

660-663

7571(15)

第16卷第6期

生态学报

Vol. 16, No. 6

1996年12月

ACTA ECOLOGICA SINICA

Dec., 1996

病原菌与自然植物种群

II 病原菌与植物种群生物学

刘登义

(安徽师范大学生物系, 芜湖, 241000)

S432

A

摘要 病原菌在自然植物种群中普遍存在, 其对寄主植物的生长发育, 对寄主植物种群的大小、结构、动态、遗传和进化等都有重要影响。本文着重论述: 1) 病原菌对寄主植物个体的影响; 2) 病原菌对寄主植物种群生物学的影响; 3) 菌病发生的空间格局; 4) 病原菌感染的种群模型。

关键词: 病原菌, 植物种群生物学。

植物病害

PATHOGENIC FUNGI AND NATURAL PLANT POPULATIONS

II. Pathogenic fungi and plant population biology

Liu Dengyi

(Department of Biology, Anhui Normal University, Wuhu, 241000, China)

Abstract Pathogenic fungi are common in natural plant populations, which exert impacts of the size, structure, dynamics, genetics and evolution of host plant populations. This paper is to review: 1) the effects of pathogenic fungi on individual host plants; 2) the effects of pathogenic fungi on the population biology of host plant; 3) the spatial patterns of disease incidence; 4) the population models of fungal infections.

Key words: pathogenic fungi, plant population biology.

人们早就认识到植物病原菌对农作物的生长、发育和产量有着重要影响, 并做了大量的研究工作, 以期控制菌病的感染和传播, 减轻直至消除其对农业生产和发展的危害。但是, 鉴于病原菌与寄主植物相互作用的源库都在自然界中, 美、欧及澳大利亚的一些著名的生态学家和植物病理学家近十数年来转而致力于自然植物种群中病原菌与寄主植物的相互作用的研究, 以期了解和借鉴自然植物种群的遗传配置和抗病战略, 促进现代农业的发展。病原菌与寄主植物种群生物学相关性的研究是这一研究领域的一个重要方面, 近年呈蓬勃发展的势头, 内容所及从病原菌对寄主植物个体的影响到相关种群模型等^[1~2], 本文概括介绍这方面的研究进展。

收稿日期: 1995-04-18

1 病原菌对寄主植物个体的影响

病原菌对寄主植物个体的影响表现在寄主植物生长发育的各个不同时期(图1)^[1]。在植物生长发育的各个不同时期、病原菌的感染致病均有可能导致寄主植物死亡^[1,8,9]。病原菌可不同程度地减少寄主植物的结实率^[1],甚或致使寄主植物完全不育^[10~12]。病原菌对寄主植物个体的另一重要影响是降低其与同种或他种健康个体竞争的能力,影响物种竞争的结果,从而改变种群或群落的基因组成和演化趋势^[3,11]。

病原菌对寄主植物的影响有其可见的一面,如在寄主植物的茎、叶或花上形成各种形态和颜色的菌斑。在另一方面,病原菌对寄主植物还有着可测不可见的,间接和深远的生物学影响。Jarosz 等的跟踪研究表明:病原菌对寄主植物的适应性有一定的影响,这种影响可延续 2~3 代,包括降低寄主植物子代的生命力,减少其结实率,改变其生态幅等^[13]。但是,不同的病原菌与寄主植物系统的相互作用结果往往大相径庭。Lee 等研究指出,某些病原菌感染后可诱导其寄主植物多开花^[14,17~18],或促进寄主植物的营养生长,增强其生命力^[12,15]。Burdon 更发现某些病原菌可增强其寄主植物的竞争能力或减轻食草动物的啃食^[9]。

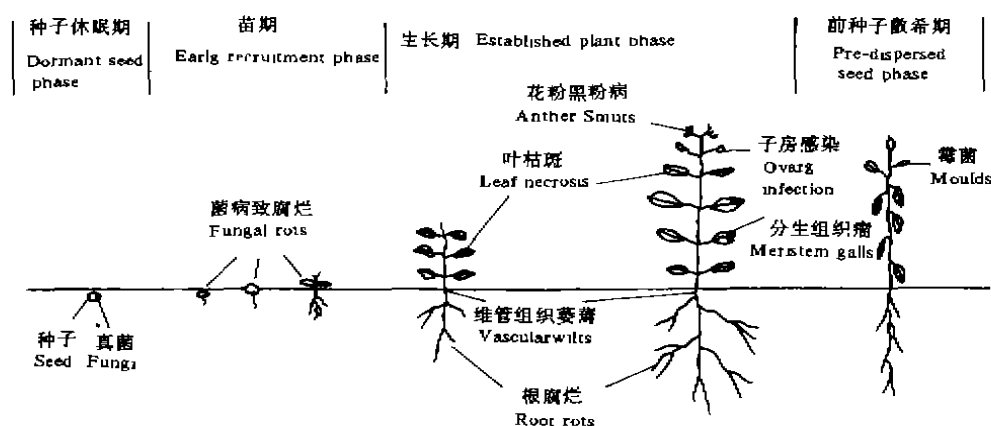


图1 植物生活周期的4个主要阶段各为病原菌提供不同的生态位;病原菌在寄主植物生活周期的各不同期的各不同阶段对其发生影响

Fig. 1 Four major phases of a stylized life cycle of plant provide the different niches for pathogenetic fungi, showing the effects of pathogenetic fungi on host plants at the different phases of plant life cycle

在自然植物种群中,病原菌使其寄主植物不育的现象比较常见。在这种情况下,寄主植物体内有机物质的分配发生改变,将原本要分配到果实中去的有机物质转而用以促进营养生长或形成更多的不孕花,从而裨益于病原菌的生长发育及再感染^[12,13]。例如,紫茎黑粉菌(*Ustilago violacea*)感染白车轴草(*Silene alba*)后不仅使后者不育,而且自身生长发育加快,再感染的速率提高^[22]。同样是紫茎黑粉菌,感染 *Viscaria vulgaris* 后使后者的花期延长,且花数大大增加^[14]。

2 病原菌对寄主植物种群生物学的影响

病原菌对寄主植物种群生物学的影响大都是密度依赖(density-dependent)型的^[1,11,22]。由于这种影响方式本身的负反馈作用,寄主植物种群的大小(population size)将最终达到某种动态平衡。但是,在有些相互作用系统中,病原菌对寄主植物的影响方式是非密度依赖(density-independent)的。Burdon 和 Chilvers 对自然植物种群中病原菌的作用方式进行了统计,结果发现属于密度依赖型的比例为 62%^[22]。

Jennersten 等发现:自然植物种群中菌病的发生不仅与植物的总体密度有关,而且与植物的分布类型(distribution patterns)和分布块大小(patch size)有关^[11]。同种寄主植物具有不同分布类型的种群;或者分布类型相同,但分布块大小有别的种群,其菌病的发生率有不同程度的差异,病原菌对寄主植物种群大小、结构和动态的影响及结果也不同。

自然植物种群中菌病的发生与寄主植物种群的大小存在着正相关的关系^[2,11],但尚无足够的研究证

据表明其间存在负反馈的关系,所涉及的问题很难在纯自然条件下找到答案,有待于在人工控制的温室和其它实验条件下研究解决。

3 菌病发生的空间类型(spatial patterns)

菌病发生的空间类型与寄主植物的空间分布格局密切相关。寄主植物均匀分布时有利于病原菌的再感染,发病区呈辐射状扩大;而当寄主植物呈块状分布时,不同分布块染上菌病的机会视其大小和与感染源(source of infection)的距离而异,即:分布块大,离感染源近,则易被感染,反之相反^[24]。寄主植物不同的空间分布格局必然导致不同的菌病空间类型。此外,病原菌种感染和致病的强度、感染源的大小和感染的方式也是影响寄主植物种群中不同分布块染病与否和病情轻重的重要因素^[3, 24]。对媒体传染的菌病来说,其传染范围和陡度依赖于传媒的行为方式^[24, 25]。

一般说来,病原菌要良好地生长和有较高的繁殖率必需寄主植物有一定的密度,在此密度以下病原菌就难以正常生长发育^[24]。Jennersten 等发现,小于或等于 35 株植物的分布块总是不被感染^[27]。Kirby 还注意到寄主植物越小越不易被病原菌感染^[28]。鉴于已有的实验研究有限, Kirby 利用计算机模型对菌病感染与否与寄主植物种群大小的相关性进行了模拟研究,结论同上^[28]。值得一提的是, Kirby 模型中的一个重要参数是在不同寄主植物分布块之间可有效传布(disperse)的病原菌的接种量(amount of inoculum)。

在自然界,植物的块状分布是普遍存在的,因种而程度不同,这很有可能是物种系统发育过程中与病原菌长期相互作用的结果^[29-31]。病原菌对自然界植物群落丰富度(richness)的影响,对寄主植物种群和动态的影响值得进一步研究。

4 病原菌感染的种群模型

Alexander 和 Antonovics 在总结实验研究结果的基础上建立了病原菌感染的简单模型,用以描述雌雄异株多年生草本植物白车轴草(*Silene alba*)和其花粉病原菌紫坚黑粉菌(*Ustilago violacea*)的相互作用^[11]:

$$H_{t+1} = H_t[1 - b(1 - r_f) - r_t - d_H] \quad (1)$$

$$D_{t+1} = D_t(1 - d_D) + H_t(r_f + b r_p) \quad (2)$$

模型中“ H ”代表健康植株数;“ D ”代表染病植株数;“ t ”、“ $t-1$ ”代表世代;“ b ”代表苗成活率;“ r_f ”和“ r_p ”分别代表花期感染率和前花期感染率(the rate of pre-floral infections);“ d_H ”和“ d_D ”分别代表健康植株和染病植株的死亡率。在上述相互作用系统中,寄主植物花被感染的途径有二,其一,在花期由昆虫传媒感染,此时 r_f 随种群中感病个体比例增加而呈线性上升:

$$r_t = r_{tmax} D_t / N_t \quad (3)$$

式(3)中“ r_{tmax} ”代表最大花期感染率,即当种群全部由染病个体组成时的花期感染率。“ D_t ”和“ N_t ”分别代表染病植株数和种群全部植株数。其二,在花前期由菌孢子直接散布感染,这主要是指位于病株冠下或近邻的营养生长期植株在病原菌孢子成熟散布时被动地受感染。在这种情况下, r_p 与种群中的病株数呈下列关系:

$$r_p = r_i D_i \quad (4)$$

式(4)中“ r_i ”表示种群中病株为 1 时健康植株被感染的概率。

在上述模型中, b 、 d_D 和 d_H 均被设定是密度依赖型的, b 随种群密度增大而减小, d_D 和 d_H 随种群密度增大而增大。

Burdon 和 Jarosz 曾对 Alexander 等的模型有过专文讨论,发现尽管不同病原菌与寄主植物相互作用系统的作用方式和演化趋势各异,但最终结果不外乎以下 3 种:1) 寄主植物种群将病原菌完全排斥,包括通过遗传抗性的形成(主动抗性)和调整生长发育节律,改变生态适应(被动抗性);2) 病原菌与寄主植物共存,形成动态平衡的共进化系统;3) 寄主植物种群灭绝,病原菌随之绝迹(专性寄生菌)^[32]。

参 考 文 献

- 1 Anderson R M and May R M. Population biology of infectious disease. Part 1. *Nature*. 1979, **280**: 361~367

- 2 Dincoor A and Eshed N. The role and importance of pathogen in natural plant communities. *Ann. Rev. Phytopathol.* 1984, **22**: 443~466
- 3 Burden J J. *Disease and plant population biology*. Cambridge University Press, Cambridge. 1987
- 4 Augspurger C K. Impact of pathogens on natural plant populations. In: *Plant Population Ecology* (Davy, A. J., Hutchings, M. J. and Watkinson, A. R., eds), Blackwell Scientific Publications, Oxford. 1989, 413~433
- 5 Burden J J, Jarosz A M and Kirby G C. Pattern and patchiness in plant-pathogen interactions-Causes and consequences. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1989, **20**: 119~136
- 6 Kranz J. Fungal diseases in multispecies plant communities. *New Phytol.* 1990, **116**: 383~405
- 7 Liu D. *Disease patterns in natural plant populations*. Umea University press. Umea. 1992
- 8 Alexander H M and Burden J J. The effect of disease induced by *Albugo candida* (white rust) and *Peronospora parasitica* (downy mildew) on the survival and reproduction of *Capsella bursa-pastoris* (shepard's purse). *Oecologia*. 1984, **64**: 314~318
- 9 Carlsson U, Elmqvist T, Wennstrom A. *et al.* Infection by pathogen and population age of host plants. *J. Ecol.* 1990, **78**: 1094~1105
- 10 Wennstrom A and Ericson L. The interaction between the clonal herb *Trientalis europaea* and the host specific smut fungus *Urocystis trientalis*. *Oecologia* 1990, **85**: 238~240
- 11 Lee J A. Variation in the infection of *Silene dioica* L. (Clariv. by *Ustilago violacea* (Pers.) Funkel in north west England. *New phytol.* 1981, **87**: 81~89
- 12 Jennersten O. Pollination and fungal disease transmission; interactions between *Viscaria vulgaris*, *Ustilago* and insects. Ph. D. dissertation, University of Uppsala.
- 13 Alexander H M and Antonovics J. Disease spread and population dynamics of anther-smut infection of *Silene dioica* caused by the fungus *Ustilago violacea*. *J. Ecol.* 1988, **76**: 91~104
- 14 Clay K. Parasitic castration of plants by fungi. *TREE*. 1991, **6**: 162~166
- 15 Thrall P H and Jarosz A M. Host-pathogen dynamics in experimental populations of *Silene alba* and *Ustilago violacea*. I. Ecological and genetic determinants of disease spread. *J. Ecol.* 1994, **82**: 561~570
- 16 Jarosz A M, Burden J J and Muller W J. Long-term effects of disease epidemics. *J. Appl. Ecos.* 1989, **26**: 725~733
- 17 Alexander H M. Pollination limitation in a population of *Silene alba* infected by the anther-smut fungus, *Ustilago violacea*. *J. Ecol.* 1987, **75**: 771~780
- 18 Jennersten O. Insect dispersal of fungal disease; Effects of *Ustilago* infection on polinator attraction in *Viscaria vulgaris*. *Oikos*. 1988, **51**: 163~170
- 19 Wennstrom A and Ericson L. Variation in disease incidence in grazed and ungrazed sites for the system *Pulsatilla pratensis*-*Puccinia pulsatillae*. *Oikos*. 1991, **60**: 39~43
- 20 Alexander H M and Maltby A. Anther-smut infection of *Silene alba* caused by *Ustilago violacea*; factors determining fungal production. *Oecologia*. 1990, **84**: 249~253
- 21 Antonovics J and Levin D A. The ecological and genetic consequences of density-dependent regulation in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1980, **11**: 411~452
- 22 Burden J J and Chilvers G A. Host density as a factor in plant disease ecology. *Ann. Rev. Phytopathol.* 1982, **20**: 143~166
- 23 Jennersten O, Nilsson S G and Wastlung U. Local plant population as a ecological islands; the infection of *Viscaria vulgaris* by the fungus *Ustilago violacea*. *Oikos*, 1993, **41**: 381~395
- 24 Alexander H M. Epidemiology of anther-smut infection of *Silene alba* caused by *Ustilago violacea*; Patterns of spore deposition and disease incidence. *J. Ecol.* 1990, **78**: 166~197
- 25 Elmqvist T, Liu D, Carlsson U. *et al.* Anther-smut infection in *Silene dioica*; variation in floral morphology and patterns of spore deposition. *Oikos*. 1993, **68**: 207~216
- 26 Burden J J and Jarosz A M. The ecological genetics of plant-pathogen interactions in natural communities. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 1988, **321**: 349~363