

蚁巢伞属真菌研究进展

王鹏飞 何隽 周文 李彪 吴鹏 李宗菊*

(云南大学 生命科学学院 云南 昆明 650091)

摘要: 从蚁巢伞属真菌的分类鉴定、活性成分、生长培养及与宿主白蚁共生关系等方面进行综述。其中包括对近年来相关研究成果的总结,指出其中存在的问题,对蚁巢伞属真菌的研究前景进行展望。

关键词: 蚁巢伞, 活性成分, 人工培养, 白蚁, 共生关系

A survey on the studies of *Termitomyces*

WANG Peng-Fei HE Juan ZHOU Wen LI Biao WU Peng LI Zong-Ju*

(School of Life Science, Yunnan University, Kunming, Yunnan 650091, China)

Abstract: This paper presents a review of the latest research on *Termitomyces*, including taxonomy, active constituents, life cycle, culture and symbiotic relationship with host termites. Based on the summary of existing research findings, some problems in related studies are pointed out. In addition, the application prospects and research emphases are discussed.

Keywords: *Termitomyces*, Active constituent, Culture, Termites, Symbiotic relationship

蚁巢伞属(*Termitomyces* R. Heim)隶属于担子菌亚门(Basidiomycotina)、层菌纲(Hymenomycetes)、伞菌目(Agaricales)、离褶伞科(Lyophyllaceae)^[1]。该属物种是一类与大白蚁亚科(Macrotermitinae)等昆虫共生的著名美味食用真

菌。其主要分布于赤道附近,包括南部非洲、南亚、东亚、东南亚和南太平洋岛屿等热带、亚热带地区;在我国主要分布于西南地区^[2-5]。对该属物种相关研究在大型真菌系统发育,真菌与昆虫的共生、协同进化等方面具有重要意义。本文就

基金项目: 云南省应用基础研究资助项目(No. 2010CD008)

*通讯作者: Tel: 86-871-5034348; 邮箱: zjlee@ynu.edu.cn

收稿日期: 2012-01-15; 接受日期: 2012-05-11

近期国内外对蚁巢伞属真菌(下文简称蚁巢伞)的相关研究现状进行综述。

1 蚁巢伞的分类地位

对蚁巢伞的研究最早可追溯到1799年,德国学者 K \ddot{o} enig 在东印度群岛对白蚁蚁巢内部的脑状结构进行了观察研究,并注意到蚁巢中白蚁与真菌具有某种特定联系。一个多世纪后 Petch 等才提出蚁巢伞生长于白蚁蚁巢,为白蚁耕作培养物^[6]。在这段时期里,由于蚁巢伞的形态特征与其他伞菌十分类似,研究者曾将其分类于香菇属(*Lentinus*),粉褶蕈属(*Entoloma*),光柄菇属(*Pluteus*),和蜜环菌属(*Armillaria*)等^[7]。1942年 Heim 将与白蚁(本文非特指的白蚁皆为大白蚁亚科白蚁)共生的一类伞菌目真菌归为蚁巢伞属(*Termitomyces*),并在1977年出版的《*Termites et champignons*》著作中描述了28种,且属内有2个亚属(Subgen. *Eutermitomyces* 与 Subgen. *Praetermitomyces*)^[2,7]。Singer 根据 Cl \acute{e} men \acute{c} on 对蚁巢伞担孢子中嗜铁颗粒的观察研究,把包含了小白蚁伞属(*Podabrella*)与蚁巢伞属(*Termitomyces*)的蚁巢伞族(*Termitomyceteae*)和有嗜铁颗粒的其他伞菌一并置于口蘑科(*Tricholomataceae*),并认为蚁巢伞族与离褶伞族是姐妹族^[8-9]。后来 Moncalvo 对伞菌目117个进化分支的 nLSU-rDNA 研究表明,蚁巢伞属应该归属于离褶伞族^[10]。Fr \ddot{o} slev 对包括非洲地区经典种、亚洲地区华鸡枞属(*Sinotermitomyces*)、小白蚁伞属(*Podabrella*)等几乎所有喜白蚁伞菌样本的 nLSU-rDNA 与 mtSSU-rDNA 序列分析后认为,独立划分蚁巢伞族是没有依据的,所有喜白蚁伞菌都应该归类于蚁巢伞属,并且进一步支持 Moncalvo 的结论^[11]。随着电子显微技术及分子生物学的发展,研究发现担孢子中存在嗜铁颗粒在一定程度上反映了进化的结果,故一个用来囊括存在不同

类型嗜铁颗粒真菌的离褶伞科(*Lyophyllaceae*)被建立了^[12-13]。目前根据最新的 *Dictionary of the Fungi* 与 *Index Fungorum* 数据库记录,蚁巢伞归属于离褶伞科(*Lyophyllaceae*),且全球该属共有约63个种名,其中包括48个种、2个变种和13个型。

中国对蚁巢伞的研究起步于1940年。过去曾有一批微生物学家进行过初步研究,其中包括周家焯、邓淑群、戴芳澜、藏穆、何绍昌、毕志树等。1981年藏穆在中国云南省及周边发现了5种喜白蚁伞菌,观察到它们皆存在带纹饰的侧囊体和中空的菌柄,而将这类伞菌划分为华鸡枞属(*Sinotermitomyces*)^[5,14]。然而 Pegler 质疑藏穆对华鸡枞属的定义,称其观察的是蚁巢伞中未成熟的个体样本^[15]。随后 Fr \ddot{o} slev 及 Wei 通过分子系统学研究,指出华鸡枞属(*Sinotermitomyces*)与蚁巢伞属(*Termitomyces*)实为同一属,华鸡枞属中全部5个种均为蚁巢伞属中某些种的异名^[11,16]。目前报道过在中国境内有32种蚁巢伞属真菌,但其中7个种为误判或误命名,9个种为同种异名,5个种缺乏标本支持而不能证实,仅有11个种被确认有分布^[14]。

2 蚁巢伞的活性成分

2.1 保健及营养物质

蚁巢伞自古以来就是一味难得的山珍,而且具有一定的药用保健价值。据《本草纲目》记载,鸡枞菌性平味甘,有补益肠胃、疗痔止血、益胃、清神、治痔等功效。一些种类的蚁巢伞中具有抗氧化、抗肿瘤、抗炎止疼、降血脂等保健功能的成分。对鸡枞菌(*Termitomyces albuminosus*)的研究表明,其甲醇提取物有很强的抗氧化能力,且提取物随着浓度的增加抗氧化性增强^[18]。通过对高脂模型大鼠用蚁巢伞子实体匀浆液灌胃,发现蚁巢伞不仅有较强的清除活性氧自由基的能力,

还能降低高脂模型大鼠血清中总胆固醇(TC)、甘油三酯(TG)、低密度脂蛋白胆固醇(LDL-C)的含量^[19-20]。对蚁巢伞粗多糖和粗皂苷提取物的研究表明, 其多糖和皂苷具有镇痛、抗炎与保护肝脏的作用, 粗多糖还含有抗肿瘤的葡聚糖成分^[21-23]。需要说明的是, 鸡枞菌(*T. albuminosus*)是一个错误的种名, 该种的研究样本都是某种特定的蚁巢伞(*Termitomyces* sp.)。这个问题将在展望中做进一步讨论。

蚁巢伞含有丰富的营养成分, 国外一些学者很早就开始关注。对营养成分的分析中, 根据样品品种、成熟度、检测部位及检测方法的不同, 所得结果也有所差异^[24-29]。近年来蚁巢伞干重样品分析结果显示: 其碳水化合物、粗蛋白、粗纤维、灰分含量分别为 32.3%–57.4%、15.1%–36.4%、3.7%–24.6%、3.6%–14.4%; 脂类含量极少; 富含 Na、P、K、Mg、Fe、Ca、Mn 等矿质元素; 必需氨基酸种类多且含量丰富; Vc 含量超过动物组织; 氢氰酸含量极低^[24-28]。同时 Kansci 等指出, 生长于典型热带地区的蚁巢伞会比生长于温带或热带附近地区的蚁巢伞含有更多的粗纤维与脂类物质, 而粗蛋白的含量却偏低^[25]。Fasidi 等的研究表明: 除矿质元素变化不大外, 蚁巢伞的菌伞部分比菌柄部分含有更多的蛋白质、脂类物质与灰分, 但粗纤维含量偏低; 子实体随着成熟度的提高, 含水量下降, 各种营养成分含量随之增加^[27]。综合以上分析数据可知, 蚁巢伞是一种品质极高的食材, 其营养价值超过一般蔬菜, 介于蔬菜与豆类、蛋、奶、肉制品类之间^[29]。

2.2 共生体系中的酶类

白蚁取食落叶、枯死的杂草、死亡的木材及动物粪便等, 并把这些材料碎块随同泥土和其他物质一起构建成了菌台(*Fungus-comb*)^[30-31]。新建的菌台一般是有颜色的, 而随着年龄的增长, 其顶部到底部逐渐脱色, 最后变成白色, 白蚁则取

食白色菌台中的有益成分^[32]。蚁巢伞作为担子菌中的白腐菌类, 拥有完全分解植物组织的能力^[33]。

2.2.1 纤维素分解酶类: 蚁巢伞真菌能分泌多种胞外酶, 其中包括纤维素分解酶, 纤维素酶、木聚糖酶、蔗糖酶、纤维二糖酶、纤维二糖脱氢酶和乙酰酯酶等。

Mukerjee 和 Ghosh 等在对含糊精或木聚糖培养基上生长的盾尖白蚁伞(*Termitomyces clypeatus*)的研究中发现了一个单体的内切木聚糖酶(1,4- β -D-xylanxylanohydrolase)^[34-35]。两种培养基产生的酶不同, 在木聚糖培养基中诱导的木聚糖酶为 24 kD, 而在糊精培养基中诱导的木聚糖酶为 90 kD^[34]。

纤维二糖酶是一类 β -D-葡萄糖苷键水解酶。它通过从纤维二糖中释放葡萄糖而减少了纤维二糖的累积, 从而减少了对纤维素酶的抑制作用, 在纤维素分解中起着重要作用。Mukherjee 等在对盾尖白蚁伞的研究中发现了一种细胞调节机制, 其控制了纤维二糖酶与蔗糖酶的合成, 并且诱导了淀粉葡萄糖苷酶与纤维素酶的产生^[36]。随后在对纤维二糖酶活性及分泌研究中发现, 培养基中添加抗生素类蛋白质糖基化抑制剂后, 菌丝胞外蛋白分泌总量提高了 95%, 其中以添加 2-脱氧-D-葡萄糖的蛋白产量最高, 从未添加的 0.59 U/mL 升高到了 40 U/mL^[37]。Pal 等同样发现, 在盾尖白蚁伞培养基中添加 2-脱氧-D-葡萄糖后, 培养基中己糖激酶、果糖-1,6-磷酸酯酶、柠檬酸裂解酶与苹果酸酶的含量增加了 10–100 倍, 而这又导致纤维二糖酶的含量增加了 100 倍以上^[38]。

Saha 等发现了盾尖白蚁伞的一种胞外分泌纤维二糖脱氢酶, 其最适温度为 30 °C, 最适 pH 为 2–8, 并且产量达到 55.88 U/mL, 在已知真菌中产量是最高的。纤维二糖脱氢酶作为电子受体可氧化纤维二糖、乳糖、纤维低聚糖等, 形成相

应的内酯并最后形成羧酸^[39]。Mukhopadhyay 等发现盾尖白蚁伞在以木聚糖和纤维素等为培养基时产生了大量乙酰酯酶^[40]。

2.2.2 木质素分解酶类:木质素是一类异构的不规则排列的类苯基丙烷聚合物,能用来保护纤维素不被化学分解或酶降解。植物组织中常大量积累酚类物质,以利于植物抵御虫害、抵抗病原体及微生物的侵染^[41]。菌台中同样包含了大量的酚类物质,白蚁不能直接取食和消化这类植物组织碎块。共生真菌胞外分泌的木质素分解酶被认为解决了白蚁取食植物碎块组织的不适性^[47]。这三类木质素分解酶包括酚氧化木质素过氧化物酶(LiP)、Mn 过氧化物酶(MnP)、漆酶(Laccase)^[42]。

Johjima 等在对鸡枞菌(*T. albuminosus*)的研究中发现了一种胞外分泌的 H₂O₂ 依赖型酚氧化酶(TAP)。其最适 pH 为 2.3,在目前发现的酚氧化酶中是最低的,可分解除甲氧苯醇胺以外的大多数酚类。克隆 TAP 的 cDNA 后发现,其氨基酸序列与白地霉(*Geotrichum candidum*)的血红素过氧化物酶氨基酸序列有 56% 相似性,与现知的其他真菌来源的氧化酶氨基酸序列几乎没有同源性^[43]。

Ohkuma 等在对鸡枞菌(*T. albuminosus*)的研究中同样发现了一类 Mn 过氧化物酶,并鉴定了两种 MnP 的编码基因,发现两种 MnP 都存在重要氨基酸残基用以保持活性^[42]。

Taprab 等对 3 种白蚁菌台及分离菌丝中的酚氧化酶研究表明,菌台与分离菌丝中都存在高活性漆酶,并获得了漆酶的 cDNA 序列^[44]。Bose 等研究了盾尖白蚁伞菌丝以葡萄糖或纤维素为碳源的液体培养滤液中漆酶含量的变化,发现漆酶是一种胞内分泌酶,培养 4-8 d 胞内活性最高;12 d 菌丝细胞开始凋零溶解,漆酶被释放到胞外;20 d 胞外漆酶活性达到最大值(67.5 U/mL)^[41]。

以上对蚁巢伞真菌分泌的一类高效纤维素和木质素分解酶的研究表明,蚁巢伞是一类高效的

植物组织分解者,是森林碳循环重要环节的参与者,在生态系统中占有重要地位。

3 蚁巢伞的生长及培养

3.1 蚁巢伞的生长发育

早在 20 世纪 40 年代周家焯就指出菌台中发现的小白球菌可能是蚁巢伞的一个发育阶段,后来小白球菌被证实是菌丝扭结形成的未发育成熟的子实体原基^[7]。蚁巢伞是典型的担子菌,然而对比其它高等担子菌,其在相邻细胞间难以观察到锁状联合或不形成锁状联合^[7]。90 年代初陈楚鏐等通过扫描电镜观察到锁状联合形成过程,提出蚁巢伞为异宗结合类型^[46]。随后 Definelicht 等通过对菌台小白球分离培养以及单个担孢子培养分别获得的菌丝的 ITS 序列分析表明,前者序列有 2 个类型而后者只有一个类型,进而验证了蚁巢伞为异宗结合,并且分离获得的小白球菌丝是异核型的^[47]。

蚁巢伞的生活史研究尚不透彻。目前已知其有性阶段为:担孢子萌发形成一个单核的菌丝;同种可亲和的单核菌丝能够融合形成一个稳定的双核体菌丝;双核体菌丝能够进行减数分裂,随后可发育成子实体并产生担孢子。除进行有性生殖外,蚁巢伞在蚁巢中同样能够以分生孢子进行无性生殖^[48]。然而,一些不产子实体的种类少数情况下会有极少的子实体发生,这些种类的生活史可能存在同宗配合的过程^[48]。

3.2 蚁巢伞的人工培养

我国对蚁巢伞菌丝体分离培养的研究比较多。研究者一般从组织分离方法、培养基成分筛选、培养条件优化、液体发酵培养及人工栽培等角度展开。

在菌丝体培养方面,培养过程大多采用 PDA 固体培养基为母种培养基。在固体及液体培养条件下,从子实体不同组织分离培养得到的菌落的

生长活力由高到低为: 菌柄与菌盖衔接处>菌盖>菌褶>菌柄>担孢子^[49-50]。蚁巢伞能广泛地利用多种碳源, 其中对麦芽糖与葡萄糖的利用相对较好; 氮源则是对蛋白胨、酵母膏或氨基酸的利用相对较好^[50-52]。固体和液体培养最适温度分别为 23 °C-25 °C 和 25 °C-28 °C; 最适 pH 为 4.5-5.0^[53-54]。在培养基中添加多种维生素或马铃薯、松针、蚁巢等天然材料的热水浸提物都对培养菌丝体生长有一定的促进作用^[52,55]。

在人工栽培方面, 国内主要通过两种方式进行研究, 一种为类腐生菌的栽培模式, 另一种为与白蚁互作的原生态栽培模式^[56]。类腐生菌的栽培模式是以平菇、香菇等腐生真菌的栽培方法为基础, 通过改良栽培料及培养条件以达到生产子实体的目的。目前赖井平、李林、余春喜、赵守光、孙思国等报道了基于该种模式下“鸡枞菌”驯化栽培成功的案例^[57-61]。在白蚁互作的原生态栽培模式中, 首先培养的是鸡枞菌的共生白蚁, 依靠白蚁的自然活动培养出鸡枞菌子实体。杨文兴及卢云发所发明的“鸡枞菌”栽培技术就是基于此栽培模式而产生的^[62-63]。

4 蚁巢伞与宿主白蚁的研究

4.1 蚁巢伞与白蚁的共生起源

国际上现在主要通过基因序列分析方法来研究非洲地区蚁巢伞与共生白蚁进化的相互关系。Definelicht 等发现白蚁种群与蚁巢伞种群都属于单系统发育^[64]。大约在 3 100 万年前, 真菌与白蚁在非洲雨林中开始形成共生关系。在非洲热带草原扩张前(渐新世), 共生体种群分布区域贯穿于非洲大陆与马达加斯加^[65]。Aanen 的研究表明, 白蚁与蚁巢伞的共生关系一次形成, 无二次驯化和逆向发生的过程; 蚁巢伞与白蚁的 4 个主要进化分支表明共生真菌曾在不同地域及宿主间广泛的传播。最典型的是在 240 万年前, 一群关系

密切的真菌共享了小白蚁属(*Microtermes*)、钩白蚁属(*Ancistrotermes*)、刺白蚁属(*Acanthotermes*)和聚刺白蚁属(*Synacanthotermes*)的白蚁, 这导致了真菌的宿主频繁的发生变化^[66]。这种更换宿主的过程可能解释了共生体种水平共生特异性低的现象。后来的研究发现, 非洲蚁巢伞种群至少发生过 3 次向亚洲的迁徙, 说明了亚洲地区的蚁巢伞起源于非洲, 而后形成的亚洲种群同样被认为可能回迁过非洲。这可能解释了非洲种群及亚洲种群间为何缺乏地理分化特性的问题。另外在这一时期里, 白蚁只发生过 2 次向亚洲的迁徙, 故推测出真菌的传播比白蚁的传播更具有独立性与自由性^[66]。

4.2 蚁巢伞与白蚁的共生类型

蚁巢伞中所有种都于白蚁建造的菌台中生长, 并且白蚁耕作的所有真菌都是这个属的; 蚁巢伞与白蚁相互依赖, 彼此离开了对方都不能长久生存^[7]。Grassé 和 Heim 曾指出蚁巢伞与共生白蚁具有严格的宿主特异性, 即一个寄主物种对应一个真菌物种^[2], 而 Wood 和 Chang 指出共生真菌具有一定的宿主特异性, 其共生关系并不是严格一对一的^[32,67]。针对共生体之间的相互关系, Definelicht 等指出蚁巢伞与白蚁的共生关系在种间表现为两种类型: (1) 高度专一型, 如某种蚁巢伞真菌只能与大白蚁(*Macrotermes natalensis*)产生共生关系, 而该种白蚁也只和该共生真菌共生; (2) 低特异型, 如多个种类的蚁巢伞能与褐色土白蚁(*Odontotermes badius*)产生共生关系^[68]。Aanen 等的研究表明, 共生群体中共生真菌的多样性要小于宿主白蚁的多样性; 共生体中真菌与白蚁在属间具有很高的共生特异性, 而种间则特异性相对较低^[69]。上述研究还指出, 共生性质还存在双向低特异性的类型, 例如小白蚁属(*Microtermes*)的 4 个种能广泛的共享同一地区的多种蚁巢伞^[69]。对于特异性产生的原因, Aanen

等指出可能是时间与空间隔离产生的,但更可能是白蚁自主选择的结果^[69]。

4.3 蚁巢伞与白蚁的共生生活过程

4.3.1 共生生活中的关系: 蚁巢伞与白蚁在共生形式中相互依赖。不论是白蚁还是真菌,在自然环境下尚未发现能够长期独立生存的个体或群体。白蚁为真菌提供了一个稳定、适宜、高效和无竞争的生长环境,同时真菌也供给了白蚁多种收益。目前认为真菌提供给白蚁的收益包括:(1) 改良了白蚁的食物质量,包括分解木质素,降低食物 C/N 比例及酚类物质的降解^[42,47];(2) 提供了更丰富的营养物质,包括白蚁取食富含 N 源的菌丝体或小白球^[30];(3) 提供了可获得性外源酶,如真菌胞外分泌大量木质素分解酶,补充了白蚁消化道中内生酶的不足^[70-71]。前两种共生特性在共生体中是普遍存在的,而第三种特性则是高度特异的^[71]。

Rohrman 和 Hyodo 发现在大白蚁属 (*Macrotermes*) 白蚁的蚁巢中存在高效的木质素降解酶,而该属白蚁与蚁巢伞真菌的共生特异性较强^[72-74]。Rouland-Lefèvre 根据共生真菌不同特性提出了一个新的分类方法:(1) 不产生消化酶;(2) 同时产生低聚糖和多糖消化酶;(3) 只产生多糖消化酶。不同宿主白蚁消化缺陷不同,对外源酶的需求也不同,而不同种类蚁巢伞能产生不同的酶与之适应,这提示白蚁与蚁巢伞之间共生性质的多样与白蚁从蚁巢伞中获取外源酶之间有一定联系^[71]。

在蚁巢伞子实体形成方面,有学者认为白蚁的取食活动对真菌子实体的发育有一定的抑制作用。当蚁巢中繁殖蚁纷飞完成后,白蚁数量将下降大概 40%,从而减少了白蚁对菌丝体的取食。这可能导致子实体发育的抑制程度降低,从而让菌丝有机会形成完整的成熟子实体^[75]。但这种说法也有不足之处。有研究表明,在一些种类

的繁殖蚁体内并没有发现分生孢子和菌丝,其在发育时早已停止取食真菌,故推测白蚁纷飞与取食抑制减弱之间没有密切的关系^[76]。另外,不论白蚁纷飞与否某些种类蚁巢伞始终都难以形成子实体;并且在人工培养环境下白蚁的抑制作用不存在,但菌丝体同样不形成子实体。上述现象产生的原因尚不能得到全面的解释。

4.3.2 蚁巢伞与白蚁的繁殖传播: 在互惠共生中,自然选择往往偏爱宿主,因其能限制共生者的遗传多样性,且在一个共生体中,谁控制了共生者的传播,谁就掌握了两者的精密性与共同进化的一个因素^[77]。

如图 1 所示,白蚁通过两种不同的方式传播蚁巢伞。这把白蚁分成了两类,即一类进行水平传播,一类进行垂直传播。目前发现仅有少部分种类进行垂直传播,包括小白蚁属 (*Microtermes*) 中所有种及东非白蚁 (*Macrotermes bellicosus*),而进行水平传播的白蚁种类很普遍。有趣的是,进行垂直传播的白蚁种类往往是与真菌共生特异性低的,而进行水平传播的白蚁种类则与真菌共生特异性较高^[66]。

图 1 外层大圈所示为水平传播过程。其中两性有翅繁殖蚁纷飞时不携带分生孢子或菌丝体,所以当交配完成后,雄蚁和雌蚁建立的新巢穴在一段时间内没有共生真菌^[76]。新巢穴形成后的几周是觅食蚁发育的时期,同时也是成熟蚁巢中子实体形成的时期,此时第一批发育成熟的觅食蚁正好可以收集到成熟子实体所散发出的担孢子 (1n)。担孢子在蚁巢中萌发,在新巢中形成共生关系^[48,76]。这种传播方式牵涉到一个问题,研究发现一个蚁巢中只生长一种蚁巢伞,而白蚁是如何减少从水平传播中获得的真菌担孢子种类至一个单一种的? Nobre 等指出这可能是白蚁通过“尝试”孢子或菌丝表面蛋白进行的一种主动的遗传筛选过程^[78]。

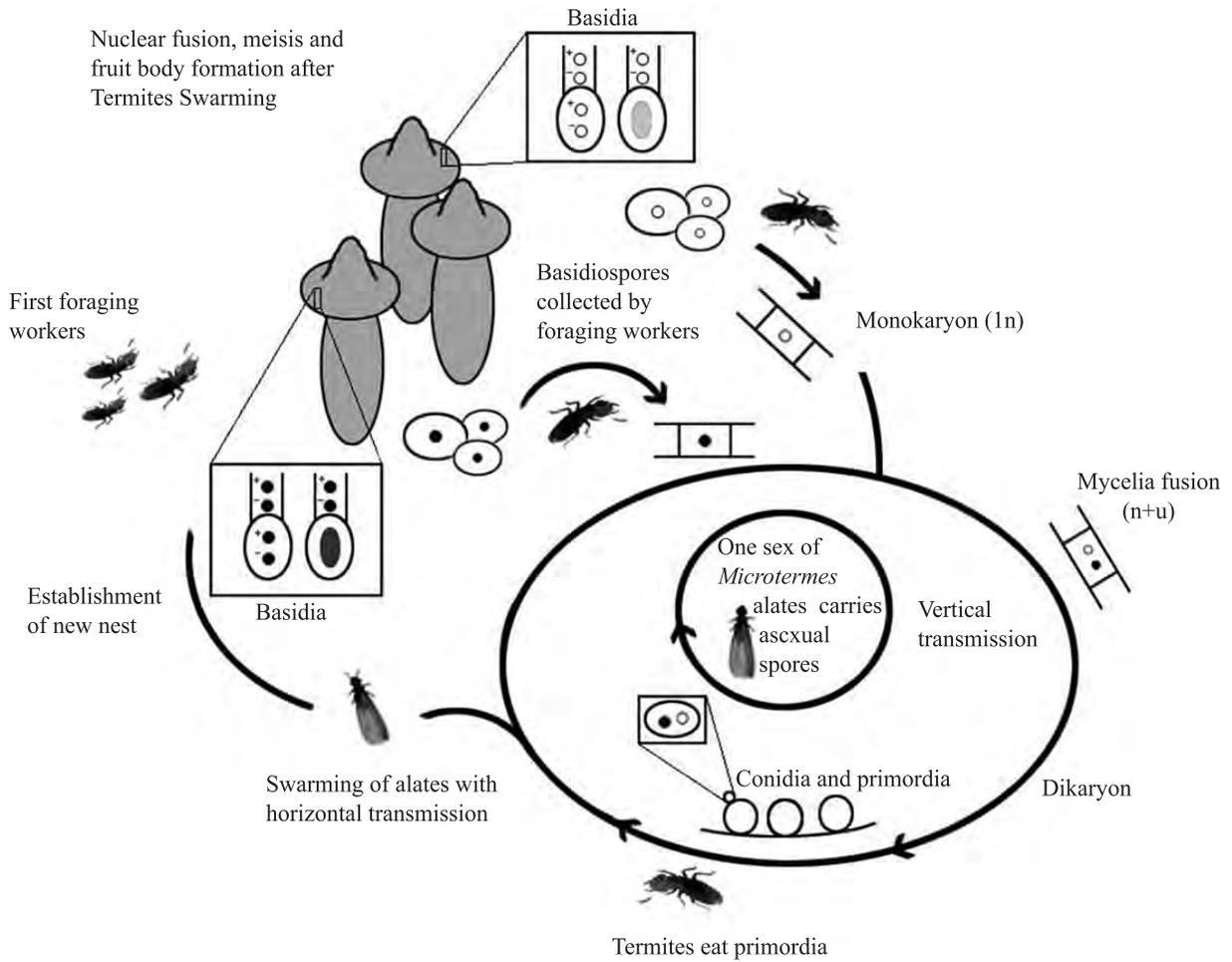


图 1 蚁巢伞与不同传播模式白蚁的生活关系史示意图
Fig. 1 The life cycle of *Termitomyces* with different transmission modes

图 1 小圈所示为垂直传播过程。其中有翅繁殖蚁从母巢(指传播方式为垂直传播的巢穴)中采集并携带分生孢子或菌丝体 (2n) 纷飞(在 *Microtermes* 中为雌性携带, 在 *M. bellicosus* 中为雄性携带)。当交配完成后, 雄蚁和雌蚁开始建立新巢穴, 其携带的分生孢子或菌丝体便在新巢穴中萌发, 在新巢中形成共生关系^[76]。在这一类传播形式所形成的共生巢中的真菌一般不会有子实体发生。Nobre 等指出其中可能存在一种子实体发生抑制机制^[48,78]。

通过研究白蚁传播共生真菌的模式表明, 水平传播是一个原始的传播模式, 该模式可能驱使

白蚁进化及衍生的垂直传播模式形成^[77]。

4.3.3 共生体对生态环境的影响: 目前人们普遍认为白蚁是一类毁坏森林、破坏木材的害虫。某些种类白蚁种群的扩张确实会造成严重的经济损失, 但是我们不能以偏概全。对人类经济生活破坏影响最大的是木栖白蚁, 相对于土栖白蚁而言, 我们应该更加关注于其对生态系统有利的一面。土栖白蚁与真菌的共生体系对生态的贡献包括分解凋落物、形成土壤有机质、促进土壤养分循环、调整土壤水力性能、防止水土流失、保护地表植被多样性、保护土壤动物与微生物生物多样性等^[26,79-81]。

5 问题与展望

对蚁巢伞的探索经历了一个多世纪,最近十几年才开始系统性的研究。其成果不断颠覆和完善了一大批共生理论,但其中还是有一些不足之处。

在分类研究方面,目前国际上已经确定蚁巢伞为离褶伞科下的一个分类群,并且喜白蚁伞菌都应包括在蚁巢伞中,不存在亚洲新属及小型属的分类。对于不同的分子标记,ITS 分子标记表现出在种间的良好分辨能力,而 nLSU-rDNA 与 mtSSU-rDNA 更适合于属水平以上的分类研究。由于历史文化原因,国内产的蚁巢伞子实体多数均被称为鸡枞菌,甚至某些外形相似的其他科属真菌子实体也会被认为是鸡枞菌。研究表明国内蚁巢伞存在很多重名与误名现象,这凸显出了形态学鉴定方法在物种分类上运用的局限性。筛选合适的分子标记,建立一个 DNA Barcoding 基因库用以快速鉴定蚁巢伞已迫在眉睫。这不仅解决了目前国内分类方面混乱的现象,也能够给历史文化中所指鸡枞菌寻找到对应的菌种根源,同时在对民间进行的食用、采集、交易过程也有一定的指导作用。值得注意的是,国外最初报道的 *Termitomyces albuminosus* 被证明并不是蚁巢伞,而是一个被错误命名的大环柄菇,即 *Macrolepiota albuminosa*^[82]。目前仍然有许多研究者在蚁巢伞的相关研究中继续沿用这个错误的名称,这类研究中所谓的 *T. albuminosus* 并不是准确的 *M. albuminosa*,而是某一种确切的蚁巢伞 (*Termitomyces* sp.)。这在中国尤其需要注意,因为 *M. albuminosa* 在中国是不存在分布的^[83]。

在化合物研究方面,一方面蚁巢伞生活史各阶段中分泌酶的特性被大量研究,这为工业发酵提取相应酶类进行广泛的运用打下了良好的基础;另一方面这类酶与白蚁生存的关系也被探

讨,对白蚁为何与蚁巢伞共生提供了一定的生理依据。但在后者的研究中没有进一步确定哪些种类的白蚁获得了外源酶,哪些没有获得,并且也没有更深入的分析所获得的外源酶种类及含量。根据繁殖蚁纷飞与子实体发生的时间关联我们推测,在原巢中有翅繁殖蚁形成的时期,巢穴中的白蚁就可能开始分泌一类促进子实体发育的生长因子,受到生长因子刺激的菌丝体则在繁殖蚁纷飞后开始大量形成子实体。蚁巢伞作为白腐类真菌,同化能力较强,蚁巢中提供其生长的物质及环境人工条件下同样能够提供,而人工环境下不能提供的则是这类白蚁特殊的分泌物,其可能是促进子实体的形成的关键物质。这类关键物质的存在与否可能解释了白蚁纷飞与子实体生成时间上的一致性,也可以解释为何进行垂直传播的白蚁巢中不会有子实体的发生。随着现代提纯和分离技术的不断发展,蚁巢中各种化合物分离鉴定将变得可能。蚁巢伞生长及子实体发育的过程中是否存在这一类关键物质,将会得到进一步阐明。

在菌丝体培养研究方面,虽然目前有报道称已经有个人或机构通过人工栽培方法培养出了“鸡枞菌”子实体,但值得怀疑的是其产物是分类学上的鸡枞菌还是形似鸡枞菌的其他科属真菌的子实体。另外,某些偶然情况下能获得鸡枞子实体的方法,其栽培机制是否有一定的可重复性和可大规模运用性还尚待验证。目前鸡枞菌人工驯化还只停留在菌丝体培养阶段,大规模栽培生产子实体还未能实现。随着子实体发生机制进一步的阐明,脱离白蚁人工大规模高效栽培鸡枞菌将可能成为现实。

在与白蚁的共生系统方面,已经发现白蚁与蚁巢伞的共生特性有多种类型,但其特异性差异的原因尚未被阐明。一种理论是根据白蚁消化能力缺陷与蚁巢伞产酶功能来解释,如多样型共生

真菌不区分培养底物,能产生多种酶,共生于多种白蚁,而专一型共生真菌则在特定培养底物下,产生单一的酶,只共生于一种白蚁;另外一种理论是根据白蚁的传播方式来解释,即垂直传播的白蚁种类特异性较低,而水平传播的种类特异性较高。目前这两种理论都不能很好的解释共生特异性差异的现象,而确定白蚁与蚁巢伞的共生特异性机制应综合以上两种理论来进一步探讨。随着分子进化、群体遗传与系统发育分析方法在共生系统领域的运用,蚁巢伞与白蚁共生的进化关系将会得到进一步揭示并可对其它物种间的共生关系研究起到借鉴作用。

在共生体的生态系统作用的研究方面,关于白蚁活动对提高土壤肥力、保护林区土壤微生物多样性、保护林区植被等领域的研究还是空白。这些都将会对生态保护与恢复方面的研究起到一定的建设性作用。

参 考 文 献

- [1] Kirk PM, Cannon PF, Minter DW, et al. Dictionary of the Fungi[M]. United Kingdom: CABI, 2011: 682-683.
- [2] Heim R. Termites et Champignons[M]. Paris: Boubée, 1977.
- [3] Batra LR, Batra SWT. Termite-fungus mutualism[M]. New York: Allanheld Osmun, 1979: 117-163.
- [4] Pegler DN, Vanhaecke M. *Termitomyces* of Southeast Asia[J]. Kew Bulletin, 1994, 49(4): 717-736.
- [5] 藏穆. 云南鸡枞菌属的分类与分布的研究[J]. 云南植物研究, 1981, 3(3): 367-378.
- [6] Petch T. Termite fungi, a résumé[J]. Gardens Peradeniya, 1913(5): 303-341.
- [7] Heim R. Nouvelles études descriptives sur les Agarics termitophiles d' Afrique tropicale[J]. Archives du Muséum Nationale d' Histoire Naturelle Paris, 1942, 6(18): 107-166.
- [8] Cléménçon H. Siderophilous granules in the basidia of Hymenomycetes[J]. Persoonia, 1978(10): 83-86.
- [9] Singer R. The *Agaricales* in Modern Taxonomy[M]. Koenigstein: Koeltz Scientific Books, 1986: 224-278.
- [10] Moncalvo JM, Vilgalys R, Redhead SA, et al. One hundred and seventeen clades of Euagarics[J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2002, 23(3): 357-400.
- [11] Frøslev TG, Aanen DK, Laessøe T, et al. Phylogenetic relationships of *Termitomyces* and related taxa[J]. Mycological Research, 2003, 107(11): 1277-1286.
- [12] Moncalvo JM, Rehner SA, Vilgalys R. Systematics of *Lyophyllum* section *Difformia* based on evidence from culture studies and ribosomal DNA sequences[J]. Mycologia, 1993, 85(5): 788-794.
- [13] Hofstetter V, Cléménçon H, Vilgalys R, et al. Phylogenetic analyses of the *Lyophylleae* (Agaricales, Basidiomycota) based on nuclear and mitochondrial rDNA sequences[J]. Mycological Research, 2002, 106(9): 1043-1059.
- [14] Zang M. *Sinotermitomyces*, A new genus of Amanitaceae from Yunnan, China[J]. Mycotaxon, 1981, 13(1): 171-174.
- [15] Pegler DN, Vanhaecke M. *Termitomyces* of Southeast Asia[J]. Kew Bulletin, 1994, 49(4): 717-736.
- [16] Wei TZ, Tang BH, Yao YJ, et al. A revision of *Sinotermitomyces*, a synonym of *Termitomyces* (Agaricales)[J]. Fungal Diversity, 2006(21): 225-237.
- [17] Wei TZ, Tang BH, Yao YJ. Revision of *Termitomyces* in China[J]. Mycotaxon, 2009, 108(29): 257-285.
- [18] Mau JL, Chang CN, Huang SJ, et al. Antioxidant properties of methanolic extracts from *Grifola frondosa*, *Morchella esculenta* and *Termitomyces albuminosus* mycelia[J]. Food Chemistry, 2004, 87(1): 111-118.
- [19] 王一心, 狄勇, 杨桂芝. 鸡枞菌在大鼠高胆固醇血症中的抗氧化作用[J]. 中国预防医学杂志, 2005, 6(1): 10-12.
- [20] 王一心, 杨桂芝, 狄勇. 鸡枞菌降血脂作用的实

- 验研究[J]. 中华临床医学研究杂志, 2003, 11(80): 13185-13186.
- [21] Mazmanc B, Mazmanci MA, Unyayar A, et al. Protective effect of *Funalia trogii* crude extract on deltamethrin-induced oxidative stress in rats[J]. Food Chemistry, 2011, 125(3): 1037-1040.
- [22] Lu YY, Ao ZH, Lu ZM, et al. Analgesic and anti-inflammatory effects of the dry matter of culture broth of *Termitomyces albuminosus* and its extracts[J]. Journal of Ethnopharmacology, 2008, 120(3): 432-436.
- [23] Mondal S, Chakraborty I, Pramanik M, et al. Structural studies of water-soluble polysaccharides of an edible mushroom, *Termitomyces eurhizus*. A reinvestigation[J]. Carbohydrate Research, 2004, 339(6): 1135-1140.
- [24] Adejumo TO, Awosanya OB. Proximate and mineral composition of four edible mushroom species from South Western Nigeria [J]. African Journal of Biotechnology, 2005, 4(10): 1084-1088.
- [25] Kansci G, Mossebo DC, Selatsa AB, et al. Nutrient content of some mushroom species of the genus *Termitomyces* consumed in Cameroon[J]. Food/Nahrung, 2003, 47(3): 213-216.
- [26] Aletor VA. Compositional studies on edible tropical species of mushrooms[J]. Food Chemistry, 1995, 54(3): 265-268.
- [27] Fasidl IO, Kadirl M. Changes in nutrient contents of two Nigerian mushrooms, *Termitomyces robustus* (Beeli) Heim and *Lentinus subnudus* Berk, during sporophore development[J]. Food/Nahrung, 1990, 34(5): 415-420.
- [28] Ogubldabla SK, Fagade OE. Nutritive value of some Nigerian edible mushrooms[j]. Food Chemistry, 1982, 8(4): 263-268.
- [29] Imevbore EA. Perspectives of snail farming in tropical Africa: the Nigerian situation[M]. Philippines: La Union, 1992.
- [30] Matsumoto T, Abe T. The role of termites in an equatorial rain forest ecosystem of west Malaysia[J]. Oecologia, 1979, 38(3): 261-274.
- [31] Whitford WG, Ludwig JA, Noblej C. The importance of subterranean termites in semi-arid ecosystems in south-eastern Australia[J]. Journal of Arid Environments, 1992, 408(22): 87-91.
- [32] Wood TG, Thomas RJ. The mutualistic association between Macrotermitinae and *Termitomyces* [M]. United Kingdom: Academic, 1989: 69-92.
- [33] Matoub M, Rouland-Lefèvre C. Purification and properties of the xylanases from the termite *Macrotermes bellicosus* and its symbiotic fungus *Termitomyces* sp.[J]. Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology, 1995, 112(4): 629-635.
- [34] Mukherjee M, Sengupta S. An inducible xylanase of the mushroom *Termitomyces clypeatus* differing from the xylanase/amylase produced in dextrin medium[J]. Journal of General Microbiology, 1985, 131(8): 1881-1885.
- [35] Ghosh AK, Banerjee PC, Sengupta S. Purification and properties of xylan hydrolase from mushroom *Termitomyces clypeatus*[J]. Biochimica et Biophysica Acta-Enzymology, 1980, 612(1): 143-152.
- [36] Mukherjee S, Khowala S. Regulation of Cellobiase Secretion in *Termitomyces clypeatus* by Co-Aggregation with Sucrase[J]. Current Microbiology, 2002, 45(1): 70-73.
- [37] Mukherjee S, Chowdhury S, Ghorai S, et al. Cellobiase from *Termitomyces clypeatus*: activity and secretion in presence of glycosylation inhibitors[J]. Biotechnology Letters, 2006, 28(21): 1773-1778.
- [38] Pal S, Banik SP, Ghorai S, et al. Increased enzyme secretion by 2-deoxy-D-glucose in presence of succinate by suppression of metabolic enzymes in *Termitomyces clypeatus*[J]. Carbohydrate Research, 2011, 346(15): 2426-2431.
- [39] Saha T, Ghosh D, Mukherjee S, et al. Cellobiose dehydrogenase production by the mycelial culture of the mushroom *Termitomyces clypeatus*[J]. Process Biochemistry, 2008, 43(6): 634-641.
- [40] Mukhopadhyay A, Hazraet PP, Sengupta T, et al. Acetyl esterase production by *Termitomyces clypeatus*[J]. Biotechnology Letters, 1997, 19(2): 159-161.
- [41] Swift MJ, Heal OW, Anderson JM. Decomposition in terrestrial ecosystems[M]. Oxford United

- Kingdom: Blackwell Scientific, 1979: 93–216.
- [42] Ohkuma M, Maeda Y, Johjima T, et al. Lignin degradation and roles of white rot fungi: Study on an efficient symbiotic system in fungus-growing termites and its application to bioremediation[J]. *Riken Review*, 2001(42): 39–42.
- [43] Johjima T, Ohkuma M, Kudo T. Isolation and cDNA cloning of novel hydrogen peroxide-dependent phenol oxidase from the basidiomycete *Termitomyces albuminosus*[J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2003, 61(3): 220–225.
- [44] Taprab Y, Johjima T, Maeda Y, et al. Symbiotic fungi produce laccases potentially involved in phenol degradation in fungus combs of fungus-growing termites in thailand[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2005, 71(12): 7692–7704.
- [45] Bose S, Mazumder S, Mukherjee M. Laccase production by the white-rot fungus *Termitomyces clypeatus*[J]. *Journal of Basic Microbiology*, 2007, 47(2): 127–31.
- [46] 陈楚璧. 鸡枞菌性模式的研究[J]. *中国食用菌*, 1995(5): 22–23.
- [47] Definelicht HH, Andersen A, Aanen DK, et al. *Termitomyces* sp. associated with the termite *Macrotermes natalensis* has a heterothallic mating system and multinucleate cells[J]. *Mycological Research*, 2005, 109(3): 314–318.
- [48] Aanen DK. As you reap, so shall you sow: coupling of harvesting and inoculating stabilizes the mutualism between termites and fungi[J]. *Biology Letters*, 2006, 2(2): 209–212.
- [49] 曾大兴, 谢和, 吴龙英. 几种分离鸡枞菌的方法研究[J]. *山地农业生物学报*, 1999, 18(2): 87–89.
- [50] 胡清秀. 五种鸡枞菌的分离培养试验[J]. *食用菌学报*, 2000, 7(3): 43–47.
- [51] 胡尚勤, 刘天贵, 李贤柏. 鸡枞菌最佳碳源与生长条件的研究[J]. *食用菌*, 2006(3): 11–12.
- [52] 贺新生, 梁福, 贾继东. 粗柄鸡枞菌菌丝体培养和无性繁殖过程研究初报[J]. *微生物学杂志*, 1996, 16(3): 26–31.
- [53] 胡尚勤, 刘天贵, 李贤柏. 鸡枞菌的培养条件研究[J]. *食品与生物技术学报*, 2008, 27(1): 68–70.
- [54] 罗晓妙. 液态发酵产鸡枞菌菌丝体的条件优化[J]. *食品科技*, 2010, 35(3): 29–33.
- [55] 李栋, 徐海梅, 李荣春. 蚁巢热水浸提物对鸡枞菌丝生长的影响[J]. *中国食用菌*, 2003, 22(3): 23–24.
- [56] 张玉金, 郭华春, 李荣春. 鸡枞的驯化栽培现状[J]. *微生物学报*, 2010, 50(10): 1288–1292.
- [57] 赖井平. 鸡枞菌的驯化与高产栽培[J]. *中国食用菌*, 1993, 12(3): 24–26.
- [58] 李林, 黄忠乾. 鸡枞菌驯化栽培实验[J]. *食用菌*, 1995, (6): 10.
- [59] 余春喜, 刘小康, 赵守光. 瓶栽鸡枞菌试验简报[J]. *食用菌*, 1997, 19(3): 32–33.
- [60] 赵守光, 刘小康, 陈明达, 等. 鸡枞菌引种驯化栽培试验[J]. *中国食用菌*, 1998, 17(3): 11–13.
- [61] 孙思国. 一种黑皮鸡枞菌生产方法: 中国, CN10115866[P]. 2007-12-26.
- [62] 杨文兴. 一种白蚁共生人工种植鸡枞的方法: 中国, CN10048724. [P]. 2006-10-16.
- [63] 卢云发. 一种与白蚁共生种植鸡枞的方法及蚁生鸡枞的配套种植法: 中国, CN10050211. [P] 2007-10-11.
- [64] Rouland-Lefèvre C, Diouf MN, Brauman A, et al. Phylogenetic relationships in *Termitomyces* (family Agaricaceae) based on the nucleotide sequence of ITS: a first approach to elucidate the evolutionary history of the symbiosis between fungus-growing termites and their fungi[J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2002, 22(3): 423–429.
- [65] Nobre T, Koné NA, Konaté S, et al. Dating the fungus-growing termites' mutualism shows a mixture between ancient codiversification and recent symbiont dispersal across divergent hosts[J]. *Molecular Ecology*, 2011, 20(12): 2619–2627.
- [66] Aanen DK, Eggleton P, Rouland-Lefèvre C, et al.

- The evolution of fungus-growing termites and their fungal mutualistic symbionts[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2002, 99(23): 14887–14892.
- [67] Chang ST, Khor GL, Ng CL, et al. Mushrooms: Producing single cell (microbial) proteins on lignocellulosic or other food and agricultural wastes[M]. New Delhi: Marcel Dekker, 1983: 573–604.
- [68] Definelicht HH, Boomsma JJ, Aanen DK. Asymmetric interaction specificity between two sympatric termites and their fungal symbionts[J]. Ecological Entomology, 2007, 32(1): 76–81.
- [69] Aanen DK, Ros VID, de Fine Licht HH, et al. Patterns of interaction specificity of fungus-growing termites and *Termitomyces* symbionts in South Africa[J]. BMC Evolutionary Biology, 2007(7): 115.
- [70] Martin MM, Martin JS. Cellulose digestion in the midgut of the fungus-growing termite *Macrotermes natalensis*: The role of acquired digestive enzymes[J]. Science, 1978, 199(4336): 1453–1455.
- [71] Rouland-Lefèvre C, Lenoira F, Lepageb M. The role of the symbiotic fungus in the digestive metabolism of several species of fungus-growing termites[J]. Comparative Biochemistry and Physiology, 1991, 99(4): 651–663.
- [72] Rohrmann GF. The origin, structure and nutritional importance of the comb in two species of Macrotermitinae (Insecta, Isoptera)[J]. Pedobiologia, 1978(18): 89–98.
- [73] Hyodo F, Inoue T, Azuma JI, et al. Role of the mutualistic fungus in lignin degradation in the fungus-growing termite *Macrotermes gilvus* (Isoptera; Macrotermitinae)[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2000, 32(5): 653–658.
- [74] Hyodo F, Tayasu I, Inoue T, et al. Differential role of symbiotic fungi in lignin degradation and food provision for fungus-growing termites (Macrotermitinae: Isoptera)[J]. Functional Ecology, 2003, 17(2): 186–193.
- [75] Wood TG, Sands WA. The role of termites in ecosystems[M]. United Kingdom: Cambridge University, 1978: 245–292.
- [76] Johnson RA, Thomas RJ, Wood TG, et al. The inoculation of the fungus comb in newly founded colonies of some species of the Macrotermitinae (Isoptera) from Nigeria[J]. Journal of Natural History, 1981, 15(5): 751–756.
- [77] Korb J, Aanen DK. The evolution of uniparental transmission of fungal symbionts in fungus-growing termites (Macrotermitinae)[J]. Behavioral Ecology and Sociobiology, 2003, 53(2): 65–71.
- [78] Nobre T, Fernande C, Boomsma JJ, et al. Farming termites determine the genetic population structure of *Termitomyces* fungal symbionts[J]. Molecular Ecology, 2011, 20(9): 2023–2033.
- [79] Freymann BP, de Visser SN, Olf H. Spatial and temporal hotspots of termite-driven decomposition in the Serengeti[J]. Ecography, 2010, 33(3): 443–450.
- [80] Anand M, Gonzalez A, Guichard F, et al. Ecological systems as complex systems: challenges for an emerging science[J]. Diversity, 2010(2): 395–410.
- [81] Jouquet P, Traoré S, Choosai C, et al. Influence of termites on ecosystem functioning. Ecosystem services provided by termites[J]. European Journal of Soil Biology, 2011, 47(4): 215–222.
- [82] Pegler DN, Rayner RW. A contribution to the Agaric flora of Kenya[J]. Kew Bulletin, 1969, 23(3): 347–412.
- [83] Ge ZW, Yang ZL, Vellinga EC. The genus *Macrolepiota* (Agaricaceae, Basidiomycota) in China[J]. Fungal Diversity, 2010, 45(1): 81–98.