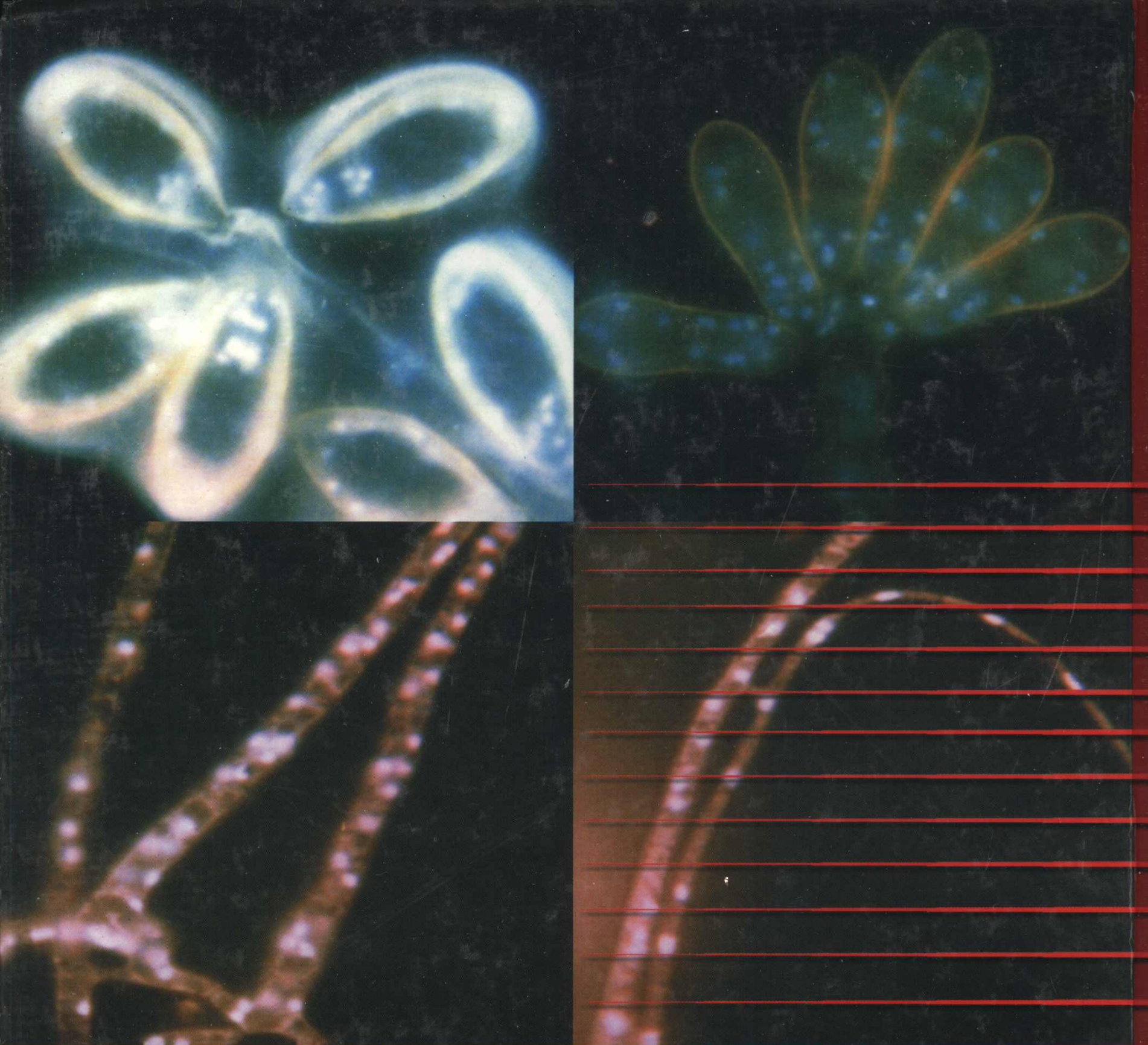




ISBN 7-5046-3066-7



9 787504 630667 >

ISBN 7-5046-3066-7

Q·101 定价: 50.00 元

食线虫菌物生物学

张克勤 刘杏忠 李天飞 著

中国科学技术出版社

·北 京·

图书在版编目(CIP)数据

食线虫菌物生物学/张克勤等著. —北京: 中国科学技术出版社, 2001.4
ISBN 7-5046-3066-7

I.食... II.张... III.菌物学-生物学 IV.Q939.13

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2001)第 18790 号

中国科学技术出版社出版
北京海淀区中关村南大街 16 号 邮政编码: 100081
电话: 62179148 62173865
新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售
北京市卫顺印刷厂印刷

*

开本: 787 毫米 × 1092 毫米 1/16 插页: 1 页 印张: 14.5 字数: 360 千字
2001 年 9 月第 1 版 2001 年 9 月第 1 次印刷
印数: 1-1000 册 定价: 50.00 元

(凡购买本社的图书, 如有缺页、倒页、脱页者, 本社发行部负责调换)

序 言

植物病虫害的生物防治在人类保护环境,亦即保护人类自身的行动中具有重要意义。对于食线虫菌物生物学的研究,以及利用食线虫菌物进行线虫病防治的研究是生物防治的重要组成部分。

作者在利用食线虫菌物防治线虫病的研究中,结合防治线虫优良菌种的选育,对食线虫菌物生物学及其与线虫之间的相互关系进行了比较全面而系统的科学研究。在此基础上,结合国外该领域的研究进展,在食线虫菌物生物学的各个领域进行了全方位的、各层次的和系统的论述。

《食线虫菌物生物学》是作者在进行食线虫菌物的应用与基础研究中的系列论著之一。作者通过包括《食线虫菌物生物学》在内的系列论著,进一步丰富了人们对食线虫菌物的知识,使我国食线虫菌物的应用与基础研究与世界学术研究前沿接轨。

作者以其科学成果和科学论著展示出点面结合的典范。在科学研究中,既要有点,又要有面,点面结合,方能不断深入,有所发现。所谓点,是指针对一个比较狭窄领域的专门科学问题深入下去。所谓面,是指比较广泛的科学知识领域。在科学研究中切忌一头陷入点的深入,而忽视了对广泛科学知识的掌握。否则,便会钻入牛角尖而不能自拔。众所周知,科学的想像力是创新的灵魂。爱因斯坦关于在特定情况下的想像力比知识更重要的名言,我想,正是指在掌握广泛科学知识前提下的想像力。只有点的狭窄专长,而无相邻科学领域,所谓面的,广阔知识,便不可能产生导致创新的科学想像力。没有科学的想像力,便不会有科学的创新。然而,不掌握科学知识的想像力,算不上科学的想像力,只能是胡思乱想。

《食线虫菌物生物学》使我看到了我国年轻科学人才的希望。我期盼着我国食线虫菌物的应用与基础研究传来更多创新硕果。

中国科学院院士 魏江春

2001年6月20日于北京中关村

前 言

自 Lohde 1874 年首次发现醋线虫钩丝孢 (*Harposporium anguillulae* Zopf) 寄生醋线虫 (*Anguillula* sp.), 揭示了食线虫菌物与线虫关系的神秘面纱以来, 食线虫菌物的研究受到了极大的关注。人们试图利用这类有益菌防治有害的线虫, Linford 1937 年利用捕食线虫菌物来防治植物病原线虫, 推动了捕食线虫菌物研究工作的向前发展。早期的研究主要是在法国、美国、英国和前苏联, 他们在分类学和生态学研究方面作出了较大贡献, 但在利用食线虫菌物防治植物病原线虫方面进展不大。本世纪 70 年代由于发现抑制性土壤 (suppression soil) 导致的禾谷类胞囊线虫自然衰退现象, 又掀起了线虫生防的新热潮, 目前已有多种线虫生防制剂注册并在不同国家应用, 但仍未得到普遍接受和推广, 大田防效的不稳定性是其受限因子之一。通过生防实践, 人们更加注重食线虫菌物与线虫的相互关系, 生防制剂施入土壤后的生态学问题, 以及利用食线虫菌物的代谢产物开发出更加稳定的线虫生防制剂。本书试图结合作者的研究成果, 对食线虫菌物生物学方面的资料进行全面的收集、整理、提炼、加工, 以展现该领域研究的当代水平和概貌。

本书较全面系统地阐述了食线虫菌物的多样性、食线虫菌物的生理学、捕食器的形态建成、捕食器相关基因的克隆研究进展、食线虫菌物与线虫相互关系、食线虫菌物生态学、食线虫产毒菌物及其次生代谢物、食线虫菌物的生长与繁殖、食线虫菌物的遗传与变异、食线虫菌物分子系统学、食线虫菌物的超微结构、食线虫菌物的研究方法, 以及线虫的生物防治。书末附有目前全世界已报道捕食线虫菌物统计表; 定殖于线虫雌虫、胞囊上的机会菌物统计表和种属学名索引表。

本书适用于综合性大学生物系、微生物系、农业院校植保系等有关微生物专业的学生和研究生学习和进修, 同时, 也可供大专院校从事菌物教学和研究的教师和科技人员参考。

本书是国家自然科学基金委、国家科学技术部、云南省科技厅、教育部“微生物资源研究开放重点实验室”、云南大学“211 工程”项目的成果汇集。部分插图引用原文作者, 台湾省的曾显雄教授惠赠了捕食器超微结构的电镜照片。我国著名菌物学家, 作者已故导师裘维蕃院士生前曾精心指导了研究工作, 此书的出版无疑是对裘先生的最好怀念。在此书的研究、出版过程中还得到了魏江春院士的关怀指导并欣然命笔为本书赠序。莫明和博士主笔食线虫菌物生态学、董锦艳助研主笔产毒菌物及其次生代谢物、马锐硕士主笔超微结构初稿、夏振远助研主笔研究方法初稿、祝明亮博士整理了食线虫菌物多样性一章, 李国红博士整理了参考文献。此外, 刘勇、夏振远、祝明亮、莫笑焱、杨树军、缪作清、吴颖运、赵明莲、孙漫红、陶刚、张拥华、李国红、莫明和、杨雪清、纪开芳、周薇等同事为本书的初稿和清稿付出了艰辛的劳动。云南大学、中国农科院生物防治研究所、云南省烟草科学研究院农业研究所、中国科学院微生物研究所真菌地衣系统学开放实验室、农业部农作物病虫害生物防治资源研究与利用实验室等单位给予了大力支持。没有这些支持和帮助本书不可能顺利付梓面世, 在此作者深表最诚挚的感谢! 限于作者水平, 错误、遗漏难免, 敬请读者不吝斧正。

著者

2001 年 3 月

目 录

第一章 绪论	(1)
1 回顾历史	(1)
1.1 诞生时期(1839~1890)	(1)
1.2 发育时期(1911~1979)	(3)
1.3 成熟时期(1978~今)	(5)
2 食线虫菌物的概念	(6)
2.1 捕食菌物	(6)
2.2 内寄生菌物	(7)
2.3 机会菌物	(7)
2.4 产毒菌物	(8)
3 食线虫菌物靶标——线虫	(8)
3.1 植物寄生线虫的基本形态结构	(8)
3.2 生活史	(11)
3.3 线虫与作物的关系	(11)
第二章 食线虫菌物生物多样性	(13)
1 形态结构多样性	(13)
2.1 食线虫菌物菌丝形态多样性	(13)
2.2 食线虫菌物分生孢子梗形态多样性	(14)
2.3 食线虫菌物孢子形态多样性	(14)
2.4 食线虫菌物厚垣孢子形态多样性	(17)
2.5 食线虫菌物捕食器形态多样性	(17)
3 物种多样性	(21)
3.1 捕食菌物的物种多样性	(21)
3.2 内寄生菌物的物种多样性	(21)
3.3 产毒菌物的物种多样性	(21)
3.4 机会菌物的物种多样性	(22)
4 生活史多样性	(22)
4.1 霜族单顶孢(<i>Monacrosporium psychrophilum</i>)生活史	(23)
4.2 串孢壶菌属(<i>Myzocyttium</i>)生活史	(24)
4.3 袋孢广角捕虫霉(<i>Euryancale marsipospora</i>)生活史	(25)
4.4 线虫钩丝孢(<i>Harposporium anguillulae</i>)生活史	(25)
5 生态多样性	(26)
6 功能多样性	(28)

第三章 食线虫菌物生理	(30)
1 营养	(30)
1.1 捕食线虫菌物	(30)
1.2 内寄生菌物及机会菌物	(33)
2 某些特殊食线虫菌物的营养要求	(33)
2.1 <i>Nematophthora gynophila</i>	(33)
2.2 <i>Myzocytiium</i> spp.	(34)
2.3 <i>Rhopalomyces elegans</i>	(34)
3 代谢	(34)
3.1 纤维素酶	(34)
3.2 胶原酶	(35)
3.3 丝氨酸蛋白酶类	(35)
3.4 几丁质酶	(37)
4 环境因子的影响	(37)
第四章 形态建成	(39)
1 捕食器的诱导	(39)
2 影响捕食器形态建成的因子	(40)
2.1 生物因子	(40)
2.2 非生物因子	(40)
3 捕食器形成过程	(42)
3.1 黏网形成过程	(42)
3.2 非收缩性环形成过程	(42)
3.3 收缩性环形成过程	(42)
3.4 捕食器形成过程假说	(43)
4 捕食机制	(43)
4.1 吸水膨胀假说	(43)
4.2 充气膨胀假说	(45)
4.3 受控爆炸释放假说	(45)
4.4 收缩环的超微结构	(45)
第五章 食线虫菌物与线虫的相互关系	(47)
1 食线虫菌物形态适应性	(47)
2 寄主专化性	(47)
2.1 捕食线虫菌物的寄主专化性	(47)
2.2 内寄生菌物寄主专化性	(48)
2.3 机会菌物	(48)
3 识别	(48)
3.1 凝集素/糖相互作用介导菌物/线虫的识别	(48)
3.2 蛋白(酶)在线虫与菌物识别中的可能作用	(53)

4	吸引	(53)
4.1	线虫的黏着	(54)
4.2	侵入	(54)
4.3	消解	(56)
4.4	<i>Haptoglossa</i> 侵入线虫方式	(56)
4.5	线虫毒素	(56)
第六章	食线虫菌物生态学	(58)
1	分布	(59)
1.1	地理分布	(59)
1.2	水平分布	(59)
1.3	垂直分布	(60)
1.4	季节性分布	(60)
2	影响分布的因子	(63)
2.1	基质	(63)
2.2	土壤因子	(64)
2.3	寄主植物	(67)
3	生存适应机制	(67)
3.1	形态适应性	(67)
3.2	寄生性与腐生性	(70)
3.3	寄主专化性	(73)
4	寄主密度依赖寄生性	(74)
第七章	食线虫产毒菌物及其次级代谢物	(77)
1	研究历史	(77)
2	产毒菌物	(78)
2.1	产毒菌物的主要类群	(78)
2.2	产毒菌物及其杀线虫活性代谢物	(80)
2.3	产毒菌物及其次生代谢物在生防中的应用	(86)
3	菌物杀线虫活性代谢物的化学结构类型	(87)
3.1	醌类(quinone)化合物	(87)
3.2	生物碱类(alkaloid)化合物	(88)
3.3	萜类(terpenoid)化合物	(90)
3.4	大环内酯类(macrolide)化合物	(90)
3.5	肽类(peptide)化合物	(91)
3.6	顶环氧菌素类(isoepoxydon)化合物	(92)
3.7	吡喃类(pyran)化合物	(92)
3.8	呋喃类(furan)化合物	(94)
3.9	脂肪酸类(fatty acid)化合物	(94)
3.10	萘类(naphthalene)化合物	(94)

3.11 其他	(95)
4 产毒菌物活性代谢物的研究发展趋势	(96)
4.1 供试线虫的选择	(96)
4.2 产毒菌株筛选范围的扩大	(96)
4.3 低分子量毒素机理的研究	(97)
4.4 高分子量毒素	(98)
4.5 相关研究	(98)
4.6 生防应用研究	(98)
第八章 生长与繁殖	(100)
1 生长	(100)
2 繁殖	(100)
2.1 无性繁殖	(100)
2.2 有性繁殖	(102)
2.3 无性与有性关系	(104)
3 孢子萌发	(104)
3.1 孢子萌发形态学	(105)
3.2 孢子萌发进行微循环产孢	(105)
3.3 孢子萌发形成侵染结构	(105)
4 环境因子	(106)
4.1 温度	(106)
4.2 pH	(107)
4.3 其他因子	(107)
第九章 遗传与变异	(108)
1 核相及核行为	(108)
1.1 不同菌体结构中细胞核的分布	(108)
1.2 细胞核行为	(109)
2 变异	(110)
2.1 概述	(110)
2.2 分生孢子直接形成捕食器的自发突变体	(110)
2.3 营养缺陷型突变	(110)
2.4 诱导变异	(111)
3 食线虫菌物分子遗传改良展望	(111)
第十章 食线虫菌物分子生物学	(113)
1 应用于食线虫菌物分子系统学的研究方法	(113)
1.1 DNA 的提取	(113)
1.2 DNA 碱基组成	(115)
1.3 DNA-DNA 杂交	(115)
1.4 DNA 限制性片断长度多态性(RFLPs)	(116)

1.5	DNA 随机扩增多态性(RAPD)	(117)
1.6	扩增片段长度多态性(AFLP)	(118)
1.7	序列分析	(119)
1.8	数据的分析处理	(120)
2	食线虫菌物分子系统学研究进展	(122)
2.1	节丛孢属及其相关属的分子系统学	(122)
2.2	黏帚霉(<i>Gliocladium</i>)的分子系统学	(126)
2.3	食线虫侧耳科的分子进化	(126)
3	基因克隆及其分离的基本方法	(127)
3.1	基因克隆的基本方法	(127)
3.2	克隆基因的分离	(128)
4	食线虫菌物基因克隆	(129)
4.1	侵染线虫的相关基因克隆	(129)
4.2	捕食线虫菌物捕食器的基因克隆技术	(131)
第十一章 超微结构		(134)
1	电镜技术在形态学方面的应用	(134)
1.1	少孢节丛孢(<i>Arthrobotrys oligospora</i>)	(135)
1.2	舟形单顶孢(<i>Monacrosporium scaphoides</i>)	(135)
1.3	白色单顶孢(<i>Monacrosporium candidum</i>)	(135)
1.4	三角轮枝孢(<i>Verticillium balanoides</i>)	(135)
1.5	柱状单顶孢(<i>Monacrosporium cionopaum</i>)	(135)
1.6	奇特黏舌孢(<i>Haptoglossa mirabilis</i>)	(136)
2	电镜技术在分类学中的应用	(136)
3	电镜技术在细胞生物学中的应用	(136)
4	电镜技术在侵染过程研究中的作用	(137)
4.1	内寄生菌物	(137)
4.2	捕食线虫菌物	(137)
4.3	机会菌物	(138)
4.4	注射菌物	(138)
第十二章 生物防治		(141)
1	必要性	(141)
2	自然控制	(141)
2.1	自然控制概念	(141)
2.2	自然控制实例	(142)
2.3	自然控制的检测和估计	(144)
2.4	自然控制的利用	(144)
3	引入控制	(144)
3.1	引入控制概念	(144)

3.2 捕食线虫菌物	(145)
3.3 内寄生菌物	(145)
3.4 机会菌物(雌虫、卵寄生菌物)	(147)
4 在 IPM 中的作用	(147)
4.1 IPM 概念	(147)
4.2 线虫的综合治理	(148)
第十三章 研究方法	(149)
1 显微观察法	(149)
1.1 光学显微镜观察法	(149)
1.2 电子显微镜观察方法	(150)
2 检测方法	(151)
2.1 显微镜检测法	(151)
2.2 选择性培养基	(152)
2.3 选择性分离	(153)
3 相互关系	(154)
3.1 捕食过程观察 - 透析膜方法	(154)
3.2 侵染	(155)
4 形态建成方法	(155)
4.1 诱导捕食器形成方法	(155)
4.2 分生孢子捕食器(CT)形成	(155)
4.3 捕食器分离方法	(156)
4.4 捕食器同步产生方法	(156)
5 致病性测定方法	(157)
5.1 菌物杀线虫代谢物的研究方法	(157)
5.2 线虫死活的鉴别	(159)
5.3 捕食活性	(160)
5.4 寄生率	(162)
5.5 卵寄生率(EPI)	(162)
参考文献	(163)
附录 I-1 捕食菌物物种多样性	(188)
附录 I-2 内寄生菌物物种多样性	(192)
附录 I-3 机会菌物物种多样性	(194)
学名索引	(200)
主题索引	(209)

第一章 绪 论

生物的多样性,组成了一个多姿多彩的缤纷世界。长期以来,人类依赖这个多样的环境而生存发展,诸如植物的绿色常给人以美好的遐想;动物的美味可以饱尝口福;而隐藏于土壤中的菌物则常躲开人们的慧眼。但伴随着文明的进程和技术的进步,人们探寻到了这一微观景象,并为之感叹!土壤中的菌物按照其特定的模式生存繁衍,彼此间有着千丝万缕的联系。其中有一群线虫的天敌菌物(统称食线虫菌物)一枝独秀,迷人至极(图1-1)。

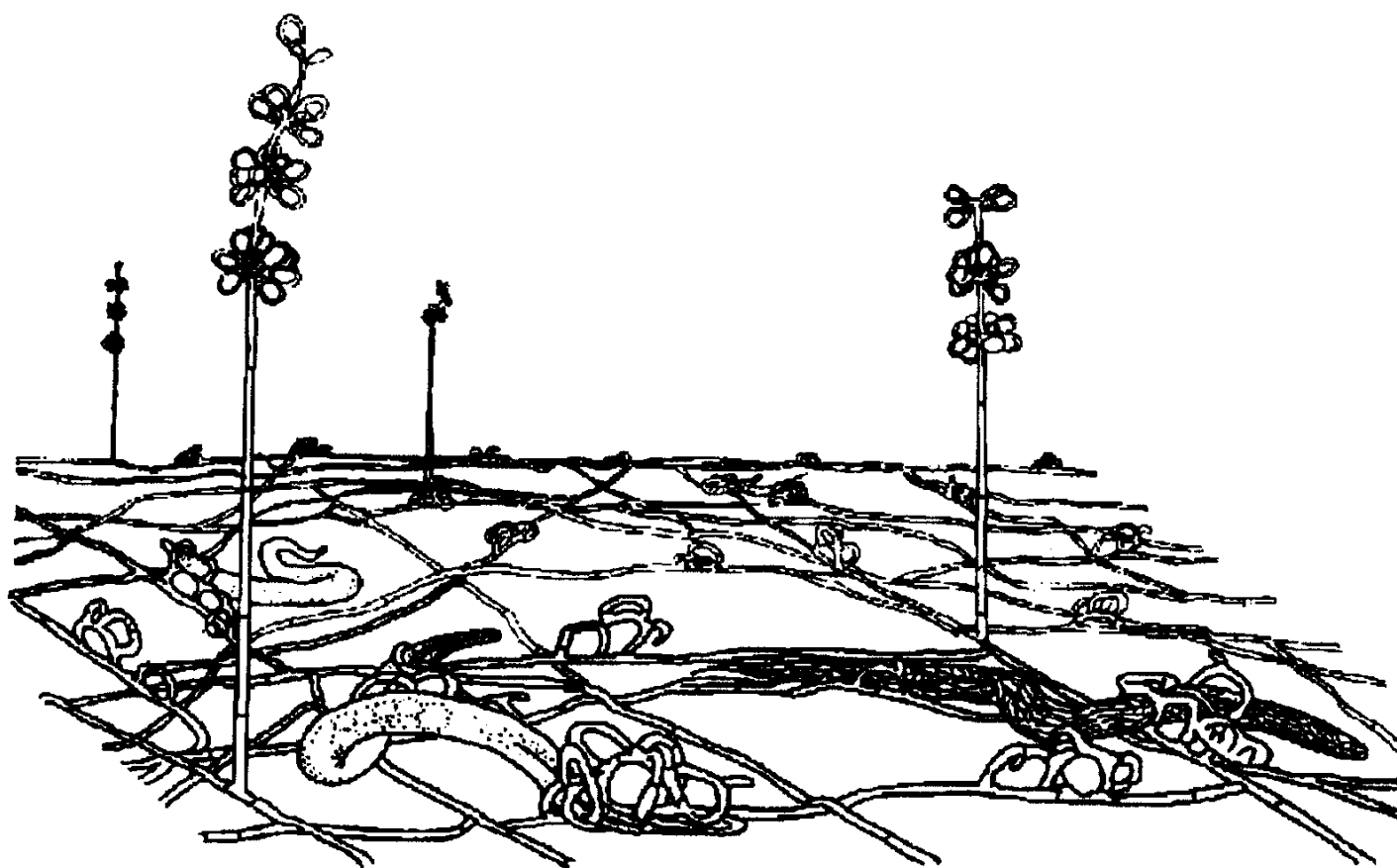


图1-1 少孢节丛孢(*A. oligospora*)在琼脂平板上捕食线虫(仿 Rick Hurst)

1 回顾历史

食线虫菌物研究领域的开辟,渊远流长,可追溯至一个半世纪以前。

1.1 诞生时期(1839~1890)

以捕食菌物属的确立为起点,以捕食线虫菌物的发现为终点。

1.1.1 第一个属的建立

1839年,葡萄牙著名菌物学家 C. Corda 建立了一个属,名叫节丛孢属(*Arthrobotrys Corda*)。原始描述是:“孢子梗直立、单生、分隔、具球状瘤节,螺旋排列;孢子单生(顶生)于瘤节上,后悬聚成球状,双胞、椭圆形;全壁芽生孢,呈蜜蜂状;孢核单相,结构坚固”并绘制了该属第一个成员多孢节丛孢(*A. superba* Corda)素图。1884年, Grove 建立了隔指孢属(*Dactylella* Grove),并根据模式种 *D. minuta* Grove 限定该属特征为2至多个分隔,纺锤形、柱形或椭圆形的分生孢子单生于直立的分生孢子梗顶端。1885年, Oudemans 建立了单顶孢属(*Monacrosporium* Oudemans),并限定该属特征为具有中间极大细胞的纺锤形分生孢子单生在不分枝的分生孢子梗顶端。尽管这纯属菌物分类,但这些属的菌种却是捕食线虫菌物。因此 Corda 成为食线虫菌物的第一位法定奠基人。

1.1.2 第一个捕食器的发现

1852年,德国菌物学家 Fresenius 在研究有机残体上的菌物时,被一种独特的菌物所吸引:数百微米长而又精致的分生孢子梗散生于基质表面,在直立梗的间隔瘤节上簇生形似花朵,较大、双胞的分生孢子,即少孢节丛孢(*A. oligospora* Fres.)。12年以后,俄国的菌物学家 Woronin (或译 Voronin)观察到该种孢子在腐熟的厩肥上萌发后,产生两种类型的气生菌丝:一种是正常菌丝;另一种菌丝弯曲成钩形,当菌丝的自由末端接触到孢子时,即黏附着并融合成环。不久在该环上又生长出新的菌丝,并再形成环。依次类推,且无规则(de Bary, 1864)。这就是第一个被发现的食线虫菌物捕食器三维菌网。尔后 Woronin (1870)又进行了更详细的描述,指出:“孢子在水、湿土、鲜粪上培养,极易萌发,并形成菌丝环。”同时首次发现了厚垣孢子。因此, Woronin 是第一位发现食线虫菌物捕食器的学者,但对其功能仍一无所知。

1.1.3 内寄生菌物的发现

1874年,德国菌物学家 Lohde 发现了一个寄生在醋线虫(*Anguillula* Lohde)上近似于镰刀菌(*Fusarium* Link)的独特菌物。其分生孢子梗穿透线虫的体壁,弯月形或镰刀形的分生孢子着生于球形小瓶梗上。命名为醋线虫钩丝孢(*Harposporium anguillulae* Lohde)。两年后,俄国的 Sorokin (1876)也描绘了一个寄生在醋线虫上的菌物,但是他把着生分生孢子的球形瓶梗描述为孢子囊。因此,他重新命名为 *Polyrhina multiformis* Sorokin (壶菌)。而实际上该种就是醋线虫钩丝孢。Lohde 则成为第一位发现内寄生菌物者。

1.1.4 捕食菌物的发现

1884年,德国著名菌物学家 Zopf,发现了少孢节丛孢的捕食网能捕捉和杀死线虫,同时叙述了菌丝结构和营养方式。1888年和1890年又进行了详细的阐述,除了证实 Woronin 关于少孢节丛孢的描述外,还发现了菌丝网并不像 Woronin 所叙述的呈水平排列,而是与菌丝体垂直生长,并描绘出大量的复杂菌网。在液体培养基(草莓汁)中,他细致地观察了菌丝在线虫体上的发育过程:菌网捕捉到线虫后,菌丝穿透线虫体壁,消解线虫体内器官,最终在剩下的躯壳上产生孢子梗和孢子。Zopf 指出:“尽管在营养丰富的培养基上

能形成菌网,但在营养贫瘠的培养基上则能形成大量菌网,菌网之所以能捕捉线虫是由于复杂的菌丝网是线虫活动的障碍物”。Zopf 继 Woronin 首次描述少孢节丛孢的厚垣孢子之后,又精确地描绘出其形态和结构,并认为 Woronin 观察的是不成熟的厚垣孢子,但未能注意到厚垣孢子的萌发。其实,Sorokin 早在 1876 年就观察到食线虫菌物的现象。他在法国杂志上发表的《植物寄生线虫》一文中写道:“我们也在一种菌物的菌丝上发现了特殊的环,这种环可以侵染线虫。”但他没有记述是何种菌物。Soprunov(1966)认为是单顶孢属(*Monacrosporium*)的菌物,其捕食环单生于近似孢子梗的菌丝分枝上。Sorokin 则把捕食环当作孢子,并认为该菌物是寄生而不是捕食,这显然是误识。因此,Zopf 是第一位发现捕食线虫菌物的学者。

1.1.5 机会菌物的发现

1877 年,德国菌物学家 Kühn 观察到甜菜胞囊线虫(*Heterodera schachtii*)的雌虫被一种菌物侵染,命名为 *Tarichium auxiliare* Kühn(现转入 *Catenaria auxiliare* (Kühn) Tribe),这是首次报道的机会菌物。

1.1.6 产毒菌物的发现

1951 年,Soprunov 和 Galiulina 发现形成菌网的菌物能分泌一种麻醉线虫的物质。1955 年,Shepherd 在研究少孢节丛孢捕食线虫的过程中,发现一些线虫没被侵染,就黏附在菌丝上不动。1955 年,Duddington 同时观察到这一现象,并认为捕食器官可分泌一种毒素麻醉和杀死线虫。1972 年,Balan & Genber 研究证明 *Arthrobotrys dactyloides* 发酵液对线虫具有毒性。1971 年,Giuma & Cooke 研究证明 *Nematoctonus haptoclodus* 能产生杀线物质,并认为是耐高温的聚糖化合物。这就是第四大类食线虫菌物——产毒菌物的发现。

至此,食线虫菌物学已正式诞生。Corda、Woronin、Lohde、Zopf、Kühn 等为此洒下了辛勤的汗水,付出了艰辛的劳动,他们被称为首届食线虫菌物学家。

1.2 发育时期(1911 ~ 1979)

以 Vanha 和 Sommerstorff 的研究为起点,以 Barron 的专著《灭线虫菌物》为终点。

1.2.1 食线虫菌物领域的兴起

在 Corda、Fresenius、Woronin、Lohde、Sorokin、Zopf 的发现和研究之后 20 年中,该领域几乎无人问津。过后不久,众多菌物学家对捕食菌物的现象又产生了浓厚的兴趣,随即扬起了研究的风帆。

1911 年,捷克斯洛伐克摩拉维亚农业试验站站长 J. Vanha 在菌物学实验室偶然分离到一种捕食线虫菌物粉红单端孢(*Trichothecium roseum* Link ex Fr.),但未具体描述该种的特性。同年,澳大利亚菌物学家 Sommerstorff (1911)建立了一个捕食菌物的新属——轮虫霉属(*Zoophagus* Sommerstorff),并详细描述了模式种内生轮虫霉(*Z. insidians* Sommerstorff):“菌丝体上间隔产生小而直立的分枝,其顶端形成黏球(adhesive knob)。菌丝体可捕捉

轮虫(Rotifera)等微小动物,黏球可随水流被轮虫等水生无脊椎动物吞食,继而生长菌丝并消化吸收之。”Sommerstorff 强调指出:“内生轮虫霉捕食器结构与少孢节丛孢不同,尽管二者都可寄生或腐生,它代表一类新的生物营养方式。”

1915 年,Maupas 在北非土壤中发现食线虫丝孢菌(Hyphomycetes),报道了捕食环捕捉和杀死线虫的机制。1925 年,澳大利亚的 Arnaudow 进一步完善了 Sommerstorff 对轮虫霉的描述。1920 年,法国的 Mirande 在土壤中分离到内生轮虫霉,并观察到当菌丝(捕捉丝)顶端受刺激时,透明的原生质体中许多颗粒快速向此聚集,在接触的瞬间捕捉丝尖端出现黏性物质,该黏性物质能被甲基蓝和刚果红染色。1920 年,Cobb 考虑引入内寄生和捕食线虫菌物,降低甜菜大田中的胞囊线虫(*Heterodera schachtii* Schmidt)群体数量。1922 年,Giklhorn 研究了内生轮虫霉的生物学特性,并列举了数种捕食水生无脊椎动物的菌物。1922 年,Baunacke 和 Korab 在侵染萝卜的甜菜胞囊线虫(*Heterodera schachtii*)中,发现了捕食菌物少孢节丛孢,检出率为 80%。1923 年,Arnaudow 描述了一个与内生轮虫霉相似的捕食菌物,并以 Sommerstorff 的名字命名为 *Sommerstorffia* 属,以纪念这位著名的菌物学家。1929 年和 1936 年,Korab 详细记述了寄生甜菜胞囊线虫的菌物:*Olpidium nematodeae*、*Tarichium auxiliare*、*Entomophthora caliphora*、*E. radicans*、*Isaria destructor*,并设想用这些自然菌物控制植物寄生线虫,遗憾的是在当时未能实现。他写道:“复杂的工作及成功的不确定性一直使植物病理学家们望洋兴叹”。1929 年和 1932 年,F. Sparrow 在北美报道了捕食菌物 *Zoophagus insidiands* 和 *Sommerstorffia spinosa*。1938 年,Linford 及其合作者在夏威夷首次应用捕食菌物控制植物寄生线虫,把 5 种捕食线虫菌物的培养物加入蒸汽灭菌后的土壤中,并接种根结线虫,观察其对菠萝生长的影响。结果表明:椭圆单顶孢(*Monacrosporium ellipsosporum*)是惟一可增加菠萝上部和根部的重量、降低根结膨大的菌物。1931 年,A. Valkanov 在研究 *Hydatina senta* 自然天敌时,描述了 4 种捕食菌物,尽管 4 种菌物生理机制相似,但形态差异十分明显。因此,分别归入 4 个属中。其中两个种分别归入 *Zoophagus* 和 *Sommerstorffia*,另外两个种则归入由他新建立的两个属 *Synchaetophagus* 和 *Hydatinophagus*(该属 1961 年被转入 *Aphanomyces*)。1911 年,Sommerstorff 报道了 *Zoophagus insidiands*。1936 年,Karling 在美国描述了一个新种卷轮虫霉(*Zoophagus tentaculum*)。

1.2.2 食线虫菌物研究的迅速发展

鉴于食线虫菌物研究方法的局限,至此仅有零星的发现和简短的评述。幸运的是美国著名菌物学家 Drechsler(1933)在研究植物寄生菌腐霉(*Pythium*)和疫霉(*Phytophthora*)时,将病根置于弱营养琼脂平板上培养,偶然发现这种条件非常适合细菌及微小动物的生长,而这些微小动物(线虫等)又被菌物所侵染,这就是捕食和寄生菌物,表明琼脂培养基可诱导食线虫菌物的生长。Drechsler 被这种现象所吸引,从此便致力于食线虫菌物的研究,在持续 42 年的研究工作中,发表了 200 多篇有关捕食和内寄生线虫的论文,命名新种 140 余个,不但有详细的描述,而且还绘出精美的素图。并于 1934 年发现捕捉菌网(即黏性菌网,adhesive net)具有黏性,同时观察到非收缩环(non-constricting ring)。Drechsler 在食线虫菌物领域中作出了卓越贡献,尤其是在分类学和生态学方面更为突出,表明食线虫菌物的发现不仅是科学的奇迹,而且是一类广泛分布于自然土壤、农田土壤和各种有机残体

上的宝贵资源。

在 Drechsler 工作的引导下,食线虫菌物在此期间便得到迅速发展。与此同时,各国学者也进行了卓有成效的调查和研究,如美国(Mankau & McKenry, 1976; Monoson & Williams, 1973; Monoson et al., 1975),加拿大(Estey et al., 1965; Barron, 1969 ~ 1978; Dowsett, 1984),英国(Duddington, 1940 ~ 1972; Juniper, 1957),意大利(Verona & Lepidi, 1970),波兰(Jarowaja, 1968),法国(Deschiens, 1939; Peloille, 1981; Peloille & Cayrol, 1979),前苏联(Soprurnov, 1966; Mekhtieva, 1972, 1979); 丹麦(Shepherd, 1956),芬兰(Rudkola & Salonea, 1967); 印度(Das - Gupta et al., 1964; Dayal 及其合作者, 1973; 1975a, b; 1978),日本(Miura, 1973; Kobayashi & Mitsui, 1975),中国(余永年, 1977; Chu & Hsu, 1965; Chu & Hu, 1964, Tsai & Huang, 1975)等。同时出版了一些专著,如前苏联 Soprurnov (1966)《食线虫丝孢菌及其在病原线虫防治上的应用》(俄文版, 1966 年译成英文版); 英国 Duddington (1957)《有益菌物(The Friendly Fungi)》; 加拿大 Barron (1977)《灭线虫菌物(The Nematode - Destroying Fungi)》。至此,食线虫菌物的研究得到全面的发展,各国众多学者也为此作出了突出的贡献。

1.3 成熟时期(1978 ~ 今)

以 Royd 300 第一个生物防治制剂的问世为起点。

食线虫菌物研究的目的在于挖掘资源,并应用于生产实践。1978 年,法国的 Cayrol 等成功地应用粗状节丛孢(*Arthrobotrys robusta*)防治双孢蘑菇菌丝线虫(*Ditylenchus myceliophagus*),使蘑菇产量比未施用该菌物的对照组提高 25%,并制成了商品制剂 Royal 300,对法国双孢蘑菇菌丝线虫的防治起了重要作用。1981 年, Cayrol 又用不规则节丛孢(*A. irregularis*)以麦粒作基物生产了第二个商品制剂 Royal 350,防治蔬菜根结线虫。温室防治根结线虫比单独施用化学药剂和其他方法均有效。大田施用对番茄等根结线虫有一定防效。1979 年, Jatala 等发现淡紫拟青霉(*Paecilomyces lilacinus*)对防治根结线虫卵寄生率达 60% ~ 70%,通过 46 个国家田间试验,对 *Globodera rostociensis*、*Meloidogyne incognita*、*Tylenchulus semipetrans*、*Heterodera avenae*、*H. glycines* 等重要农作物线虫有显著防治效果,在大田中极大地降低了这些线虫的群体密度。后在菲律宾制成商品制剂“Biocon”,用于马铃薯根结线虫的防治(Davide & Zorilla, 1983),其效果胜于化学制剂铁灭克(Temik)。

1981 年, Cayrol 和 Frankowski 测定了一些菌株对农药的抗性,以便菌物与农药混用。1983 年, Eayre 等应用 *Hirsutella rhossiliensis* 有效地抑制了温室中的 *Criconebella xenoplax*。1985 年, Zehr 成功地应用 *Hirsutella rhossiliensis* 防治桃园线虫。1985 年, Jansson 等在温室内研究表明, *Drechmeria coniospora* 对根结线虫有效。1985 年和 1987 年,何胜洋、葛起新报道了中国食线虫菌物 9 个种。1988 年, Stirling 研究证明内寄生线虫菌物和捕食线虫菌物均受到土壤抑菌作用的限制,捕食线虫菌物必须同有机质一起施用对线虫才有防效。1989 年, Graff 和 Madelin 研究了专性寄生菌 *Nematophthora gynophila* 的生产方法。1988 ~ 1996 年, 张克勤、刘杏忠对中国食线虫菌物进行系统研究,报道食线虫菌物 120 余种,命名新种 17 种。1989 年, Vicente 等(1989a, b)研究了 *Paecilomyces lilacinus* 的大量生产及对西瓜上线虫的防治。1989 年, Lohman 和 Sikora 研究了 *Drechmeria coniospora*、*Verticillium bal-*

anoides、*Harposporium anguillalae* 的大量生产。1987 年和 1990 年,蒋冬荣、封宇等(蒋冬荣等, 1990; 封宇等, 1987)取得盆栽番茄根结线虫生防的成功。1993 年,曾显雄等(Tzen & Liou, 1993)首先发现了捕食线虫菌物的一种特殊捕食器——冠囊体(Stephanocysts)的功能。1990 年,林茂松报道了胞囊线虫的卵寄生菌物。1990 年,王明祖、吴秋芳筛选了两株较强的根结线虫卵寄生菌物,并进行了致病性测定和钵栽实验。1991 年,刘杏忠、张东升等报道了定殖于大豆胞囊线虫的菌物 15 个属。1991 年,刘杏忠等用淡紫拟青霉(*Paecilomyces lilacinus*)制成大豆保根菌剂(SRBP),在东北防治大豆胞囊线虫(*Heterodera glycines*)取得成功,推广面积 12000 多 hm^2 ,防治效果达 60%,使大豆增产 10% 以上。1992 年,张克勤、向红琼等在温室内成功地防治了番茄根结线虫,防效 80% 以上,使番茄比对照组增产 30%。1989 年,马承铸等报道了北方根结线虫(*Meloidogyne hapla*)卵寄生菌物 20 种,并进行了菌株筛选,复合菌剂试验和田间应用研究。1993 年,龚跃武研究了捕食线虫菌物的原生质体形成与再生。1994 年,李天飞等报道了烟草上的根结线虫(*Meloidogyne incognita*)捕食菌物 6 种,并进行了捕食率的测定。1995 年,曹蕾等报道了云南捕食线虫菌物 16 种及 2 个新种。1996 年,高仁恒等报道了山西食线虫菌物资源。1995 年,刘杏忠、李天飞等用 *Paecilomyces lilacinus* 和 *Verticillium chlamydosporium* 分别制成菌剂 IPC 和 Vc10,防治大田烟草上的根结线虫,早期防治效果达 50% ~ 70%。1996 年,刘作易等研究了捕食线虫菌物的同功酶及可溶蛋白图谱。1996 年,张克勤等研究了捕食线虫菌物的核相、微循环及分子生物学。1996 年,刘维志报道了北方胞囊线虫的寄生菌物。

除此而外,各国学者,从食线虫菌物生态学(Cooke, 1963a, b, c; Gray 1983a, b, 1984, 1987; Dackman et al., 1987; 刘杏忠, 1993)、生理学(Rosengwerger et al., 1980, 1985; Jansson et al., 1984, 1986; 刘杏忠, 1991; 张克勤, 1994)、病理学(Morgan - Jones & Rodrigutz - Kabana, 1985; Sayre, 1986)、方法论(Gray 1983a, b, 1984; Dackman et al., 1987; Nicolay & Sikora, 1988, 1989; Bailey & Gray, 1989; 高仁恒等, 1996)等诸多方面进行了系统研究。迄今,仍在继续深入并不断拓展和完善。

这就是食线虫菌物研究领域的简明叙述。从中不难看出,众多学者尤其是 19 世纪的菌物学家们如何利用十分落后的手段,在极其艰难困苦的环境条件下创造的一个个人间奇迹。他们对科学的严谨态度和执著追求,将永远使后人敬佩不已。

2 食线虫菌物的概念

食线虫菌物是指寄生、捕捉、定殖和毒害线虫的一类微生物。包括真菌界(Eumycota)的壶菌门(Chytridomycota)、接合菌门(Zygomycota)、子囊菌门(Ascomycota)、担子菌门(Basidiomycota)、半知菌类(Incerae sedis)及假菌界(Chromista)的卵菌门(Oomycota)。依其侵害线虫的习性分为捕食菌物(trapping fungi)、内寄生菌物(endoparasitic fungi)、机会菌物(opportunistic fungi)和产毒菌物(toxic fungi)4 大类群。

2.1 捕食菌物

捕食菌物是指以营养菌丝特化形成的捕食器(capturing device)捕捉线虫的一类菌物。