

植物-内生真菌共生体对昆虫种群的影响

王学霞, 杨民和, 王国红*

(福建师范大学生命科学学院 发育与神经生物学重点实验室, 福州 350108)

摘要:植物内生真菌与植食性昆虫共用寄主植物作为食物、能量来源及栖息场所,三者之间的互动关系复杂多变,在生物种群控制、生物进化和植物生产中发挥重要作用。从植物-内生真菌共生体、内生真菌对植食性昆虫与多级营养层的影响,及内生真菌抗虫代谢产物等方面概括了内生真菌-植物-昆虫相互关系的研究进展,建议将植物内生真菌纳入植物生态学、昆虫生态学和作物病虫害控制的范畴内。

关键词:植物;内生真菌;植食性昆虫;天敌昆虫;共生关系

文章编号:1000-0933(2009)10-5618-09 中图分类号:Q143, Q938, Q968 文献标识码:A

A review on ecological consequences of plant-endophyte symbiosis on insect herbivores and their natural enemies

WANG Xue-Xia, YANG Min-He, WANG Guo-Hong*

College of Life Sciences and Provincial Key Laboratory of Developmental Biology Neuroscience, Fujian Normal University, Fuzhou 350108, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(10): 5618 ~ 5626.

Abstract: Plant endophytic fungi share photosynthetic plants as food and energy sources with insect herbivores and play critical roles in shaping community structure and dynamics, driving evolution and promoting plant production. This review summarizes current progresses on endophytic fungi-plant symbionts, effects of endophytic fungi on insect herbivores and natural enemies, and endophytic fungi-produced antiherbivore metabolites. It is suggested that plant endophytic fungi should be weighted on the studies of plant and insect ecology and crop integrated pest management.

Key Words: plants; fungal endophytes; insect herbivores; natural enemies; mutualism

在所有的生物关系中,食物关系起着决定性的作用^[1]。自然条件下,植物、内生真菌、昆虫通过食物链发生关系,彼此相互依存、相互制约,因而多级营养层间的交互作用是生物协同进化(co-evolution)的驱动力。近年来有关植物-内生真菌互作关系的研究已经广泛地开展,国内外很多学者也对植物内生真菌研究现状进行了详细的综述^[2, 3]。从 Bacon 等 1977 年首次报道内生真菌(*Epichloe typhina*)、寄主植物的毒素和植食动物三者间的关系,到 1988 年,Prentice 和 Gallagher 建立黑麦草(*Lolium perenne*)中内生真菌(*Acremonium lolii*)的存在与阿根廷茎象甲(*Listronotus bonariensis*)幼虫的生长、存活和取食行为间的关系^[4],有关内生真菌-植物-昆虫三者之间互作关系的研究,取得了可喜的成绩。以下将主要从植物-内生真菌共生体、内生真菌-植物共生体对植食性昆虫的影响、内生真菌对多级营养层关系的影响和内生真菌代谢产物抗虫活性等几个方面进行综述,并依据三者互作的研究成果提出应用方面的展望。

基金项目:福建省自然科学基金重点资助项目和福建省自然科学基金项目(B0620005, B0740002, 2007J0305)

收稿日期:2008-06-14; **修订日期:**2009-04-08

致谢:北京林业大学林学院李镇宇教授、浙江大学农业与生物技术学院陈学新教授和南京农业大学植物保护学院陈法军博士、荷兰 Wageningen University 植物科学系昆虫实验室邱宇彤博士、中国科学院动物研究所农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室戈峰研究员对本文写作给予帮助,在此一并致谢。

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: guohongw@fjnu.edu.cn

1 植物-内生真菌共生体

内生真菌是指那些在其生活史的某一阶段(或终生)生活于健康植物组织内,对植物组织没有引起明显病害症状的微生物,包括内生细菌、内生放线菌和内生真菌。其中内生真菌主要属于子囊菌(*Ascomycetes*)和半知菌(*Deuteromycetes*),少数为担子菌(*Basidiomycetes*),包括核菌纲(*Pyrenomycetes*),盘菌纲(*Discomycetes*)和腔菌纲(*Loculoascomycetes*)的真菌^[2,4,5]。

植物与真菌共生现象在自然界普遍存在,典型的共生真菌包括菌根真菌、地衣真菌和内生真菌。与菌根和地衣真菌不同的是,内生真菌生活于健康植物体内(细胞内或细胞间),一般只形成局部感染,占据1个或少数几个寄主细胞即停止生长,待到植物组织生理衰退或老化时,再恢复生长。内生真菌根据其传播方式的不同,可分为垂直传播和水平传播两类。垂直传播的内生真菌如禾草内生真菌,以菌丝形态生活于植物体内,一般不产生孢子,只能依靠植物的种子传播,属于系统侵染类真菌;绝大多数木本植物和其它植物的内生真菌属于水平传播类群,在植物生长季节,来自于空气中的真菌孢子不断地侵入植物组织内,直到达到饱和为止^[6]。内生真菌存在于目前已研究过的所有植物内,包括被子植物、裸子植物、地衣、蕨类植物和海洋植物。同时也发现,内生真菌生活于植物体的根、茎、叶、花、果实和种子等器官。因此,在植物体内内生真菌无处不在。与人类休戚与共的植物,实际上很可能是植物细胞和内生微生物细胞的镶嵌体^[7]。

在长期的生存竞争和生态适应过程中,植物与内生真菌之间形成了互惠互利、和谐共处的共生体^[5]。植物为内生真菌提供栖息场所和营养等,作为回报,内生真菌则产生一些具有生物活性的物质,如植物生长调节剂、抑菌剂、杀虫剂、抗病毒成分等,以促进植物生长,增强植物在自然界中的竞争能力和适应性^[8]。自1986年以来,大多数研究者均认为植物和内生真菌之间的关系是一种互惠共生关系,因此,提出了植物与内生真菌之间“抗性互惠共生”、“诱导性抗性”和“获得性植物抗性”等观点^[9]。内生真菌可能作为一种“生物开关”,使植物在生物或非生物胁迫条件下,对环境做出更为迅捷的反应^[10]。但是,Faeth^[11]和Saikkonen等^[12]也提出了不同的观点。

2 植物-内生真菌共生对植食性害虫的影响

真菌作为异养生物,其与植物的相互作用不仅影响植物本身,同时对与植物相关的生物多样性和种群结构也会产生作用,如内生真菌和植食性昆虫之间可能发生相互影响。已有的研究表明,内生真菌感染导致植物对昆虫产生作用,昆虫的种群参数受到不同程度的影响。不同植物-内生真菌共生体组合对不同的害虫作用效果存在明显差别,从延缓、抑制生长发育直至毒杀作用,少数共生体组合也能促进某些昆虫的生长发育^[13]。

2.1 禾本科牧草内生真菌

目前研究者已经对 *Neotyphodium* 属(早期归为枝顶孢属(*Acremonium*))及其有性型香柱菌属(*Epichloe*)内生真菌与禾本科植物组成的共生体进行了深入的研究^[14,15]。野外调查结果表明:内生真菌感染多年生黑麦草、高羊茅(*Festuca arundinacea*)和草地羊茅(*F. pratensis*)后,增强了被感染牧草对40多种常见害虫的抗性,这些害虫包括鞘翅目的阿根廷茎象甲(*L. bonariensis*)、早熟禾象甲(*Sphenophorus parvulus*),鳞翅目早熟禾结网毛虫(*Parapediasia teterrella*),半翅目白翅长蜡(*Blissu leucopterus*),同翅目叶蝉(*Agallia constricta*)、禾谷缢管蚜(*Rhopalosiphum padi*),直翅目飞蝗(*Locusta migratoria*)等^[7, 16, 17]。

内生真菌(*Acremonium* sp.)的感染减轻了日本丽金龟对黑麦草和高羊茅根部的为害,对取食真菌感染植株的蚜虫(*Schizaphis* spp.)、蟋蟀(*Acheta domesticus*)等昆虫的生长发育也有不利影响。用真菌感染植株的叶片喂养草地贪夜蛾(*Spodoptera frugiperda*)幼虫,幼虫存活率和生长速率明显降低;喂食真菌感染种子的赤拟谷盗(*Tribolium castaneum*),其种群增长速率也显著降低^[12]。深入研究后发现,含枝顶孢属内生真菌的禾本科植物产生一系列的生物碱,如吲哚双萜类(lolines),波胺(peramine),麦角碱类(ergot),黑麦草碱(lolitrein)等,这些生物碱在牧草的茎基部、叶鞘、花序和种子等地上部组织中积累较高的浓度,并且不同种类的生物碱对不同害虫的毒性程度不同^[18]。昆虫取食含生物碱的牧草后,导致神经系统紊乱而直接中毒死亡;或者有毒

生物碱在昆虫体内逐渐积累,影响昆虫对食物的消化及利用,导致昆虫的生长发育历期延长、存活率降低,成虫不能羽化、产卵;或者降低昆虫产卵量和孵化率等,以此影响昆虫的种群参数^[19, 20]。枝顶孢属内生真菌与禾本科植物组成的共生体对害虫的作用效果与寄主植物种类、基因型,内生真菌种类和基因型及相关昆虫种类有关^[21, 22]。现在枝顶孢属内生真菌已经广泛应用到城市草坪草和牧草抗虫上,为其他内生真菌-植物共生体的研究提供了科学依据^[23]。

2.2 其他植物的内生真菌

相对于牧草内生真菌,木本植物和其它植物的内生真菌大多是水平传播的,在植物组织内形成局部侵染,物种多样性特别丰富,因而与其它生物的互作关系也更为复杂。综合分析已有的研究资料,内生真菌可能通过以下方式作用于昆虫:(1)直接毒杀作用。如内生真菌自身或植物和内生真菌相互影响后产生的毒性代谢物对昆虫的毒杀;(2)间接影响。内生真菌感染植物后,诱导植物产生抗性,或通过影响植物的营养和代谢产物(昆虫的食物)而影响昆虫的发育;(3)影响昆虫的产卵选择性。内生真菌感染后,植物能散发特异性的挥发物,吸引或驱避雌虫产卵,从而控制害虫的分布和为害;(4)影响昆虫多级营养层关系,如通过调控害虫的寄生性天敌和捕食性天敌,控制害虫的种群数量。

Raps 和 Vidal 发现,在取食接种内生真菌(*A. alternatum* Gams)的甘蓝叶片后,小菜蛾(*Plutella xylostella* L.)幼虫生长速率降低,死亡率增加,而蛹和成虫的体重没有相应的降低。雌性小菜蛾对内生真菌侵染的叶片表现得更加敏感。这是由于内生真菌感染的寄主叶片中植物甾醇浓度变化而影响了小菜蛾的生长发育,对龄期越低的幼虫影响越显著^[24]。研究证实,接种内生真菌(*A. strictum*)后番茄和甘蓝等植物甾醇代谢会改变,使植物合成固醇的质量和数量部分受抑制。因为昆虫不能合成固醇,而固醇又是昆虫蜕皮激素和膜系统合成所必须的;植物中甾醇的组成对昆虫的生长和蜕皮有重要的影响,当植物中甾醇的合成被内生真菌代谢产物抑制时,昆虫对食物的可利用性降低^[24, 25]。进一步的研究表明,内生真菌感染后,能特异性地影响植物的挥发物成分,这些成分对昆虫的产卵选择性产生明显的影响^[26]。Gange 等在对接种内生真菌的滨菊(*Leucanthemum vulgare*)和丝路蓟(*Cirsium arvense*)与斑潜蝇(*Chromatomyia syngenesiae*)关系研究后发现,斑潜蝇取食率与以上两种植物中内生真菌的分离率之间呈现显著的负相关性^[27, 28]。

有关木本植物内生真菌对昆虫的影响,研究相对较少。Sumarah 和 Miller 报道云杉幼苗接种内生真菌后,有 90% 接种苗的针叶中可检测到一种抗虫物质(rugulosin)的存在,这是在木本植物体内检测到内生真菌抗虫代谢产物的成功事例^[29]。但也有研究表明,内生真菌对害虫的生长和发育没有明显影响^[30]。由于木本植物内生真菌在真菌物种多样性和生态功能等方面的特殊作用,近年来热带雨林植物内生真菌受到极大关注。这些内生真菌对植食性昆虫的影响的研究也在逐渐地展开^[31]。

2.3 虫生真菌作为植物内生真菌

在植物内生真菌的分离过程中,研究者惊奇地发现,重要的虫生真菌球孢白僵菌(*Beauveria bassiana*)经常被作为植物内生真菌,从健康植物的组织中分离出来。至今已从玉米、棉花、咖啡及多种杂草中分离获得球孢白僵菌^[13]。试验条件下,白僵菌可以从叶片表面侵入植物体内,表现出典型的植物病原真菌的侵染特性,但并不对植物组织表现有害作用;并能通过系统的侵染,对欧洲玉米螟(*Ostrinia nubilalis*)起到控制作用^[32]。通过人工接种,球孢白僵菌已成功地接入咖啡、可可、香蕉和罂粟等植物体内,并可从叶、根、茎等不同部位再次分离^[33~36],表明真菌在植物体内有系统侵染的可能。除此之外,球孢白僵菌还可内生于番茄、马铃薯、曼陀罗和一些针叶植物体内,表明其广泛的寄主适应性。这种现象并不局限于有害昆虫,在害螨的研究中也有发现。分离自柑桔锈螨(*Phyllocoptruta oleivora*)的虫生真菌(*Meira geulakonigii*),自然条件下实际上内生于葡萄柚叶片和果皮组织中,其代谢产物对柑桔锈螨致死率可达 100%^[37]。这一新发现对害虫生物防治的意义,需要进一步研究予以评估。其它一些常见的虫生真菌,如拟青霉菌属(*Paecilomyces* sp.)、曲霉属(*Aspergillus* sp.)等的真菌,也已从植物组织中被分离出来^[13]。真菌在同一环境条件下可同时利用无脊椎动物和植物作为营养和能量来源,也为真菌生态适应性研究提供了新的模式。

也有研究发现少数内生真菌感染寄主植物后,对害虫起相反作用。Oz 等^[38]研究表明,真菌 *Piriformospora indica* 和 *Sebacina vermifera* 感染烟草后,虽然能增加烟草的生长和繁育力,但感染植株对烟草天蛾 (*Manduca sexta*) 幼虫的抗性反而降低。接种 *S. vermifera* 后,由于寄主植物丝氨酸蛋白合成受阻,干扰了植物的防御信号传导,因此降低了植物对昆虫的抵抗力。丝氨酸蛋白酶抑制剂 (trypsin proteinase inhibitors, TPI) 是作为烟草抵抗其植食性昆虫烟草天蛾和 *Tupiocoris notatus* 的直接防御因子,抑制昆虫中肠消化液中的丝氨酸蛋白酶活性。接种 *S. vermifera* 的烟草因其 TPI 表达受抑制而使得幼虫的取食增加^[38]。Johnson 对白桦树 (*Betula pendula*) 内生真菌 (*Marssonina betulae*) 与蚜虫 (*Eucoraphis betulae*) 取食的相互关系研究后指出,在感染内生真菌的白桦树上,蚜虫的密度、体重增加,胚胎发育加快^[39]。内生真菌对蚜虫种群的促进作用可能与真菌侵染使叶片中游离氨基酸的浓度升高有关。因为自然条件下,蚜虫的生长发育依赖于植物韧皮部汁液中的游离氨基酸浓度。Gange 对两种枫树蚜虫与内生真菌的研究也得出一致的结论^[28]。因此,真菌感染导致植物体内某些部位的营养含量和质量发生改变,进而对不同的害虫造成不同影响。

3 内生真菌对多级营养层间关系的影响

内生真菌-植物共生体不仅影响植食性昆虫种群,而且对生态系统中的多级营养层也有重要作用。在温带草原地区, *Neotyphodium lolii*, *N. coenophialum* 和 *N. uncinatum* 等内生真菌侵染意大利黑麦草、高羊茅等多种牧草后,能直接或间接促进宿主植物的生态竞争力,降低该生态系统中植物的多样性,并改变植物多样性和生态系统间的联系,调节生物多样性和生态系统的特征^[40, 41]。近 20a 来,许多学者已经对温带草原生态系统中的内生真菌-植物-害虫(蚜虫)-天敌(捕食性天敌和寄生性天敌)间的关系进行了深入研究^[42, 43],使人们对该领域有了较清楚的认识。

3.1 内生真菌对多级营养层中寄生性天敌的影响

在多级营养关系中,起决定作用的因素是初级生产者产生的决定消费者数量和营养级结构的食物资源。内生真菌感染能明显影响植物生理和生化状态,从而影响植食性昆虫食物的质量,进而影响较高营养级的生物种群。植物品质与许多因素有关,如植物品种、土壤肥力和内生真菌种类等。内生真菌的存在对不同土壤肥力条件下黑麦草的生物量、蚜虫种群和寄生蜂,包括蚜茧蜂 (*Aphidius rhopalosiphii*) 等 6 种初级寄生蜂和 *Dendrocerus aphidii* 等 9 种次级寄生蜂均会产生重要影响,尤其对 *A. rhopalosiphii* 的不利影响更显著^[44, 45]。

内生真菌的存在也能改变植物-蚜虫-初级寄生蜂-次级寄生蜂之间的联系强度。Omacini 等^[43]以禾谷缢管蚜 (*R. padi*) 和 *Metopolophium festucae* 为寄主,以次级寄生蜂为顶级营养层的食物链为模型也获得相似的结论。在不含内生真菌的意大利黑麦草 (E^- 寄主) 上,禾谷缢管蚜密度是含内生真菌的意大利黑麦草 (E^+ 寄主) 上禾谷缢管蚜的 3 倍,被寄生率也提高,寄生蜂密度增加 80%。但初级寄生蜂与次级寄生蜂的增加不成比率。禾谷缢管蚜和 *M. festucae* 对内生真菌的敏感性不同使食物网结构发生改变。禾谷缢管蚜在 E^+ 植株上优势度增加会导致其与寄生蜂间联系加强,而使寄生蜂与 *M. festucae* 间的食物链减弱,降低了食物网中两两作用的平均值;在 E^- 寄主上,禾谷缢管蚜比 *M. festucae* 更具竞争优势,为更多的寄生蜂提供了寄主。内生真菌对不同蚜虫寄生蜂的个体特征也有影响,从取食 E^- 植株的禾谷缢管蚜中孵化出的次级寄生蜂个体要比从 E^+ 植株上孵化的寄生蜂个体大,而从 *M. festucae* 孵化出的未受影响。野外调查表明, E^- 植株上的昆虫更易受斑潜蝇捕食,因而对寄生蜂的种群动态产生影响。含不同内生真菌 (*N. lolii*) 品系的意大利黑麦草对阿根廷茎象甲和寄生蜂 (*Microctonus hyperodae*) 的作用不同。内生真菌品系不同,阿根廷茎象甲的存活率、生长发育受抑制水平,以及寄生蜂 (*M. hyperodae*) 的发育、成虫羽化率及存活率的降低程度也不同^[46]。因此,总体上,当寄生蜂寄生取食内生真菌感染植株的昆虫时,其寄生率、生存率降低,发育历期延长,蛹的重量、成虫生殖力和产卵量也降低。

3.2 内生真菌对多级营养层中捕食性天敌的影响

黑麦草受内生真菌感染后,其体内产生的生物碱经食物链传递,对蚜虫捕食性天敌——瓢虫也造成严重的影响。取食 E^+ 上蚜虫的七星瓢虫,其幼虫和成虫的适合度显著降低,仅有 62% 的个体发育为成虫(而对照

为 82%) ;瓢虫发育延迟,生育期为对照组的 2 倍;性比(雌:雄)降低, E^+ 植株上的雌虫产卵期延后,产卵期缩短,日产卵量和总产卵量降低;虽然孵化率无影响,但后代总数还是明显降低。这种级联作用能长期影响七星瓢虫的种群动态^[47]。Finkes 等的野外实验首次证实高羊茅中 *N. coenophialum* 的存在能影响捕食性天敌蜘蛛种群, E^+ 植株上蜘蛛的种类和数量显著降低。*N. coenophialum* 的存在降低了被捕食的节肢动物的种类和质量、影响捕食者的捕食、结网(或寄生)和繁殖能力^[48]。同时,捕食性天敌数量的降低也影响到植食性昆虫物种多样性和种群结构^[49]。

最新研究还表明,内生真菌也能影响害虫对捕食性天敌的抵抗性。内生真菌的感染导致植物代谢产物的改变,从而影响禾谷缢管蚜的生态适应性,这种影响并延伸到蚜虫的捕食性天敌。在食物匮乏或有捕食性、寄生性天敌威胁时,蚜虫会形成诱导性防御^[50,51]。诱导性防御增加了受害者对捕食者侵害的反应,降低遭遇捕食机率,增加了捕食侵害后逃跑的机会^[52]。受捕食的蚜虫能产生信息素,引发诱导防御而促进产生有翅蚜^[53]。内生真菌的存在,总体上降低了有翅蚜的产生,削弱了其对捕食威胁的抵抗力。受捕食者威胁或受资源限制的蚜虫种群可以通过繁殖补偿机制^[51,52],增加有翅蚜的比率和总数,但是内生真菌的存在对此途径产生消极影响。

虽然内生真菌对食物链中的寄生性和捕食性天敌都有负面影响,但捕食性天敌对内生真菌的存在更敏感。由于捕食性天敌在整个生活史中都要捕食昆虫,而寄生性天敌仅在成虫阶段选择食物资源。生物碱进入食物链,捕食性天敌连续的取食害虫获得的剂量较高,直接会对幼虫和成虫产生毒害作用,导致其寿命及生殖力降低。由于食物链的联系,通过害虫的中介作用,使内生真菌调控的植物防御转换为对捕食性和寄生性天敌的防御。

3.3 植食性昆虫对内生真菌传播和共生体遗传的影响

在自然条件下,昆虫和草食动物也是决定内生真菌感染的重要因素^[49]。正常植物表皮的保护作用,使得内生真菌主要通过植物表皮上的气孔等自然孔口侵入植物叶片组织。但是,昆虫和动物取食引起的伤口,增加了内生真菌的侵染机率。研究发现,在斑潜蝇取食的丝路蓟和滨菊叶片部位,能分离得到更多的内生真菌;二斑蚜(*Melanoplus bivittatus*)的取食增加了牧草菌根的感染率。昆虫的活动还能明显促进部分内生真菌的传播,如昆虫迁移可以使粘附在昆虫体壁上的菌丝和孢子散布到别的植株上,或分布到更广泛的区域。草食性动物(包括植食性昆虫和食草哺乳动物)能显著增加高羊茅种群中内生真菌的感染率,侵染水平的变化随植物种群结构总体的变化而变化。种植 50% 含内生真菌的牧草种子 54 个月后,在存在植食性昆虫时,内生真菌感染率显著增加,比对照上升 30%,而若用杀虫剂控制昆虫种群和数量,内生真菌感染率仅上升 12%^[49]。动物取食能改变植物和内生真菌的种群动态,因而直接或间接地影响植物种群结构^[54,55]。随着时间推移,草食动物取食显著地增加了共生体的遗传频率,这是影响共生系统遗传的重要机制^[56]。

4 内生真菌代谢产物对昆虫的影响

自植物中分离的内生真菌,许多能产生对多种重要农林害虫有驱避和毒杀作用的活性物质。从泡林藤属植物(*Paullina paullinioides*)中分离获得的内生真菌 *Muscodor vitigenus*, 人工培养条件下能产生萘类(Naphthalene)物质,该物质对小麦叶蜂(*Cephus cinctu*)成虫具有明显的驱避作用^[57]。Findlay 等从冷杉(*Abies balsamea*)、云杉(*Picea* sp.)、北美落叶松(*Larix laricina*)等针叶树分离获得的内生真菌,能产生结构相似的多种真菌毒素,对棕色卷蛾(*Choristoneura flmيرانa*)具有毒性^[58]; Larry 等从冷杉中分离得到叶点霉(*Phyllosticta* sp.),该内生真菌的发酵产物中分离到萜烯七酯酸(heptelidic acid)及 Hydroheptelidic acid, 分别对云杉蚜虫和云杉色卷蛾(*Choristoneura fumiferana*)有毒性^[59]。Strobel 等从苦槛兰科植物(*Bontia daphnoides*)中分离到一株内生真菌(*Nodulisporium* sp.),该真菌能产生一种吡啶二萜类化合物(Nodulisporic acids),通过激活昆虫的谷氨酸门控的氯离子通道而杀灭大苍蝇(blowfly)幼虫^[60]。Paz 等运用实时 PCR 和常规 PCR 技术对野外柑橘果皮中的内生真菌 *Meira geulakonigii* 进行鉴定并对其进行人工培养和发酵,结果发现其发酵液对柑桔锈螨(*Phyllocoptruta oleivora* CRM)的致死率为 100%^[37]。

国内兰琪等从苦皮藤中分离内生真菌,其一菌株的菌丝体丙酮粗提物对 3 龄粘虫有毒杀作用^[61];戴传超等发现大戟科茎内皮中内生真菌 B6(角担子菌属真菌 *Ceratobasidium stevensi*) 发酵液及发酵液有机溶剂提取物处理菜叶使菜青虫死亡率达到 60% 以上^[62]。从桃儿七(*Sinopodophyllum hexandrum*)、南方山荷(*Diphylleia sinensis*)和川八角莲(*Dysosma veitchii*)等鬼臼类植物,均分离出产鬼臼毒素类似物的内生真菌菌株,其发酵产物鬼臼毒素(Podophyllotoxin)和脱氧鬼臼毒素(Deoxypodophyllotoxin)等鬼臼毒素对粘虫 4 龄幼虫的生长发育均有很强抑制作用,延迟各龄期生长发育,明显降低化蛹率、羽化率、产卵量^[63]。从以上可知,植物内生真菌能产生丰富的抗虫性次生代谢产物。以上分离获得的内生真菌和及其发酵产物已经或正在被用于害虫防治,为今后农业生产中害虫综合防治提供了一条新途径。

5 展望

通过近 30a 的研究,目前已知内生真菌在植物体内普遍存在,是一类物种多样性特别丰富、生态功能多样化的生物类群^[64]。逐步积累的研究资料表明:通过与植物的互作,内生真菌可对宿主植物的抗旱性、抗病性、抗虫性和抗高温性等产生深远影响^[8, 65]。但由于个体微小和生活的隐蔽性,当前大多数菌物学家、植物学家和生态学家对内生真菌的了解较少,内生真菌的生态学作用往往被忽视。作为异养生物,真菌和昆虫共用植物作为栖息场所和食物来源,它们之间的相互关系是密切的^[66]。因此,应该将内生真菌纳入植物生态学和昆虫生态学的研究范畴之内,以便帮助人们更为准确地理解以植物作为中介的昆虫、内生真菌多营养层互作关系的本质。

球孢白僵菌可作为内生真菌生存于多种不同类型的植物体内,为作物害虫的生物防治开辟一条新的途径。今后应加强这类微生物资源的发掘,研究虫生真菌-植物的互作关系,明确真菌感染对植物的生理生化和遗传学的影响,以及真菌在植物群体内的定殖、扩散和流行病学。内生真菌对捕食性和寄生性天敌的消极影响,使植物降低了对害虫间接防御能力,对植物保护的利弊需要谨慎地估计。同时,应进一步评估其对非目标生物的安全性,并和其它的农业生产措施、现代生物技术如组织培养结合起来^[67],有目的地整合多种防治策略,控制害虫的猖獗为害。

植物内生真菌物种多样性丰富,代谢产物结构和功能多样,将成为环境友好型生物农药的重要来源。但有关植物内生真菌抗虫性的研究大多还处于实验阶段。实验筛选出的具有抑虫或杀虫作用的内生真菌,对环境中的其它昆虫是否也起作用?在野外条件下,内生真菌代谢产物是否会影响同一害虫不同天敌间的相互关系?这些都有待于深入的研究。内生真菌对多级营养层的影响的研究多集中在牧草-*Acremonium* 共生体上,而对其它植物的内生真菌,特别是农作物内生真菌、木本植物内生真菌等多级营养层的研究还鲜见报道,建议加强这些植物内生真菌的研究。作者相信,随着对内生真菌研究的广泛开展,对内生真菌的生物学和生态学了解将会更为深刻。在此基础上,将抗虫性内生真菌或其代谢产物广泛地运用到农作物生产中,增强农作物的抗虫性和抗逆性,更好地发挥内生微生物在可持续农业生产中的作用是可能的。

References:

- [1] Wang C Z, Qin J D. Insect-plant co-evolution: multitrophic interactions concerning *Helicoverpa* species. *Entomological Knowledge*, 2007, 44(3): 311—319.
- [2] Schulz B and Boyle C. The endophytic continuum. *Mycological Research*, 2005, 109(6): 661~686.
- [3] Finlay R D and Clay K. Fungal endophytes in forests, woody plants and grassland ecosystems: diversity, functional ecology and evolution. *Fungal Biology Reviews*, 2007, 21(2-3): 49—50.
- [4] Saikkonen K, Helander H, Faeth S H, *et al.* Endophyte-grass-herbivore interactions: the case of *Neotyphodium* endophytes in Arizona fescue populations. *Oecologia*, 1999, 121: 411—420.
- [5] Saikkonen K, Wäli P, Helander M & Faeth S H. Evolution of endophyte-plant symbioses. *Trends in Plant Science*, 2004, 9: 275—280.
- [6] Arnold A E. Understanding the diversity of foliar endophytic fungi: progress, challenges, and frontiers. *Fungal Biology Reviews*, 2007, 21: 51—66.
- [7] Herre E A, Van Bael S A, Maynard Z, *et al.* Tropical plant as chimera: some implications of foliar endophytic fungi for the study of host plant

- defense, physiology and genetics. In: Burslem DFRP, Pinard MA and Hartley SE eds. Biotic Interaction in The Tropics. Cambridge: Cambridge University Press, 2005. 226 — 240.
- [8] Xie L H, Wang G H, Yang M H. Endophytic fungi and their effects on the ecological adaptability of host plants. *Journal of Fungal Research*, 2006, 4(3):98 — 106.
- [9] Sieber T N. Endophytic fungi in forest trees; are they mutualists. *Fungal Biology Reviews*, 2007, 21:75 — 89.
- [10] Rodriguez R J, Redman R S, Henson J M. The role of fungal symbioses in the adaptation of plants to high stress environments. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Changes*, 2004, 9:261 — 272.
- [11] Faeth S H. Are endophytic fungi defensive plant mutualists? *Oikos*, 2002, 98:25 — 36.
- [12] Saikkonen K, Helander M and Faeth S H. Fungal endophytes: hitch-hikers of the green world. In: Gillings M, Holmes A eds. *Plant Microbiology*. Oxford: BIOS Scientific Publication, 2004. 77 — 95.
- [13] Arnold A E and L. C. Lewis. Ecology and evolution of fungal endophytes and their roles against insects. In: Vega F and Blackwell M eds. *Ecological and Evolutionary Advances in Insect-Fungus Associations*. Oxford: Oxford University Press, 2005. 74 — 96.
- [14] Clay K, Marks S, Cheplick G P. Effects of insect herbivory and fungal endophyte infection on competitive interactions among grasses. *Ecology*, 1993, 74:1767 — 1777.
- [15] Breen J P. Acremonium endophyte interactions with enhanced plant resistance to insects. *Annual Review of Entomology*, 1994, 86:1279 — 1286.
- [16] Meister B, Krauss J, Härrä S A, Schneider V M, Müller C B. Fungal endosymbionts affect aphid population size by reduction of adult life span and fecundity. *Basic and Applied Ecology*, 2006, 7:244 — 252.
- [17] Muller C B, Krauss J. Symbiosis between grasses and asexual fungal endophytes. *Current Opinion in Plant Biology*, 2005, 8:450 — 456.
- [18] Schardl C L, Grossman R B, Nagabhyru P, Faulkner J R, Mallik U P. Loline alkaloids: currencies of mutualism. *Phytochemistry*, 2007, 68:980 — 996.
- [19] Clement S L, Elbertson L R. Detrimental and neutral effects of wild barley — *Neotyphodium* fungal endophyte associations on insect survival. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2005, 114: 119 — 125.
- [20] Chen S P, Gao Y B. Grass-endophyte interaction and their ecological significance. *Chinese Journal of Ecology*, 2000, 19(5):52 — 57.
- [21] Sullivan T J, Faeth S H. Gene flow in the endophyte *Neotyphodium* and implication for coevolution with *Festuca arizonica*. *Molecular Ecology*, 2004, 13:649 — 656.
- [22] Clay K. Interactions among fungal endophytes, grasses and herbivores. *Researches on Population Ecology*, 1996, 38(2):191 — 201.
- [23] Bacon C W, Richardson M D and White J F. Modification and uses of endophytes enhanced turfgrasses: A role for molecular technology. *Crop Science*, 1997, 37 (5):1415 — 1425.
- [24] Raps A and Vidal S. Indirect effects of an unspecialized endophytic fungus on specialized plant-herbivorous insect interactions. *Mycologia*, 1998, 114:541 — 547.
- [25] Jallow M F A, Dugassa-Gobena D, Vidal S. Indirect interaction between an unspecialised endophyte fungus and a polyphagous moth. *Basic and Applied Ecology*, 2004, 5:183 — 191.
- [26] Jallow M F A, Dugassa-Gobena D, Vidal S. Influence of an endophytic fungus on host plant selection by a polyphagous moth via volatile spectrum changes. *Arthropod-Plant interactions*, 2008, 2:53 — 62.
- [27] Gange A C, Dey S, Currie A and Sutton B C. Site- and species-specific differences in endophyte occurrence in two herbaceous plants. *Journal of Ecology*, 2007, 95:614 — 622.
- [28] Gange A C, Brown V K and Aplin D M. Multitrophic links between arbuscular mycorrhizal fungi and insect parasitoids. *Ecology Letters*, 2003, 6: 1051 — 1055.
- [29] Sumarah M W, Miller J D, Adams G W. Measurement of a rugulosin-producing endophyte in white spruce seedling, *Mycologia*, 2005, 97(4):770 — 776.
- [30] Faeth S H, Hammon K E. Fungal endophytes in oak trees: experimental analyses of interactions with leafminers. *Ecology*, 1997, 78(3):820 — 827.
- [31] Azevedo J L, Maccheroni W Jr, Perira J O, de Araujo W L. Endophytic microorganisms: a review on insect control and recent advances on tropical plants. *Electron J Biotechnol*, 2000, 3:40 — 65. [online] <http://www.ejb.org/content/vol3/issue1/full/4>.
- [32] Wagner B L and Lewis L C. Colonization of corn, *Zea Mays*, by the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana*. *Applied and Environmental Microbiology*, 2000, 66:3468 — 3473.
- [33] Akello J, Dubois T, Gold C S, Coyne D, Nakavuma J and Paparu P. *Beauveria bassiana* (Balsamo) Vuillemin as an endophyte in tissue culture banana (*Musa* spp.). *Journal of Invertebrate Pathology*, 2007, 96(1):34 — 42.
- [34] Posada F, Aime M C, Peterson S W, Rehner S, Vega F E. Inoculation of coffee plants with the fungal entomopathogen *Beauveria bassiana*

- (*Ascomycota: Hypocreales*). *Mycological Research*, 2007, 111(pt6):748—757.
- [35] Quesada-Moraga E, Landa B B, Munoz-Ledesma J, Jimenez-Diaz R M and Santiago-Alvarez C. Endophytic colonization of opium poppy, *Papaver somniferum*, by an entomopathogenic *Beauveria bassiana* strain. *Mycopathologia*, 2006, 161:323—329.
- [36] Posada F, Vega F E. Establishment of the fungal netomopathogen *Beauveria bassiana* (*Ascomycota: Hypocreales*) as an endophyte in cocoa seedling (*Theobroma cacao*). *Mycologia*, 2005, 97(60):1195—1200.
- [37] Paz Z, Burdman S, Gerson U and Szejnberg A. Antagonistic effects of the endophytic fungus *Meira deulakonigii* on the citrus rust mite *Phyllocoptruta oleivora*. *Journal of Applied Microbiology*, 2007, 103(6):2570—2579.
- [38] Oz B, Markus B, Karin G, Cris K, Baldwin I T. *Piriformospora indica* and *Sebacina vermifera* increase growth performance at the expense of herbivore resistance in *Nicotiana attenuata*. *Oecologia*, 2005, 146:234—243.
- [39] Johnson S N, Douglas A E, Woodward S, Hartley S E. Microbial impacts on plant-herbivore interactions: the indirect effects of a birch pathogen on a birch aphid. *Oecologia*, 2003, 134:388—396.
- [40] Clay K, Schardl C. Evolutionary origins and ecological consequences of endophyte symbiosis with grasses. *The American Naturalist*, 2002, 160: S99—S127.
- [41] Rudgers J A, Koslow J M, Clay K. Endophytic fungi alter relationships between diversity and ecosystem properties. *Ecology Letters*, 2004, 7: 42—51.
- [42] Gange A C, Brown V K, Aplin D M. Multitrophic links between arbuscular mycorrhizal fungi and insect parasitoids. *Ecology Letters*, 2003, 6: 1051—1055.
- [43] Omacini M, Chaneton E J, Ghera C M, Muller C B. Symbiotic fungal endophytes control insect host-parasite interaction webs. *Nature (Lond.)*, 2001, 409:78—81.
- [44] Lehtonen P, Helander M, Saikkonen K. Are endophyte-mediated effects on herbivores conditional on soil nutrients? *Oecologia*, 2005, 142: 38—45.
- [45] Krauss J, Harri S A, Bush L. Effects of fertilizer, fungal endophytes and plant cultivar on the performance of insect herbivores and their natural enemies. *Functional Ecology*, 2007, 21: 107—116.
- [46] Barker G M, Addison P J. Clavicipitaceous endophytic infection in ryegrass influences attack rate of the parasitoid *Microctonus hyperodae* (*Hymenoptera: Braconidae, Euphorinae*) in *Listronotus bonariensis* (*Coleoptera: Curculionidae*). *Environmental Entomology*, 1997, 26: 416—420.
- [47] de Sassi C, Müller C B, Krauss J. Fungal plant endosymbionts alter life history and reproductive success of aphid predators. *Proceedings of the Royal Society B*, 2006, 273: 1301—1306.
- [48] Finkes L K, Cady A B, Mulroy J C, Clay K, Rudgers J A. Plant—fungus mutualism affects spider composition in successional fields. *Ecology Letters*, 2006, 9: 347—356.
- [49] Clay K, Holah J, Rudgers J A. Herbivores cause a rapid increase in hereditary symbiosis and alter plant community composition. *Proceedings of The National Academy of Science, USA*, 2005, 102(35):12465—12470.
- [50] Weisser W W, Braendle C, Minoretti N. Predator-induced morphological shift in the pea aphid. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 1999, 266: 1175—1181.
- [51] Züst T, Harri S A, Muller C B. Endophytic fungi decrease available resources for the aphid *Rhopalosiphum padi* and impair their ability to induce defences against predators. *Ecological Entomology*, 2008, 33: 80—85.
- [52] Steiner U K, Pfeiffer T. Optimizing time and resource allocation trade-offs for investment into morphological and behavioral defense. *American Naturalist*, 2007, 169: 118—129.
- [53] Kunert G, Otto S, Röse U S R, Gershenzon J, Weisser W W. Alarm pheromone mediates production of winged dispersal morphs in aphids. *Ecology Letters*, 2005, 8: 596—603.
- [54] Clay K, Holah J. Fungal endophyte symbiosis and plant diversity in successional fields. *Science*, 1999, 285: 1742—1744.
- [55] Cheplick G P. Effects of endophytic fungi on the phenotypic plasticity of *Lolium perenne* (*Poaceae*). *American Journal Botany*, 1997, 84:34—40.
- [56] Bultman T L, McNeill M R, Goldson S L. Isolate-dependent impacts of fungal endophytes in a multitrophic interaction. *Oikos*, 2003, 102:491—496.
- [57] Daisy B H, Strobel G A, Castillo U. Naphthalene, an insect repellent, is produced by *Muscador vitigenus*, a novel endophytic fungus. *Microbiology*, 2002, 148: 3737—3741.
- [58] Findlay J A, Li G, Miller J D, Womilouju T O. Insect toxins from spruce endophytes. *Canada. Journa. Chemistry*, 2003, 81:284—292.
- [59] Larry A, Cjonh A F, Noarnn J W. Metabolites toxic to spruce budworm from balsam fir needle entophytes. *Mycological Research*, 1992, 96(4): 281—286.

- [60] Strobel G, Daisy B, Castillo U. Natural products from endophytic microorganisms. *Journal of Natural Products*, 2004, 67(2):257—268.
- [61] Lan Q, Ji Z Q, Gu A G, Shi B J, Wu W J. Preliminary study on the insecticidal and fungicidal components of endophytic fungi in *Celastrus angulatus*. *Journal of Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry*, 2004, 32(10):79—85.
- [62] Dai C C, Yu B Y, Wang X F. Identification of endophytic fungi killing *Pieris rapae* and primary determination of its chemical matter. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2006, 34(4):694—697.
- [63] Lin J, Ma Z Q, Feng J T, Zhang X. Bioactivity of podophyllotoxin and deoxypodophyllotoxin against *Mythimna separata*. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2005, 14(1):94—97.
- [64] Ganley R I, Brunsfeld S J, Newcombe G. A community of unknown, endophytic fungi in western white pine. *Proceedings of The National Academy of Science, USA*, 2004, 101(27):10107—10112.
- [65] Rodriguez R J, Henson J, Van Volkenburgh E, Hoy M, Wright L, Beckwith F, Kim Y O, Redman R S. Stress tolerance in plant via habitat-adapted symbiosis. *The ISME Journal*, 2008, 2:404—416.
- [66] Bennett A E, Alers-Garcia J, and Bever J D. Three-way interactions among mutualistic mycorrhizal fungi, plants, and plant enemies: hypotheses and synthesis. *The American Naturalist*, 2006, 167(2):141—152.
- [67] Ting A S Y, Meon S, Kadir J, Radu S, Singh G. Endophytic microorganisms as potential growth promoters of banana. *BioControl*, 2007, DOI 10.1007/s10526-9093-1.

参考文献:

- [1] 王琛柱, 钦俊德. 昆虫与植物的协同进化: 寄主植物-铃夜蛾-寄生蜂相互作用. *昆虫知识*, 2007, 44(3):311~319.
- [8] 谢丽华, 王国红, 杨民和. 内生真菌及其对宿主生态适应性的影响. *菌物研究*, 2006, 4(3):98~106.
- [20] 陈世苹, 高玉葆. 内生真菌与禾本科植物之间的关系及其生态学意义. *生态学杂志*, 2000, 19(5):52~57.
- [61] 兰琪, 姬志勤. 苦皮藤内生真菌中杀虫杀菌活性物质的初步研究. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2004, 32(10):79~85.
- [62] 戴传超, 余伯阳, 王新风. 驱杀菜青虫的内生真菌鉴定与化合物研究. *安徽农业科学*, 2006, 34(4):694~697.
- [63] 林进, 马志卿, 冯俊涛. 鬼臼毒素和脱氧鬼臼毒素对粘虫生物活性初步研究. *西北农业学报*, 2005, 14(1):94~97.