菌生真菌可以在寄主真菌或“基物真菌”(暂用词, 代表已丧失活力的被寄生真菌) 的子实体上形成营养和繁殖器官, 也可以利用寄主或基物真菌散布在基质中的菌丝体里面的养料, 要识别两种真菌之间的关系, 有时需要细致的观察与分析。子囊菌生长在担子菌或子囊菌上, 担子菌生长在担子菌或子囊菌上, 接合菌生长在其它真菌上, 以及真菌生长在地衣上都比较容易识别。但是, 当半知菌和子囊菌同时存在时, 问题就显得复杂了。子囊菌的无性型如果存在或者无性型一经被人们发现都属于半知菌的某一个纲, 丝孢纲的 *Pseudospirospores* 属是盘菌纲 *Sirosmayeria* 属的无性型, 而不是寄主真菌 (Itteccia & Kort, 1984); 盘菌 *Calycellina carolinensis* 总是与丝孢纲的 *Chaetochalara aspera* 紧密联系在一起, 它们可能从同一菌丝体上产生 (Nag Raj & Keudrick, 1975)。子囊菌和半知菌之间又可以是寄生和被寄生的关系, 例如, *Letendreaa helminthicola* 生长在 *Helminthosporium velutinum* 上 (Ellis & Ellis, 1988)。人工培养和组织解剖学将有助于区分有性型-无性型、寄生真菌-寄主真菌的关系。

(二) 菌生真菌与寄主真菌相互作用

我们通常所说的“菌生真菌”既包括寄生的种类也包括非寄生的类群, 这里需要说明, “菌生真菌”要比“真菌上寄生物”范围更广, 后者可视为前者的一部分。下面以几个菌生盘菌为例来说明它们对寄主或者基物的选择。 *Unguicula jamaicensis* 的寄主是早已放出

子囊孢子的 *Diaporthe* 的空子囊壳, 基物真菌在菌生真菌侵入以前早已失去活力; *Unguiculariopsis hystericigena* 生长在 *Rhytidhysterium rufulum* 已经发育成熟的子实体的子实层上, 基物真菌的子囊孢子并不因菌生真菌的侵入而受影响; *Unguiculariopsis adirondacensis* 的子囊盘生于活跃生长的一种类似于 *Lachnellula* 的盘菌的子囊盘和菌丝体上, 寄主真菌没有受到明显影响; *Parancoelia biparasitica* 则寄生在 *Coccinia* 的子座上, 使寄主子实体的发育受阻。

如上所述, 菌生真菌与寄主或基物真菌并不都是寄生与被寄生的关系, 如果菌生真菌是从早已死亡的真菌上取得营养, 那么与腐生物的营养方式并没有多大区别, 但一般腐生物可在人工培养基上生长, 而类似腐生物的菌生真菌不一定能成功地进行人工培养, 它们有时要求特殊的营养条件。具有寄生性的菌生真菌根据其寄生方式和对寄主的影响可分成两大类: 活体营养的 (如 *Piptocephalis virginiana*) 和死体营养的 (如常见土壤真菌 *Gliocladium roseum*, *Trichoderma viride* 等)。活体营养的菌生真菌如果在其发展过程中杀死寄主或寄主组织的一部分就称之为破坏性的寄生物 (destructive parasite), 而那些对寄主影响很小或没有造成明显破坏的寄生物称为平衡性寄生物 (balanced parasite) (Boosalis, 1964; Cooke, 1977; Lumsden, 1981; Deacon, 1981)。

平衡性的真菌上寄生真菌的营养方式是多样的, 其复杂程度不亚于高等植物病原菌从寄主上获取营养的方式。真菌与真菌之间的作用方式是很复杂的, 人们对这方面的了解仍然不全面, 目前已发现平衡性的菌生真菌大致以三种不同的方式与寄主发生联系。它们可以在寄主细胞内产生吸器, 常见的有接合菌亚门的成员, 如 *Piptocephalis*, *Dispira*, *Dimargaris* 等, 它们一般寄生在其它接合菌上 (Berry & Barnett, 1957; Barne 1964; Boosalis, 1964; Deacon, 1984)。另一种方式是在与寄主接触的部位寄主细胞壁溶解, *Parasitella simplex* 和 *Chaetocladium* sp. 是以这种方式寄生的。在这种情况下, 寄主的细胞核通过细胞壁上的孔迁移到寄生物与寄主接触点上的一个特殊的基部细胞 (Boosalis, 1964)。第三种方式是以 *Calcarisporium parasiticum* 为代表的寄生物, 它们产生很小的、具分隔的特化接触细胞, 被称为缓冲细胞 (buffer cell) (Boosalis & Lillg, 1958)。缓冲细胞在寄生真菌菌丝顶端产生, 但这些细胞并不穿透或溶解寄主菌丝的细胞壁。据推测, 这种方式可能靠增加寄主细胞质膜透性来吸收寄主的营养。

破坏性的真菌上寄生真菌是靠直接穿透寄主 (内生菌丝体) 或盘绕寄主菌丝体的方式来获取营养 (Butler, 1957; Boosalis, 1964; Cooke, 1977)。

菌生真菌可以寄生在寄主的菌丝体、休眠孢子、有

性和无性繁殖器官等各个部位, 某些成员表现出对寄主或者寄主某一部位的寄生专化性 (Barnett & Lilly, 1962)。

(三) 影响菌生真菌寄生性的因素及菌生真菌在生物防治上的作用

真菌上寄生真菌的寄生性可以受到各种内外因素的影响。不同生长发育阶段的寄主真菌对寄生真菌侵入所表现出的感病性不同, 例如水霉科某些成员在性细胞或游动孢子囊开始形成时对 *Olpidiopsis incrustata* 的侵入有抑制作用; 繁殖器官被除掉, 寄主又回复营养生长时, 便失去了对寄生真菌的抑制作用, 变得感病了 (Slifkin, 1961)。菌丝的年龄 (老、幼) 对破坏性的菌生真菌 *Rhizoctonia solani* 有影响, 但对一些平衡性真菌影响不大; 寄主真菌和寄生真菌本身的遗传变异也影响寄生性 (Butler, 1957; Barnett & Lilly, 1958)。

外界环境条件对寄生性有很大影响 (Butler, 1957; Lumsden, 1981)。营养是影响寄生性的最重要因素之一, 改变土壤成分可以改变土中菌生真菌寄生性, 为了控制 *Sclerotium rolfsii* 对番茄幼苗的侵染, Wells 等 (1972) 为植物病原菌的寄生真菌 *Trichoderma harzianum* 提供适当的养分, 成功地达到了生物防治的目的。寄主真菌组织形成时的营养条件不影响它们对寄生真菌的抵抗能力 (Lumsden, 1981)。温度影响破坏性和平衡性菌寄生真菌的寄生程度, 例如 *Piptocephalis virginiana* 在 25℃ 时对 *Thamnidium elegans* 有很强的寄生能力, 但在 15℃ 和 20℃ 时不能侵染寄主 (Barnett, 1964; Boosalis, 1964)。光照对某些菌生真菌有影响。Shigo (1960) 报道 *Gonatotryum fuscum* 在完全黑暗条件下表现出对部分寄主真菌的强寄生性, 而在明暗交替时寄生性弱 (非自然光)。但是 Slifkin (1961) 发现光对 *Olpidiopsis incrustata* 的寄生性没有什么影响。pH 不是影响寄生性的决定因素, 目前在这方面所做的工作还不足以以下结论。湿度对地上生真菌有影响, 其它因素如 CO₂/O₂ 比率也会改变寄生性 (Lumsden, 1981)。某些外界因素对寄生性的影响可能是通过对寄生真菌本身生长的影响而起作用的。

正如 Lumsden (1981) 所阐述的, 目前世界上对真菌寄生真菌用于生物防治的研究成果还是很有限的。一方面由于研究进行得不够深入, 也不得法, 另一方面由于以菌治菌所涉及的生态环境十分复杂。尽管如此, 这方面的工作还是取得了一些进展, 而且有潜力可挖 (Kuhlman, et al., 1978; Tsuneda, et al., 1980)。Coniothyrium minitans 用于控制 Sclerotinia 所引起的病害, 实验结果表明, 向日葵萎蔫病的病情指数在用菌生真菌处理和未处理的小区中分别为 25%

和 43%, 从而说明 *Coniothyrium minitans* 对这一病害有生防潜力。在消毒过的土中, 同时接种 *Penicillium vermiculatum* 和 *Rhizoctonia solani*, 前者可以控制由后者引起的猝倒病和豌豆幼苗枯萎病; 但在未消毒的土中, 病原菌没有得到控制。 *Trichoderma harzianum* 对部分 *Sclerotium* 有抑制作用, 但这种抑制作用可能是菌生真菌寄生性和抗菌作用的共同结果。用 *Peniophora gigantea* 处理松树砍伐后的断面, 可以防止 *Fomes annosus* 所引起的病害 (Tribe, 1957; Boosalis, 1964; Kuhlman, et al., 1978; Lumsden, 1981)。

在我国还没有成功的以菌治菌的报道, 但是菌生真菌无疑具有潜在的生物防治能力, 面对植物病害一旦发现就难以控制的现状和日益严重的化学药品所引起的环境污染, 以菌治菌仍然是防止真菌所引起的植物病害的可探讨出路。尽管目前世界上从事这项研究的真菌学工作者为数不多, 工作处于初级阶段, 寄生真菌对环境和生态条件要求比较特殊, 真菌寄生真菌仍然是一个有应用价值的类群, 开展这方面的研究具有理论和实践意义。

参 考 文 献

1. 陈吉棣: 神农架真菌与地衣, 世界图书出版公司, 北京, 第 265—277 页, 1989。
2. Alstrup V & D L Hawksworth: The lichenicolous fungi of Greenland. Meddr. Grønland Biosci. 31: 1—90, 1990.
3. Barnett H L: Mycoparasitism. Mycologia 56: 1—19, 1964.
4. Barnett H L & V G Lilly: Parasitism of *Calcarisporium parasiticum* on species of *Physalospora* and related fungi. West Va. Univ. Agric. Expt. Sta. Bull. 420T. 1—36, 1958.
5. Barnett H L & V G Lilly: A destructive mycoparasite, *Gliocladium roseum*. Mycologia 54: 72—77, 1962.
6. Berry C R & H L Barnett: Mode of parasitism and host range of *Piptopezis virginiana*. Mycologia 49: 374—386, 1957.
7. Boosalis M G: Hyperparasitism. Ann. Rev. Phytopathol. 2: 363—376, 1964.
8. Butler E E: *Rhizoctonia solani* as a parasite of fungi. Mycologia 49: 354—373, 1957.
9. Campbell R: Biological Control of Microbial Plant Pathogens (218pp) Cambridge Univ. Press. Cambridge, New York, Port Chester, Melbourne, Sydney. 1989.
10. Cook R J & K F Baker: The Nature and Practice of Biological Control of Plant Pathogens. Am. Phytopathol. Soc. St. Paul. 1983.
11. Cooke R: The Biology of Symbiotic Fungi. John Wiley & Sons. London, New York, Sydney, Toronto. 1977.
12. Deacon J W: Introduction to Modern Mycology. ed. 2. Blackwell Scientific Publications. Oxford, London, Edinburgh, Boston, Palo Alto, Melbourne. 1984.
13. Ellis M B & J P Ellis: Microfungi on Miscellaneous Substrates. An Identification Handbook. Croom Helm. London, Sydney. 1988.
14. Hawksworth D L: Notes on British lichenicolous fungi. I. Kew Bull. 30: 183—203, 1975.
15. Hawksworth D L: Notes on British lichenicolous fungi. III. Notes Royal Bot. Gard. Edinburgh 38: 165—183, 1980.
16. Hawksworth D L, P W James & B J Coppins: Checklist of British lichen-forming, lichenicolous and allied fungi. Lichenologist 12: 1—115, 1980.
17. Iturriaga T & R P Korf: Studies in the genus *Sirostomayria* (Helotiales). 4. Connection to its anamorph. Pseudospiropes. Mycotaxon 20: 179—184, 1984.
18. Keissler K von: Die Flechtenparasiten. In L. Rabenhorst, Krypt. -Fl. ed. 28: 1—712, 1930.
19. Kuhlman E. C, F R Matthews & H P Tillerson: Efficacy of *Darlucium filum* for biological control of *Cronarium fusiforme* and *C. strobilinum*. Phytopathology 68: 507—511, 1978.
20. Lumsden, R D: Ecology of mycoparasitism. p. 295—318. In D T Wicklow & G C Carroll (eds.) The Fungal Community. Marcel Dekker. New York. 1981.
21. Madelin M F: Fungi parasitic on other fungi and lichens. p. 253—269. In G. C. Ainsworth & A. S. Sussman. The Fungi. An Advanced Treatise. vol. 3 Academic Press. New York. London. 1968.
22. Nag Raj T R & B Kendrick: A Monograph of *Chalara* and Allied Genera. Waterloo, Ontario. 1975.
23. Oudemans C A J A: Enumeratio Systematica Fungorum. vol. I. Nijhoff, Hagae. 1919.
24. Seeler E V Jr: Several fungicolous fungi. Farlowia 1: 119—133, 1943.
25. Shigo A L: 1960. Parasitism of *Gonatobotryum fuscum* on species of *Ceratocystis*. Mycologia 52: 584—598, 1960.
26. Slifkin M K: Parasitism of *Olpidiopsis incrassata* on members of the Saprolegniaceae. I. Host range and effects of light, temperature and stage of host on infectivity. Mycologia 53: 183—193, 1961.
27. Tribe H T: On the parasitism of *Sclerotinia trifoliorum* by *Coniothyrium minitans*. Trans. Brit. Mycol. Soc. 40: 489—499, 1957.
28. Tsuneda A, Y Hiratsuka & P J Maruyama: Hyperparasitism of *Scytalidium uredinicola* on western gall rust, *Endocronartium harknessii*. Can. J. Bot. 58: 1154—1159, 1980.
29. Wells H D, D K Bell & C A Jaworski: Efficacy of *Trichoderma harzianum* as a biocontrol for *Sclerotinia rolfii*. Phytopathology 62: 442—447, 1972.
30. Zhuang W -y: A monograph of the genus *Unguicula riopsis* (Leotiaceae, Encoelioidae). Mycotaxon 32: 1—83, 1988a.
31. Zhuang W -y: The genus *Parancoelia* (Leotiaceae, Encoelioidae). Mycotaxon 32: 85—95, 1988b.
32. Zhuang W -y: Notes on one lichenicolous and one fungicolous discomycete. Mycotaxon 34: 647—653, 1989.