

噬线虫真菌研究进展^{*}

王泊理 高学彪

(华南农业大学植物线虫研究室, 广州 510642)

摘要 介绍了噬线虫真菌的作用方式、营养、活性影响因子、提高防治效果的途径及有关研究进展。

关键词 噬线虫真菌; 线虫; 捕食; 寄生; 生物防治

中图分类号 S 476.19

线虫对农作物、林木和食用菌等都可造成严重为害。轮作、种植抗病品种和改进栽培措施等方法对线虫有不同程度的防效, 但都有较大的局限性。而使用杀线剂易造成环境污染, 生态效益差。因此, 近 10 多年来, 植物病原线虫的生物防治便成了植物线虫病综合治理研究的前沿和热点之一。在植物线虫的生物防治中, 噬线虫真菌在种类上和区域分布上均占有极大的优势。它们主要存在于节丛孢属(*Arthrobotrys*), 隔指孢属(*Dactyella*), 掘氏梅里属(*Drechmeria*), 镰刀菌属(*Fusarium*), 钩丝孢属(*Harposporium*), 小毛菌属(*Hirsutella*), 串孢壶菌属(*Myzocytiium*), 单顶孢属(*Monacrosporium*), *Nematoctonus*, 拟青霉属(*Paecilomyces*), 瓶霉属(*Phialophora*), *Streptomyces*, 单端孢属(*Trichothecium*), 轮枝菌属(*Verticillium*)等属中。其中以节丛孢属、镰刀菌属、单顶孢属、拟青霉属和轮枝菌属等属出现的频率较高。有关噬线虫真菌的种类, 刘杏忠(1991)作过详细介绍。

许多国家利用噬线虫真菌来防治危害严重的线虫已取得一定成就。Cayrol 等(1978)成功地应用噬线虫真菌 *Arthrobotrys robusta* 防治双孢蘑菇(*Agaricus bisporus*)的菌丝基线虫(*Ditylenchus myceliophagus*), 使蘑菇产量比对照提高 25%, 这样好的生防效果在植病领域是不多见的。目前, 淡紫拟青霉(*Paecilomyces lilacinus*)已在菲律宾形成商品生物杀线剂(bionematicide)用于防治马铃薯线虫病, 商品名为 Biocn。圆锥掘氏梅里霉(*Drechmeria coniospora*)在瑞士已用于根结线虫的生物防治, 节丛孢菌(*Arthrobotrys* sp.) 在法国也已开发成商品菌剂 Royale 350。我国噬线虫真菌研究起步较晚, 目前研究较多的是利用淡紫拟青霉防治大豆孢囊线虫和南方根结线虫以及利用厚垣孢轮枝菌(*V. chlamydosporium*)防治南方根结线虫。本文对噬线虫真菌的作用方式、营养和防治效果的一些基本问题及研究进展进行扼要讨论。

1 噬线虫真菌的作用方式

根据作用方式的差异, 噬线虫真菌可分为捕食性真菌、内寄生真菌、机会真菌和分泌毒素的真菌 4 类。

1.1 捕食性真菌

捕食性真菌是能产生各种捕捉器来捕捉线虫的真菌。根据捕捉器的不同, 可分为粘着性捕捉器真菌和环状捕捉器真菌 2 类。

产生粘着性捕捉器的真菌。这类真菌可产生下述5种类型的粘着性捕捉器：(1)粘着性菌丝；(2)粘着性菌丝分枝；(3)简单粘着网：相邻菌丝互相攀缠，形成梯状物；(4)立体粘着网：菌丝分枝延伸曲折，互相攀缠成更复杂的立体网状物；(5)粘着球：由2~3个柄细胞连结在菌丝上的球状物。这些粘着性捕捉器能分泌粘液，线虫与之接触即被紧紧粘住。Saikawa (1985)认为粘性物质是类多糖——蛋白质复合体。被粘住的线虫经过一段时间的挣扎，即被菌丝穿透几丁质表皮，并形成侵入球及营养菌丝，吸收线虫体内的内含物，使线虫消解。

产生环状捕捉器的真菌。环状捕捉器是由3个弓形细胞构成的环状物，由2~3个柄细胞系在菌丝上。环状捕捉器分为2种类型，一种是收缩性捕环，线虫进入捕环中，只需经历1/10 s，3个弓形细胞立即收缩拢来，将线虫勒住(Comandon et al, 1938)。这种捕环细胞对摩擦非常敏感，一旦受到线虫的摩擦，细胞壁的结构就发生变化，对水的渗透性增强，它们突然膨胀为原来体积的3倍，并且主要向内侧膨胀，这样环内的孔隙就大大缩小而缚住线虫(张克勤等，1989)。另一种为非收缩性捕环，线虫头部进入环中就被套住，由于激烈挣扎，使捕环从柄细胞上脱落下来，套在线虫虫体上(Drechsler, 1937)。近来的研究表明 *Dactylella leptospora* 的非收缩性捕环环内也具有一层粘性物质(Saikawa, 1985)。线虫被捕环套住以后，菌丝从环细胞生长出来，通过机械和酶的作用，侵入线虫体内并吸收其内含物。

1.2 内寄生真菌

内寄生真菌产生各种孢子，以多种方式进入线虫虫体并大量繁殖使线虫死亡。内寄生真菌孢子能以下述3种方式进入线虫体内。一是孢子粘附于线虫体表，降解几丁质表皮，直接侵入。二是孢子从线虫生殖孔、排泄孔和肛门等孔口侵入。三是孢子被线虫吞食时，附着于口腔或食道，这是一个被动侵入的过程。刘杏忠(1991)依据孢子特性将内寄生真菌孢子分为成囊孢子、粘性孢子和吞食孢子3种类型。

有些真菌还能寄生线虫的卵。卵壁的主要成份是几丁质，线虫的卵壳中含有约1 μm 厚的几丁质层。有的真菌在寄生线虫卵的过程中，表现出几丁质酶降解几丁质的特性(林茂松，1990；肖炎农等，1997)。肖炎农等(1997)报道淡紫拟青霉几丁质酶能增加南方根结线虫卵的孵化率，这可能是线虫为了适应不良环境的结果，卵壳被降解，失去保护的卵就尽快孵化成幼虫。卵被寄生后，内含物完全被菌丝取代。

1.3 机会真菌

有些真菌能定殖于球形胞囊线虫(*Globodera* spp.)、胞囊线虫(*Heterodera* spp.)和根结线虫(*Meloidogyne* spp.)等固定性内寄生线虫的繁殖体上，有的研究者称之为机会真菌(opportunistic fungi)(刘杏忠，1991)，这类真菌能侵染根内和根表以及土壤中的繁殖体(Rodriguez-Kabana et al, 1988；刘杏忠，1991)。Galper等(1991)报道，*Cunninghamella elegans* 可以产生胶原蛋白酶，这种真菌在胶原蛋白培养基上的培养滤液可以抑制爪哇根结线虫卵的孵化，影响幼虫的活动和侵入(Domsch et al, 1980)。这类真菌并不明显地寄生胞囊线虫，但它们可以定殖于胞囊上，利用胞囊内的营养物生长，同时产生多种酶抑制卵的孵化(Galper et al, 1991；刘维志等，1996)。

1.4 分泌毒素的真菌

有些真菌在侵入线虫之前能分泌一些杀死线虫的物质。如部分产生捕环的真菌能释放氨，当即杀死捕获的线虫(田村弘忠，1979)。Djian等(1991)报道，淡紫拟青霉产生的醋酸具有一定的杀线虫作用。

噬线虫真菌还可产生毒素杀死线虫，目前仅知担子菌纲(Basidiomycetes)中有部分真菌能产

生杀死线虫的毒素, 如糙皮侧耳(*Pleurotus ostreatus*)和 *Hyphoderma albicans* 等。糙皮侧耳的分泌细胞所产生的微小的毒素液滴杀死线虫后, 菌丝便从线虫的自然孔口侵入(Barron et al, 1987)。目前关于产生杀线虫毒素的机制尚不清楚。

2 噬线虫真菌的营养

Cooke(1968)通过对捕食性真菌在土壤中的腐生和捕食能力进行了一系列研究, 发现捕食线虫的真菌在普通的土壤中处于低代谢状态, 营养不充足时, 没有捕食活性, 而加入有机质后, 在初期捕食线虫真菌为腐生生长, 在后期由于营养竞争可进入捕食阶段。

一般以产生粘着网的捕食性真菌生长得最好, 其次是产生粘着性分枝菌丝或粘着球的真菌, 而产生捕环的真菌生长缓慢。这是因为产生粘着网的真菌食谱较广, 腐生能力强且生长快; 产生捕环的真菌则反之(Cooke, 1968)。pH 值对噬线虫真菌的生长也有影响, 产生粘网的真菌在 pH4~8 范围内都能生长良好, 产生捕环的真菌嗜酸性。产生粘着网的真菌易于利用多糖养分, 产生捕环的真菌对多糖养分的利用能力很差, 利用亚硝酸盐的能力也相当弱(田村弘忠, 1979)。由此推测, 产生捕环的真菌可能需从线虫获得氮素养分, 有赖于线虫而生存。对于产生粘着网的真菌而言, 捕食线虫只不过是对其营养的有益补充。此外, 内寄生真菌 *Catenaria anguillulae* 经过在琼脂培养基上多次培养后, 便丧失了对线虫的致病性(Vob et al, 1990), 这一现象在专性寄生线虫的真菌中常见。

3 噬线虫真菌活性的影响因子

早在 30 年代, Couch(1937)发现线虫可诱发捕捉器官的形成。田村弘忠(1979)研究表明, 跳虫、蚯蚓、螨、昆虫等动物及其排泄物的刺激能诱导真菌产生捕捉器官。另外, 猪粪、兔粪的浸出液对 *V. insectorum* 的生长、产孢和孢子萌发均有积极影响(何胜洋等, 1987)。

这些捕捉器的刺激源为氨基酸, 其中缬氨酸、亮氨酸及异亮氨酸均有活性, 以缬氨酸最有效。肽也能诱导节丛孢菌捕捉器官的形成, 而活线虫更有效(Nordbring-Hertz, 1973;)。

土壤因子对噬线虫真菌有着更为直接的影响, 噬线虫真菌的丰富度与土壤含沙量和有机质含量以及土壤 pH 值有关; 在沙性、有机质含量高以及偏酸性土壤中, 噬线虫真菌较丰富(刘杏忠, 1991)。此外, 土壤湿度对噬线虫真菌活性也有影响, 土壤湿度过高或过低都影响真菌对线虫的侵染。一方面土壤湿度过高或过低会影响线虫的活动性, 使线虫与真菌接触的机会减少(Timper et al, 1993); 另一方面由于水份含量过高, 填满了真菌生活的土壤孔隙, 使真菌的生活史受到影响, 如可使一种小毛菌(*Hirsutella rhossiliensis*)产生菌丝但不产孢(Jaffee et al, 1992)。

不同的培养基也会影响真菌的寄生能力。Godoy 等(1982)在几丁质培养基上测定, 腐皮镰刀菌(*Fusarium solani*)对大豆胞囊线虫的卵无寄生能力, 但在 PDA 培养基及在水洋菜平板上则可以寄生(Ginitis et al, 1983; 林茂松, 1990)。

4 提高防效的途径

目前, 大多数噬线虫真菌限于在实验室或小区范围内研究和应用。提高噬线虫真菌对线虫的防效是达到大田应用目的的一个关键。

首先, 2 种菌剂混合使用可明显提高防效。有些细菌如穿刺巴氏菌(*Pasteuria penetrans*)可寄生线虫, 破坏雌虫生殖系统, 使之丧失产卵能力, 噬线虫真菌与之共同使用, 防效显著。将淡紫拟青霉与穿刺巴氏菌混合使用防治南方根结线虫, 在小区实验中已取得相当好的效果, 2

种菌剂混用后使大豆增产 160% (Dube et al, 1987). 另外, 捕食性真菌对迁移运动中的线虫捕食率高, 而寄生性真菌对于静态发育阶段的线虫具有较高的侵染能力 (钱振官等, 1993), 2 种菌剂混合使用或选择恰当的时期分别施用, 有可能发挥各自的优势, 提高防效.

其次, 在土壤中施用有机肥或有机物, 如切碎的菠萝叶、鸡粪、猪粪和兔粪的浸出液等, 可使菌丝生长加快, 捕食率提高. 由于一些植物如印楝和曼陀罗对线虫有防治作用, 但不会杀死真菌, 所以在真菌中加入一些植物性杀线虫物质如印楝饼 (neem cake) 和曼陀罗粉 (datura powder) 混合使用, 可明显提高防效 (Ehteshamul-Haque et al, 1996). 一些农业措施配合使用也能产生良好效果, 如在土壤中施用生防真菌的同时, 将种子或薯块浸蘸菌液, 调节土壤湿度和 pH 值等都可起到一定作用 (Timper et al, 1993). 因此, 在噬线虫真菌的大田中, 不应仅单一追求真菌的高毒力, 而宜将多种防治方法有机结合起来, 综合治理.

5 结语

噬线虫真菌资源丰富, 分布广泛, 但它们受土壤生态环境因子的影响很大, 要形成商品菌剂, 广泛应用到大田之中, 是一个复杂的过程. 因此, 应进一步开展资源调查, 进行噬线虫真菌的分类学、生理学和生态学等领域的研究; 同时, 特别需要加强对噬线虫真菌在田间动态变化的研究以及方法和技术的创新与完善, 并应用新的方法和技术对影响噬线虫真菌定殖、繁育和存活的因子进行深入研究. 随着分子生物学的发展, 可以探索利用产生毒素的真菌, 应用转基因技术使更多的真菌能产生毒素, 提高防效. 另外, 也可以探索利用原生质体融合技术选育优良菌株, 开发出优良的菌剂.

目前, 国内外研究较多的是淡紫拟青霉和节丛孢菌, 而厚垣孢轮枝菌也是极有可能较早开发成商品菌剂的噬线虫真菌之一. 预计噬线虫真菌的研究和开发利用将具有广阔的前景.

致谢 华南农业大学真菌研究室姜子德副教授审阅全文并提出宝贵意见, 谨此致谢.

参 考 文 献

- 刘杏忠. 1991. 中国食线虫真菌的分类学及生态学研究: [学位论文]. 北京: 北京农业大学植保系
- 刘维志, 王克宁, 段玉玺, 等. 1996. 定殖于大豆孢囊上小克银汉霉的两个种. 中国生物防治, 12(1): 47
- 张克勤, 周 薇, 何世川, 等. 1989. 真菌和细菌在线虫生防中的作用及研究进展. 杀虫微生物, (3): 59
- 肖炎农, 王明祖, 王道本. 1997. 淡紫拟青霉几丁质酶对南方根结线虫的影响. 中国生物防治, 13(1): 29~31
- 何胜洋, 葛起新. 1987. 南方根结线虫的寄生真菌——虫生轮枝菌生物学特性的研究. 植物保护学报, 14(1): 29~32
- 林茂松. 1990. 真菌寄生大豆孢囊线虫的初步研究. 生物防治通报, 6(1): 38~41
- 钱振官, 张大业, 马承铸, 等. 1993. 节丛孢菌和褶生轮菌对根结线虫的致病力. 生物防治通报, 9(2): 91~92
- 田村弘忠. 1980. 松干线虫捕捉菌. 孙家华译. 见: 中国科学技术情报研究所重庆分所编. 生物防治 (四). 重庆: 科学技术文献出版社重庆分社, 54~57
- Barron G L, Thorn R G. 1987. Destruction of nematodes by species of *Pleurotus*. Can J Bot (65): 774~778
- Cayrol J C, Frankowski J P. 1978. Lutte contre les nematodes mycophages des champignonnières a l'aide d'un hyphomycete predateur du genre *Arthrobotrys*. Mushr Sci X, (part III): 407~413
- Comandon J, Fonbrune P. 1938. Recherches experimentales sur les champignons predateurs de nematodes. C R Soc Biol Paris (129): 620
- Cooke R C. 1968. Relationship between nematode-destroying fungi and soil-borne phytonematodes. Phytopathology, (58): 909~913

- Couch J N. 1937. The formation and operation of the traps in the nematode catching fungus *Dactylella bembicoides* Drechsler. *J Elisha Mitch Sci Soc*, 53: 301 ~ 309
- Djian C, Pijrowski L, Ponchet M, et al. 1991. Acetic acid: a selective metabolite from culture filtrates of *Paecilomyces lilacinus* (Thom) Samon and *Trichoderma longi branchiatum* Rifai. *Nematologica*, (37): 101 ~ 112
- Domsch K H, Gams W. 1980. Compendium of soil fungi. London: Academic Press Ltd 236 ~ 241
- Drechsler C. 1937. Some hyphomycetes that prey on free-living terricolous nematodes. *Mycologia*, (29): 447 ~ 552
- Dube B, Grover C, Smart J R. 1987. Biological control of *Meloidogyne incognita* by *Paecilomyces lilacinus* and *Pasteuria penetrans*. *J Nematology*, 19(2): 222 ~ 227
- Ehteshamul-Haque S, Abid M, Sultana V, et al. 1996. Use of organic amendments on the efficacy of biocontrol agents in the control of root rot and root knot disease complex of okra. *Nematol mediterr*, (24): 13 ~ 16
- Galper S, Cohnm E, Spiegel Y, et al. 1991. A collagenolytic fungus *luning hamella elegans* for biological control of plant-parasitic nematodes. *J Nematology*, (23): 269 ~ 274
- Ginitis B O, Morgan-Jones G, Rodriguez-Kabana R. 1983. Fungi associated with several developmental stages of *Heterodera glycines* from an Alabama soil. *Nematropica*, (13): 181 ~ 200
- Godoy G, Rodriguez-Kabana R, Morgan-Jones G. 1982. Parasitism of eggs of *Heterodera glycines* and *Meloidogyne arenaria* by fungi isolated from cyst of *H. glycines*. *Nematropica*, (12): 111 ~ 119
- Jaffee B A, Muldoon A E, Tedford. 1992. Trap production by nematophagous fungi growing from parasitized nematodes. *J Nematology*, 26(2): 152 ~ 161
- Nordbring Hertz B. 1973. Peptide-induced morphogenesis in the nematode trapping fungus *Arthrobotrys oligospora*. *Physiologia Plantarum*, (29): 223 ~ 233
- Rodriguez-Kabana R, Morgan-Jones G. 1988. Potential for nematode control by mycofloras endemic in the tropics. *J Nematology*, (20): 191 ~ 203
- Saikawa M. 1985. Ultrastructural features of the monconstricting ring-trap in *Dactylella leptospora*. *Trans Mycol Soc JPN*, (26): 209 ~ 213
- Timper P, Brodie B B. 1993. Infection of *Pratylenchus penetrans* by nematode-pathogenic fungi. *J Nematology*, 25(2): 297 ~ 302
- Vob B, Wyss U. 1990. Variation between strains of the nematophagous endoparasitic fungus *Catenaria anguillulae* Sorkin: I Factors affecting parasitism *in vitro*. *J Plant Dis Prot*, (97): 416 ~ 430

PROGRESSES IN THE STUDIES OF NEMATOPHAGOUS FUNGI

Wang Boli Gao Xuebiao

(Lab. of Plant Nematology, South China Agric. Univ., Guangzhou, 510642)

Abstract

The progresses in the studies of nematophagous fungi, including their nutrition, the factors affecting their activities and the ways to increase their efficacy in the management of nematodes were introduced in the paper. In addition, the ways of nematophagous fungi attacking nematodes were reviewed. The development trends of the studies of nematophagous fungi were also discussed.

Key words nematophagous fungi; nematode; predation; parasitism; biocontrol

[责任编辑 柴 焰]