

蜜环菌生物种和地理分布概况综述

孙立夫^{1,2} 张艳华¹ 杨国亭^{3*} 秦国夫⁴ 宋玉双⁴ 宋瑞清³

(¹绍兴文理学院生命科学学院, 绍兴 312000; ²中国科学院植物研究所, 北京 100093; ³东北林业大学林学院, 哈尔滨 150040;
⁴国家林业局森林病虫害防治总站, 沈阳 110034)

中图分类号: Q939.5 文献标识码: A 文章编号: 1672-6472 (2007) 02-0306-0315

A review of biological species of *Armillaria* and their geographic distribution

SUN Li-Fu^{1,2} ZHANG Yan-Hua¹ YANG Guo-Ting^{3*} QIN Guo-Fu⁴ SONG Yu-Shuang⁴
SONG Rui-Qing³

(¹Life Science Faculty, Shaoxing College of Arts and Sciences, Shaoxing, 312000; ²Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093; ³Forestry College, Northeast Forestry University, Harbin 150040; ⁴Forest Diseases and Insect Pests Prevention and Cure General Station of Chinese State Forestry Department, Shenyang 110034)

自 Hintikka(1973)发现了蜜环菌 *Armillaria* (Fr.: Fr.) Staude 的四极性性别系统, 使得借助交配测试来研究这个属的互交不育性成为可能 (Korhonen, 1995)。蜜环菌单倍体和双倍体菌落形态差异的发现, 帮助研究者用交配试验进行生物种的鉴定。Kohorhen (1978) 和 Anderson & Ullrich (1979) 分别利用单倍体交配法发现了欧洲和北美洲的蜜环菌互交不育群 (intersterility groups), 即生物种 (biological species)。此后, 互交不育性试验便成为鉴定生物种和划分未知菌株的生物种归属的通用方法 (秦国夫, 2002)。按照蜜环菌互交不育群的鉴定方法和准则, 世界各国菌物学家对许多地区的蜜环菌生物种进行了研究鉴定。基于这些研究工作, 一些研究者如 Watling 等 (1982, 1987)、Termorshuizen & Arnolds (1984)、Roll-Hansen (1985)、Kile 等 (1994)、Korhonen (1995) 以及秦国夫 (2002), 都对蜜环菌生物种的研究进行了回顾和总结, 本文将参考这些研究成果和新近的文献报道, 对全球蜜环菌生物种的种类数量和分布概况进行归纳汇总。

截至目前已有 30 多个蜜环菌生物种被发表, 尽管有些生物种至今还没有一个正式学名 (秦国夫, 2002; 赵俊等, 2005)。Korhonen (1995) 认为, 从全球而言, 真正的蜜环菌生物种只在欧洲、北美、澳大拉西亚被相对较好地研究和了解, 而东亚和非洲等一些地区只是揭示了部分情况。不过到 2006 年为止, 亚洲和非洲, 特别是中国和日本的蜜环菌生物种的研究已经取得了长足的进步。以下以各个洲为单元, 分别进行蜜环菌生物种的种类数量和地理分布概况的总结和回顾。

欧洲

欧洲是最早研究蜜环菌生物种的大陆。Hintikka (1973) 进行的研究被 Korhonen (1978) 所继承, 他在芬兰基于交配试验并结合形态学和生态学特征, 将所采集到的 *Armillaria mellea* complex 分成了 3 个完全互交不育的群组。当时还没有进行命名, 这些菌株与 *A. mellea* (Vahl: Fr.) P. Kumm. 和采自法国的 *A. bulbosa* (Barla) Kile & Watling (=*A. gallica* Marxm. & Romagn.) 是互交不育的。Roll-Hansen (1985) 根据现代命名法, 将这 5 个欧洲蜜环菌生物种认定为: *A. mellea*、*A. borealis* Marxm. & Korhonen、*A. bulbosa* (=*A. gallica*)、*A. cepistipes*

基金项目: 国家自然科学基金(No.39770618); 黑龙江省自然科学基金(No.220-413504); 哈尔滨市青年科学基金项目(No.2002AFQXJ006)

*通讯作者 Corresponding author. E-mail:guotingsyang@163.com

收原稿日期: 2006-07-30; 收修改稿日期: 2006-09-28

Velen.、*A. obscura* (Schaeff.) Herink (=*A. ostoyae* (Romagn.) Herink)，这5个种分别对应 Korhonen (1978) 的5个欧洲生物种D、A、E、B和C。蜜环菌属在此限定于*A. mellea* 以及它的相近的同盟成员，相当于英文名字“honey mushroom”。*A. tabescens* (Scop.) Emel 无环，当时没有被作为同属成员处理，它和这5个欧洲生物种都表现为一个异宗配合的双因子性别系统。然而一个相对稀少的腐生于泥炭沼泽中的生物种*A. ectypa* (Fr.) Lamoure 则是同宗配合的 (Guillaumin, 1993)。随后 Rishbeth (1985, 1988) 和 Gregory (1989) 在英国等地又分别采集并鉴定出*A. borealis*、*A. cepistipes*、*A. ostoyae*、*A. mellea*、*A. lutea* Gillet (=*A. gallica*)、*A. tabescens*。Tsopelas 等 (1993) 在希腊则发现了4个蜜环菌生物种：*A. mellea*、*A. gallica*、*A. ostoyae*、*A. tabescens*。在法国和意大利也有很多关于蜜环菌生物种的报道，但也都限于上述这些种。总体上看，北欧和西欧蜜环菌生物种的地理分布已经相当清楚，但是在中欧以及俄罗斯和西班牙的伊比利亚半岛还需更大范围的调查研究 (Guillaumin et al., 1993; Kile, 1994; Korhonen, 1995)。

目前，欧洲共有7个生物种，其中，5个有环的：*A. gallica*、*A. ostoyae*、*A. cepistipes*、*A. mellea*、*A. borealis*；两个无环的：*A. tabescens*、*A. ectypa*。

北美洲

Anderson & Ullrich (1979) 用交配测定的方法对北美的蜜环菌生物种进行了研究鉴定，结果发现至少包含10个生物种，每个生物种均拥有可辨别的亲和性的双因子异宗配合现象，来自不同子实体的测试菌株的交配结果表明：每个菌株属于一个且只属于一个互交不育群，即群间的互交不育性是完全的，暂命名为北美生物种I~X，即NABS I~X (North American Biological Species I~X)。Anderson等 (1980) 对5个欧洲种和10个北美种之间单倍体菌株的交配进行了研究，并根据交配结果依据欧洲种名对北美种进行了命名。Anderson (1986) 还列举出了标准的单倍体测试菌株，以便于获得活的代表已知蜜环菌生物种的证明性菌株 (vouchers)，供在其他的研究中使用。在他的研究中还发现：北美生物种IV和V，以及VI和VIII分别是互交可育的，VI等同于VIII，而IV等同于V，他建议取消IV而留V，取消VIII而留VI。而另一个NABS XI种已被 Morrison 等 (1985) 鉴定确认；另外*A. tabescens* 也被认为是蜜环菌属的一个成员，所以北美的蜜环菌生物种成员数仍为10个。此后，一些研究者还在美国中部的大西洋州、加州中部和北部、威斯康辛、密西根半岛北部和明尼苏达东部、南卡罗莱纳州和加拿大的北安大略省、魁北克、纽芬兰以及北美西部等地区陆续发现了*A. mellea* s. str.、*A. bulbosa* (=*A. gallica*)、*A. obscura* (=*A. ostoyae*)、NABS III (=*A. calvescens* Bérubé & Dessur.)、NABS V (=*A. sinapina* Bérubé & Dessur.)、*A. gemina* Bérubé & Dessur.、*A. ostoyae*、*A. gallica*、NABS IX (=*A. nabsnona* Volk & Burds.)、*A. tabescens*、NABS XI (=*A. cepistipes*)、*A. lutea* (=*A. gallica*) 等一些蜜环菌生物种 (Motta & Korhonen, 1986; Dumas, 1988; Bérubé & Désureault, 1988, 1989; Harrington & Rizzo, 1993; Warren, 1993; Jacobs et al., 1994; Banik et al., 1995; Volk et al., 1996; Schnabel, 2005, 2006)。但总体而言，北美洲蜜环菌的地理分布不像欧洲那样被较好地绘制成了地图，主要是由于洲的面积大小不同，以及像美国中部一些州缺少这方面研究导致的。

到目前，北美洲共发现了10个蜜环菌生物种，其中，9个有环的：*A. ostoyae* (NABS I)、*A. gemina* (NABS II)、*A. calvescens* (NABS III)、*A. sinapina* (NABS V)、*A. mellea* (NABS VI)、*A. gallica* (NABS VII)、*A. nabsnona* (NABS IX)、NABS X (未命名)、*A. cepistipes* (NABS XI)；1个无环的：*A. tabescens*。

亚洲

在北半球的蜜环菌生物种研究中，亚洲相对于欧洲和北美起步较晚，主要的研究热点在中国和日本，近来伊朗也有相关研究的报道。在日本陆续发现一些蜜环菌生物种：*A. ostoyae*、*A. bulbosa* (=*A. gallica*)、*A. sinapina*、*A. jezoensis* J. Y. Cha & Igarashi、*A. singularis* J. Y. Cha & Igarashi；在日本北海道的森林中还发现同宗配合的蜜环菌子实体，基于显微特征和同北美种的交配结果来判定，它们的单孢菌株表现为部分与北美*A. mellea* s. str. 单孢测试菌株交配亲合，但它的性行为和单孢菌株的培养特性与欧美种的形式明显不同，其形态特征在一些方面也与温带蜜环菌狭义种*A. mellea* s. str. 不同，表现为同宗配合，该种被鉴定命名为蜜环菌日本亚种*A. mellea* subsp.

nipponica J. Y. Cha & Igarashi; 而 *A. jezoensis* 和 *A. singula* 为亚洲特有物种(Cha et al., 1992, 1994; Cha, 1995a, 1995b; Cha & Igarashi, 1994, 1995, 1996a, 1996b, 1996c, 1997)。Ota 等(1998)对所采集的 10 个蜜环菌生物种与欧美测试菌株进行交配测定, 结果为: *A. gallica*、*A. nabsnona*、*A. ostoyae*、*A. cepistipes*、*A. mellea*、*A. sinapina*、*A. tabescens*、*A. singula*、*A. jezoensis* 以及 Nag. E。Nag. E 是长泽(Nagsawa)发现的互交不育群之一, 代号 E, 即 Nagsawa E, 为一个新生物种(Nagasawa, 1991)。

早在 20 世纪 90 年代初期, Mohammed 等(1994)就对来自日本和中国的蜜环菌菌株进行了鉴定。日本的菌株被鉴定为: *A. ostoyae*, *A. mellea*, *A. gallica*, *A. cepistipes*, *A. sinapina* 和 NABS IX (=*A. nabosnona*)。中国的菌株采自黑龙江省带岭, 被鉴定为 *A. sinapina*。然而还有一些菌株(来自日本和中国均有)与来自欧洲、北美和澳大利亚的蜜环菌种测试菌株均不亲和, 他们认为这些菌株可能属于蜜环菌仅限于远东地区分布的生物种, 它们也可能是因不明原因而不能用传统的亲和交配来鉴定的蜜环菌种。但可以肯定的是, 蜜环菌在中国和日本广泛分布。

中国自 20 世纪 90 年代便开始蜜环菌生物种的研究并取得了一定的成绩, 贺伟等(1996)和秦国夫等(1999)先后对我国大兴安岭和长白山地区的蜜环菌生物种进行了鉴定, 共分出 5 个互交不育群, 分别称为中国生物种(Chinese Biological Species, CBS) A、B、C、D 和 E, 并分清了这 5 个生物种同欧洲和北美种的关系: CBS A=*A. sinapina*, CBS B=*A. gallica*, CBS C 为亚洲特有物种, CBS D=*A. ostoyae*, CBS E 在建立时仅包括 2 个菌株, 尚未建立起完整的交配型菌株体系, 与其他中国蜜环菌生物种的相互关系也不清晰。后来赵俊和张来(2000)依据交配试验结果, 将原 CBS E 中的 2 个菌株重新进行了归属: 将 92018 号菌株归属 CBS C; 将 92011 号菌株归属 CBS D, 即把 CBS E 并入奥氏蜜环菌 *A. ostoyae* (CBS D)。李向前等(1998)对采自北京东灵山地区、黑龙江带岭地区以及帽儿山地区不同寄主上的 15 个蜜环菌子实体进行了极性测试和生物种测定。结果表明: 共存在 4 个互交不育群, 除其中的一个极性不清楚外, 其他生物种都是四极性异宗配合的。经过与欧洲生物种交配测定, 结果发现北京东灵山地区的一个互交不育群为 *A. gallica*。秦国夫等(2000)又发表 4 个蜜环菌生物种, 分别为 CBS F、CBS G、CBS H、CBS I, 其中 CBS G 为典型的同宗配合种, 其余 3 个为异宗配合。CBS H 与 CBS C 之间存在部分互交可育, 比例高达 17.8%, 在同一个国家地域内的两个生物种之间出现如此高的互交可育比例还是首次报道。CBS I 为无菌环的假蜜环菌 *A. tabescens*, 它与欧洲的假蜜环菌互交可育, 属于同种, 而与中国其它各生物种互交不育。CBS F、CBS G、CBS H 与所有欧美种菌株均互交不育, 为亚洲特有物种。孙立夫等(2003)在中国黑龙江省牡丹江林区 10 个林业局范围内进行了蜜环菌生物种的调查, 共分离出 41 个菌株, 交配结果表明大部分为高卢蜜环菌 *A. gallica*, 少数为 CBS F。

秦国夫(2002)在其博士论文中又新报道了 4 个生物种, 并将所发表报道的中国蜜环菌生物种进行了汇总。新报道的 4 个生物种是: CBS J、CBS K、CBS L、CBS M, 其中 CBS K 与蜜环菌狭义种 *A. mellea* s. str. 亲和交配, CBS M 与 *A. borealis* 亲和交配, 而 CBS J 和 CBS L 与所有欧美种菌株均不交配, 为亚洲特有种类。同时, 还讨论了 CBS F 和 CBS G: CBS F 在形态上同日本报道的单生蜜环菌(*A. singula*)相似, 但是还没有进行交配测试的鉴定(本文视二者为不同的生物种); 而同宗配合的中国生物种 CBS G 中有一部分菌株则显示出同蜜环菌狭义种(*A. mellea* s. str.)的部分亲合交配, 但交配率只有 4.7%, 具有明显种间黑线反应的比例达到 63.5%, 因此它们应属于不同的生物种, CBS G 可能与日本的非异宗配合种蜜环菌日本亚种 *A. mellea* subsp. *nipponica* 相同, 因为它们具有相似的性别机制和形态特征。

赵俊等(2005)将在我国华中、西北和西南地区发现的共 6 个新的中国蜜环菌生物种 CBS J、CBS K、CBS L、CBS M、CBS N 和 CBS O 作了进一步的整理并发表在《菌物系统》上, 该文指出这些生物种都是异宗配合的种类。CBS J 与 CBS A、CBS K 与 CBS G 以及 CBS L 与 CBS H 之间存在较低的互交可育现象。CBS K 与 *A. mellea* 互交可育; CBS M 与 *A. borealis* 互交可育, 且首次在欧洲以外地区被发现; 其余 4 种为亚洲特有物种。而 CBS J、CBS L、CBS N、CBS O 和 2000 年发表的 CBS H 这 5 个亚洲特有物种都应属于新种之列, 有关

命名还需进一步的研究确定。

Asef 等 (2003) 在伊朗用欧洲的和 2 个日本的蜜环菌 vouchers 鉴定出 6 个互交不育群 IISG (Iranian intersterility groups) : *A. mellea*、*A. cepistipes*、*A. gallica*、*A. borealis*、*Armillaria* sp. (IISG5) 和 (IISG6)。然而 IISG5 和 IISG6 不与任何参与测定的 vouchers 亲和, 这需要进一步的交配实验测试以鉴定其生物种归属, 在本文中不将这两个互交不育群作为有效发表的生物种对待。

总体上看, 亚洲的蜜环菌生物种研究已经在近 10 多年中取得了不小的进展, 日本先后报道了 11 个生物种; 伊朗报道了 4 个生物种; 中国也报道了 14 个生物种。但在中国这一数量仍然是偏低的, 因为仅调查了 10 个省 (区、市), 很多地方还尚未调查 (赵俊等, 2005)。按北半球的分布情况推断, 中国至少还应该有头柄蜜环菌 *A. cepistipes* 和第九蜜环菌 *A. nabsnona* 存在, 因为前者广泛分布在北半球, 包括欧洲、北美和亚洲的日本、伊朗 (Korhonen, 1978, 1995; Morrison *et al.*, 1985; Banik & Burdsall, 1998; Ota *et al.*, 1998; Asef *et al.*, 2003), 王岚和杨祝良 (2003) 按形态特征在我国云南、四川等地发现了该种, 但缺少互交不育性试验结果; 后者属于北美种, 也在日本发现有分布 (Ota *et al.*, 1998)。

到目前为止, 亚洲共发表了 20 个蜜环菌生物种, 其中, 有菌环的为 19 个 (其中包括 1 个亚种): *A. sinapina* (CBS A, 日本 group F), *A. gallica* (CBS B, Nag. A), *A. ostoyae* (CBS D, Nag. C), *A. singula* (日本 group G), *A. mellea* (CBS K), *A. borealis* (CBS M), *A. nabsnona* (Nag. B), *A. cepistipes* (Nag. D), *A. jezoensis* (日本 group H), CBS C, CBS F, CBS H, CBS J, CBS L, CBS N, CBS O, Nag. E, 同宗配合种 CBS G, *A. mellea* subsp. *Nipponica* (等同于日本非异宗配合种 Nag. AM; CBS G 可能与这个日本同宗配合种为相同种, 但还没有进一步证实它们的关系, 所以本文将它们算作不同的生物种); 1 个无环的是 *A. tabescens* (CBS I, 日本 group T)。

整体而言, 北半球的蜜环菌生物种研究的较为透彻, 尤其是近来亚洲有一些令人惊喜的新发现, 亚洲也成为到目前为止全球范围内发现蜜环菌生物种类最多的地区。北半球的蜜环菌生物种的种类和分布汇总见表 1。

表 1 北半球蜜环菌生物种及其分布

Table 1 Biological species and distribution of *Armillaria* in the northern hemisphere

分布特性 Distribution characters	蜜环菌生物种 <i>Armillaria</i> biological species	亚 洲 Asia			北美洲 North America	欧洲 Europe
		中国 P.R.China	日本 Japan	伊朗 Iran		
北半球三 大洲共有种	<i>A. gallica</i>	+	+	+	+	+
The common biological species of three continents in the northern hemisphere	<i>A. ostoyae</i>	+	+		+	+
	<i>A. tabescens</i>	+	+		+	+
	<i>A. mellea</i>	+	+	+	+	+
	<i>A. cepistipes</i>		+	+	+	+
北半球常见种 The frequent biological species in the northern hemisphere	<i>A. sinapina</i>	+	+		+	
	<i>A. borealis</i>	+		+		+
	<i>A. nabsnona</i>		+		+	
CBS C		+				
CBS F		+				
CBS G		+				
CBS H		+				

亚洲特有物种	CBS J	+
The endemic biological species in Asia	CBS L CBS N CBS O <i>A. singula</i> <i>A. jazoënsis</i> <i>A. mella</i> ssp. <i>Nipponica</i> Nag. E	+
北美特有物种	<i>A. calvescens</i>	+
The endemic biological species in North America	<i>A. gemina</i> NABS X	+
欧洲特有物种	<i>A. ectypa</i>	+
The endemic biological species in Europe		

非洲

非洲大陆的蜜环菌生物种研究有其特殊性。多年的研究表明，适合区分欧洲种的分类方法能够应用到非洲蜜环菌生物种的初步分类研究中，但判断力要差些，交配测试的方法在鉴定温带蜜环菌生物种方面是必要的，但不能完全移入到非洲菌株的鉴定研究上来，因为在一般情况下，非洲的蜜环菌较之欧美种有很大不同——许多种是没有单倍体形式的。这就给生物种的鉴定带来了困难和挑战，所以对非洲大陆的蜜环菌的分类研究要运用菌体融合试验、形态学和培养特性以及分子和生化等手段综合进行。非洲蜜环菌的两个主要的广布群组便是通过多种分类研究方法综合确定的，并较好地与形态学家所描述的两个种对应起来，这两个种为 *A. mellea* 和 *A. heimii* Pegler (Mohammed et al., 1989)。

自 20 世纪 80 年代末开始，许多研究者对非洲蜜环菌就展开了研究，他们对欧洲和非洲的蜜环菌生物种进行了对比。来自非洲 16 个不同国家（主要是东非）的 47 个蜜环菌菌株被用交配测试的方法进行了分类，结果表明：除了部分菌株与欧美种亲和以外，其余菌株与所有的欧美种均是不亲和的。虽然大部分菌株被分成两个群组（后证明等同于已被描述的 *A. mellea* 和 *A. heimii*），但有一点很清楚：还有一些菌株不归属于这两个群组中的任何一个群组 (Mohammed et al., 1989, 1993)。

来自肯尼亚不同地区的蜜环菌菌株，根据培养特性、交配测试和同工酶谱被分成了 3 个群组，用苯菌灵分离子处理使之单倍体化后，与当时的北美种及欧洲种的测试菌株交配是互交不育的。用同工酶分析肯尼亚的这些菌株表明：形态相似的菌株具有相似的酯酶同工酶酶谱类型，但与欧洲种不同，这表明肯尼亚的这些菌株应为与欧美种不同的特有物种，它们包含 3 个生物种：*A. mellea* 非洲型；*A. heimii*；1 个未命名的种，起源于肯尼亚高地的菌株，可能是属于分布有限的那些种类，尚需做进一步的研究鉴定 (Mwangi et al., 1989; Mohammed & Guillaumin, 1993; Mohammed et al., 1994; Mwangi et al., 1994)。

对这 3 个非洲蜜环菌生物种的进一步研究又有新的发现：*A. mellea* 的非洲型同温带的 *A. mellea* 十分接近，但是单孢菌株可形成壳皮状的菌丝，表现为同宗配合的指示，由于 *A. mellea* 的非洲型是同宗的，建议命名为 *A. mellea* subsp. *africana* (Kile et al., 1994)，后来证实 *A. mellea* ssp. *africana* 等同于亚洲的 *A. mellea* subsp. *nipponica*

(Ota *et al.*, 2000), 因为后者是正式发表的, 而前者没有被广泛接受, 所以同宗配合的 *A. mellea* 非洲型就使用 *A. mellea* subsp. *nipponica* 这个学名。

非洲蜜环菌种群能部分地用形态学的和生化的标准来鉴定, 因非洲蜜环菌种只有 *A. heimii* 的一些菌株是异宗配合的, 而且是两极性的, 所以, *A. heimii* 的测试菌株 tester 包括单、双倍体; 而 *A. mellea* 非洲型和非洲未命名的蜜环菌群组只有双倍体 (Guillaumin *et al.*, 1994)。双一双交配的结果只依据菌丝体间的黑线的有无来判断 (Abomo-ndongo & Guillaumin, 1997)。

而非洲广泛分布的 *A. heimii* 种群拥有富于变化的两种类型的性别系统, 它包括同宗的和只有单因子控制的两极性异宗的菌株 (Kile *et al.*, 1994)。*A. heimii* 两个类型的性别系统, 分别在非洲大陆的西部和东部发现: 单因子异宗的菌株在加蓬、象牙海岸、利比亚和肯尼亚高地等处发现; 同宗的菌株在刚果、乌干达、肯尼亚、坦桑尼亚、赞比亚、津巴布韦、南非和马达加斯加等地发现。对其担子中核变化的观察发现: 同宗配合是占主导地位的 (Mohammed & Guillaumin, 1994)。作为一个生物种包含两种类型的性别系统, *A. heimii* 是让人费解的, 而 Otieno 等 (2003) 依据形态学和 DNA 序列对肯尼亚茶树上的蜜环菌的进一步研究发现, 其菌株中包含 2 个与 *A. mellea* 的非洲型即 *A. mellea* subsp. *nipponica* 不同的生物种, 其中一个群组的形态学特征与 *A. heimii* 相似, 但分子特征与 *A. heimii* 相矛盾, 建议将 *A. heimii* 看作是一个包含多个生物种的复合种; 另外一个群组是新的生物种。这个将 *A. heimii* 看作是复合种的建议以及不同性别系统的菌株来自不同地方的现象, 使得对它拥有两种类型性别系统的特点变得容易理解了, 即很可能是 *A. heimii complex* 中的不同成员分别拥有不同的性别系统, 而其整体上则表现为拥有多种的性别系统。当然, 这只是推测, 还有待进一步的研究来揭开这个谜团。

对南非、津巴布韦和埃塞俄比亚等国家蜜环菌系统发育的研究表明, 来自这些国家的菌株代表 3 支系统发育系: *A. fuscipes* Petch, *A. heimii* 和 Zimbabwean group III。其中两个发育系较大: 一个是 *A. fuscipes* 群组, 其中还包括以前称作 *A. heimii* 的一些菌株。这个发育系的出现表明 *A. fuscipes* 和 *A. heimii* 应为同一个种, 即 *A. heimii* (= *A. fuscipes*), 不过种名的使用引发争议, 但将形态学上相似的 *A. fuscipes* 和 *A. heimii* 作为同物异名, 并由于 *A. fuscipes* 这个学名使用的更早而选择优先使用的这个论点更容易被接受; 另一个较大的发育系还没有命名, 是以前被认为是 *A. heimii* 的群组 (Coetzee *et al.*, 2000b, 2005; Mwenje *et al.*, 1996, 2003; Otieno *et al.*, 2003b; Pérez-Sierra *et al.*, 2004; Gezahgne *et al.*, 2004)。*A. fuscipes* 在非洲的分布非常普遍, 可能是非洲、亚洲和澳洲等热带区域的共有种 (Kile *et al.*, 1994)。这个系统发育的研究结果也从另一角度证明: *A. heimii* (= *A. fuscipes*) 很可能是一个复合种。

Coetzee 等 (2000a, 2000b, 2001, 2002, 2003) 利用分子手段对非洲的蜜环菌的可能起源和传入进行了系统发生学的研究; 他还在南非的西海角州发现了 2 个北半球异宗配合的蜜环菌生物种: *A. mellea* s. str. 和 *A. gallica*, 并推断南非的异宗配合的 *A. mellea* 狹义种约在 350 年前, 是由于建造花园的需要随盆栽植物由荷兰人从欧洲传入南非开普顿的。

整体上, 非洲先后共报道了 6 个蜜环菌生物种, 其中异宗配合的 *A. mellea* 狹义种和 *A. gallica* 可能原产于欧洲, 其他 4 个均为非洲土著种, 其中 *A. heimii* (= *A. fuscipes*) 有两种性别系统, 其他的均为同宗配合种。非洲蜜环菌的两个主要的广布种是 *A. heimii* (= *A. fuscipes*) 和 *A. mellea* subsp. *nipponica*。此外还有两个群组则明显不同: 一个起源于肯尼亚高地; 另一个分离于肯尼亚的菌株也与任何其他的非洲菌株显著不同, 虽然应该在相似类型的菌株被更多的收集到后才能将它作为一个群组的典型代表, 但由于与其他种的差异明显, 即使菌株数量不多而仍将它作为 1 个生物种 (Mohammed *et al.*, 1989; Mwangi *et al.*, 1989; Abomo-Ndongo & Guillaumin, 1997; Coetzee *et al.*, 2000a, 2000b, 2001, 2002, 2003; Gezahgne *et al.*, 2004)。

总体而言, 非洲蜜环菌生物种有 6 个: *A. heimii* (= *A. fuscipes*), *A. mellea* subsp. *Nipponica* (同宗配合), *Armillaria* sp. (肯尼亚高原, 5 个菌株, 同宗配合), *Armillaria* sp. (肯尼亚, 仅 1 个菌株, 同宗配合) 和可能从北半球传入的 *A. gallica* 和 *A. mellea*。

澳大拉西亚

澳大拉西亚(包括澳大利亚、新西兰及附近南太平洋诸岛)以及新几内亚(岛)和斐济岛先后报道了7个蜜环菌生物种:*A. fellea* Hongo、*A. fumosa* Kile & Watling、*A. limonea* (G. Stev.) Boesew、*A. luteobubalina* Watling & Kile、*A. novae-zelandiae* (G. Stev.) Herink、*A. pallidula* Kile & Watling、*A. hinnulea* Kile & Watling (Hongo, 1976; Kile, 1980, 1981; Kile & Watling, 1983, 1988; Kile et al., 1994)。但其中由本乡次雄(Hongo, 1976)报道的分类学种*A. fellea* 不是生物种,因为还没有获得它的有关测试菌株材料。其余的6个生物种与形态种都是一一对应的。*A. fumosa*、*A. luteobubalina* 和 *A. pallidula* 为澳大利亚特有; *A. limonea* 是新几内亚特有;而 *A. novae-zelandiae* 分布在新西兰、塔斯马尼亚岛、澳大利亚大陆东部、巴布亚新几内亚,也可能在斐济岛有分布;*A. hinnulea* 分布于澳大利亚和新西兰。另外,*A. heimii* (=*A. fuscipes*) 在澳大利亚、新西兰和新几内亚也有报道(Kile, 1994)。

总体来看,这个区域范围内的蜜环菌生物种研究的较为清楚,所发表的蜜环菌生物种共有7个:*A. fumosa*, *A. hinnulea*, *A. limonea*, *A. luteobubalina*, *A. novae-zelandiae*, *A. pallidula* 和 *A. heimii* (=*A. fuscipes*)。

相关文献表明,在非洲及澳大拉西亚地域内,只有澳大利亚、新西兰等地的蜜环菌研究得比较透彻,而非洲的蜜环菌研究还有很多工作要做。将这两个地区的蜜环菌生物种类以及分布进行汇总(表2)。

其它大陆,如印度-马来西亚群岛(包括印度次大陆和东南亚)、南美洲、加勒比海和中美洲等地区所有有关蜜环菌的记载都来自传统的形态分类种,虽然每个地区各有一些报道,但至今尚无它们之间的性别和交配关系的研究,也没有蜜环菌生物种研究方面的报道。所以这几个大陆在本文中不被讨论。全球的蜜环菌概况就是这样,这只是基于生物种的概念进行总结的。其它的有关报道不在本文的讨论范围之内。

表2 非洲与澳大拉西亚蜜环菌生物种及分布

Table 2 Biological species and distribution of *Armillaria* in Australasia and Africa

蜜环菌生物种 <i>Armillaria</i> Biological species	澳大拉西亚 Australasia	非洲 Africa
<i>A. fumosa</i>	+	
<i>A. hinnulea</i>	+	
<i>A. luteobubalina</i>	+	
<i>A. novae-zelandiae</i>	+	
<i>A. pallidula</i>	+	
<i>A. limonea</i>	+	
<i>A. heimii</i> = <i>A. fuscipes</i>	+	+
<i>A. mellea</i> subsp. <i>nipponica</i>		+
<i>Armillaria</i> sp. (肯尼亚高原 5 个菌株)		+
<i>Armillaria</i> sp. (肯尼亚 1 个菌株)		+
<i>A. mellea</i> s. str. (可能源自欧洲)		+
<i>A. gallica</i> (可能源自欧洲)		+

[REFERENCES]

- Abomo-ndongo S, Guillaumin JJ, 1997. Somatic incompatibility among African isolates. *Eur Jour of For Path*, 27: 201~206
 Abomo-ndongo S, Mohammed C, Guillaumin JJ, 1997. Sexual behaviour of *Armillaria heimii* and *A. mellea* isolates from Africa. *Eur Jour of For Path*, 27: 207~224
 Anderson JB, Ullrich RC, 1979. Biological species of *Armillaria mellea* in North America. *Mycologia*, 71: 402~414
 Anderson JB, Korhonen K, Ullrich RC, 1980. Relationships between Europe and North American biological species of *Armillaria mellea*. *Experimental Mycology*, 4: 87~95
 Anderson JB, 1986. Biological species of *Armillaria* in North America: redesignation of groups IV and VIII and enumeration of voucher strains for other groups. *Mycologia*, 78: 837~839

- Asef MR, Golatapeh EM, Alizadeh A, 2003. Identification of *Armillaria* biological species in Iran. *Fungal Diversity*, **14**: 51~60
- Banik MT, Paul JA, Burdsall HH, 1995. Identification of *Armillaria* species from Wisconsin and adjacent areas. *Mycologia*, **87**(5): 707~712
- Bérubé JA, Dessureault M, 1988. Morphological characterization of *Armillaria ostoyae* and *Armillaria sinapina* sp. nov. *Can J Bot*, **66**: 2027~2034
- Bérubé JA, Dessureault M, 1989. Morphological studies of the *Armillaria mellea*, *A. gemina*, *A. calvescens*. *Mycologia*, **81**: 216~225
- Cha JY, Sung JM, Igarashi T, 1992. Biological species and morphological characteristics of *Armillaria mellea* complex in Hokkaido: *A. ostoyae* and *A. bulbosa*. *Research Bulletin of the Hokkaido University Forests*, **49**(2): 185~194
- Cha JY, Igarashi T, 1994. Intersterility groups and cultural characteristics of *Armillaria mellea* complex in Hokkaido. Proceeding of the eighth international conference on root rot and butt rots. Wik, Sweden and Haikko, Finland, August 9-16, 1993. Edited by Jonhansson M, Stenlid J, Swedish University of Agricultural Science. 479~488
- Cha JY, Sung JM, Igarashi T, 1994. Biological species and morphological characteristics of *Armillaria mellea* complex in Hokkaido: *A. sinapina* and two new species, *A. jazoënsis* and *A. singula*. *Mycoscience*, **35**: 39~47
- Cha JY, 1995a. *Armillaria mellea* (Vahl: Fr.) Kummer s.s. from Hokkaido. *Forest Log of Japan*, **77**: 395~398
- Cha JY, 1995b. Taxonomy and Ecology of *Armillaria mellea* complex in Hokkaido. Ph.D. Dissertation. 1~95
- Cha JY, Igarashi T, 1995. A note on *Armillaria mellea* subsp. *nipponica* subsp. nov. in Japan. *Mycoscience*, **36**: 143~146
- Cha JY, Igarashi T, 1996a. *Armillaria* species associated with *Gastrodia elata* in Japan. *Eur J For Path*, **25**: 319~326
- Cha JY, Igarashi T, 1996b. *Armillaria jezoënsis*, a new symbiont of *Galeola septentrionalis* (Orchidaceae) in Hokkaido. *Mycoscience*, **37**: 21~24
- Cha JY, Igarashi T, 1996c. Biological species of *Armillaria* and their mycoparasitic associations with *Rhodophyllus abortivus* in Hokkaido. *Mycoscience*, **37**: 25~30
- Cha JY, Igarashi T, 1997. Cultural characteristics of biological species of *Armillaria* from Hokkaido, Japan. *Research Bulletin of the Hokkaido University Forests*, **54**(2): 212~222
- Coetze MPA, Wingfield BD, Harrington TC, Dalevi D, Coutinho TA, Wingfield MJ, 2000a. Geographical diversity of *Armillaria mellea* s. s. based on phylogenetic analysis. *Mycologia*, **92**(1): 105~113
- Coetze MPA, Wingfield BD, Coutinho TA, Wingfield MJ, 2000b. Identification of the causal agent of *Armillaria* root rot of pine species in South Africa. *Mycologia*, **92**(4): 777~785
- Coetze MPA, Wingfield BD, Harrington TC, Steimel J, Coutinho TA, Wingfield MJ, 2001. The root rot fungus *Armillaria mellea* introduced into South Africa by early Dutch settlers. *Molecular Ecology*, **10**: 387~396
- Coetze MPA, Wingfield BD, Bloomer P, Wingfield MJ, 2002. Biogeography and possible origin of *Armillaria* species. Book of Abstracts of the 7th International Mycological Congress (IMC7), Oslo, 11-17th, August. p112
- Coetze MPA, Wingfield BD, Roux J, Crous PW, Denman S, Wingfield MJ, 2003. Discovery of two northern hemisphere *Armillaria* species on Proteaceae in South Africa. *Plant Pathology*, **52**(5): 604~612
- Coetze MPA, Wingfield BD, Bloomer P, Wingfield MJ, 2005. Phylogenetic analyses of DNA sequences reveal species partitions amongst isolates of *Armillaria* from Africa. *Mycological Research*, **109**: 1223~1234
- Dumas MT, 1988. Biological species of *Armillaria* in the mixedwood forest of northern Ontario. *Can J For Res*, **18**: 872~874
- Gezahgne A, Coetze MPA, Wingfield BD, Wingfield MJ, Roux J, 2004. Identification of the *Armillaria* root rot pathogen in Ethiopian plantations. *For Path*, **34**: 133~145
- Gregory SC, 1989. *Armillaria* species in northern Britain. *Plant Pathology*, **38**: 93~97
- Guillaumin JJ, Mohammed C, Anselmi N, Courtecuisse E, Gregory SC, Holdenrieder O, Intini M, Lung B, Marxmüller H, Morrison D, Rishbeth J, Termorshuizen AJ, Tirro A, Van Dam B, 1993. Geographical distribution and ecology of the *Armillaria* species in Western Europe. *European Journal of Forest Pathology*, **23**: 321~341
- Guillaumin JJ, Mohammed C, Abomo-Ndongo S, 1994. Vegetative incompatibility and sexual systems of *Armillaria* isolates from tropical Africa. Proceeding of the eighth international conference on root rot and butt rots. Wik, Sweden and Haikko, Finland, August 9-16, 1993. Edited by Jonhansson M, Stenlid J, Swedish University of Agricultural Science. 349~354
- Harrington TC, Rizzo DM, 1993. Identification of *Armillaria* species from New Hampshire. *Mycologia*, **85**(3): 365~368
- He W, Qin GF, Shen RX, 1996. Biological species of *Armillaria mellea* in the greater Xingan mountains and Changbai mountains in China. *Acta Mycologica Sinica*, **15**(1): 9~16 (in Chinese with English abstract)
- Hinttika V, 1973. A note on the polarity of *Armillariella mellea*. *Karstenia*, **13**: 32~39
- Hongo TS, 1976. Agarics from Papua-New Guinea. *Rept Totori Mycol Inst*, **14**: 95~104

- Jacobs K, MacDonald JD, Cobb FW, Jr Wells K, 1994. Identification of *Armillaria* species in California. *Mycologia*, **86**(1): 113~116
- Kile GA, 1980. Behaviour of an *Armillaria* in some *Eucalyptus obliqua* – *E. regnans* forests in Tasmania and its role in their decline. *European Journal of Forest Pathology*, **10**: 278~296
- Kile GA, 1981. *Armillaria luteobubalina*: a primary cause of decline and death of trees in mixed species eucalypt forests in central Victoria. *Australian Forest Research*, **11**: 63~77
- Kile GA, Watling R, 1983. *Armillaria* species from south-eastern Australia. *Trans Br Mycol Soc*, **81**(1): 129~40
- Kile GA, Watling R, 1988. Identification and occurrence of Australian *Armillaria* species, including *A. pallidula* sp. nov. and comparative studies between them and non-Australian tropical and Indian *Armillaria*. *Trans Br Mycol Soc*, **91**(2): 305~315
- Kile GA, Guillaumin JJ, Mohammed C, Watling R, 1994. Biogeography and pathology of *Armillaria*. Proceeding of the eighth international conference on root rot and butt rots. Wik, Sweden and Haikko, Finland, August 9-16, 1993. Edited by Jonhansson M, Stenlid J, Swedish University of Agricultural Science. 411~436
- Korhonen K, Hintikka V, 1974. Cytological evidence for somatic diploidization in dikaryotic cells of *Armillariella mellea*. *Arch Microbiol*, **95**: 187~192
- Korhonen K, 1978. Interfertility and clonal size in the *Armillariella mellea* complex. *Karstenia*, **18**: 31~42
- Korhonen K, 1995. *Armillaria* since Elias Fries. *Acta Univ Ups Symb Bot Ups*, **30**(3): 153~161
- Li XQ, Huang YQ, Cheng DS, 1998. Preliminary study on *Armillaria* biological species of the north area of China. *Mycosystema*, **17**(4): 307~311 (in Chinese)
- Mohammed C, Guillaumin JJ, Berthelay S, 1989. Preliminary investigations about the taxonomy and genetics of African *Armillaria* species. In: Morrison DJ, ed. Proceedings of the 7th International Conference on Root and Butt Rots. Vernon and Victoria, British Columbia, Canada: IUFRO, 447~457
- Mohammed C, Guillaumin JJ, 1993. Aspects of tropical mycology. Cambridge: Cambridge University Press. 207~217
- Mohammed C, Guillaumin JJ, Berthelay S, 1994. *Armillaria* species identified in China and Japan. *Mycological Research*, **98**: 607~613
- Mohammed C, Guillaumin JJ, Botton B, Intini M, 1994. Species of *Armillaria* in tropical Africa. Proceeding of the eighth international conference on root rot and butt rots. Wik, Sweden and Haikko, Finland, August 9-16, 1993. Edited by Jonhansson M, Stenlid J, Swedish University of Agricultural Science. 402~410
- Morrison DJ, Thomson AJ, Chu D, Peet FG, Sahota TS, 1985. Isozyme patterns of *Armillaria* intersterility groups occurring in British Columbia. *Can J Microbiol*, **31**: 651~653
- Motta JJ, Korhonen K, 1986. A note on *Armillaria mellea* and *Armillaria bulbosa* from the middle Atlantic states. *Mycologia*, **78**(3): 471~474
- Mwangi LM, Lin D, Hubbes M, 1989. Identification of Kenyan *Armillaria* isolates by cultural morphology intersterility tests and analysis of isozyme profiles. *Eur J For Path*, **19**: 399~406
- Mwangi LM, Mwenje E, Makambila C, Chanakira-Nyahwa F, Guillaumin JJ, Mohammed C, 1994. Ecology and pathogenicity of *Armillaria* in Kenya, Zimbabwe and the Congo. Proceeding of the eighth international conference on root rot and butt rots. Wik, Sweden and Haikko, Finland, August 9-16, 1993. Edited by Jonhansson M, Stenlid J, Swedish University of Agricultural Science. 34~44
- Mwenje E, Ride JP, 1996. Morphological and biochemical characterization of *Armillaria* isolates from Zimbabwe. *Plant Pathology*, **45**: 1036~1051
- Mwenje E, Wingfield BD, Coetzee MPA, Wingfield MJ, 2003. Molecular characterisation of *Armillaria* species from Zimbabwe. *Mycological Research*, **107**: 291~296
- Nagasawa E, 1991. Taxonomic reassessment of *Armillaria mellea* in Japan. Report for a Grant-in-Aid for scientific research, No. 63560155, Tottori, Japan. *Mycol Inst*, p30 (in Japanese)
- Ota Y, Matsushita N, Nagasawa E, Terashita T, Fukuda K, Suzuki K, 1998. Biological species of *Armillaria* in Japan. *Plant Disease*, **82**: 537~543
- Ota Y, Intini M, Hattori T, 2000. Genetic characterization of heterothallic and non-heterothallic *Armillaria mellea* sensu stricto. *Mycol Res*, **104**: 1046~1054
- Otiens W, Pérez-Sierra A, Termorshuizen A, 2003. Characterization of *Armillaria* isolates from tea (*Camellia sinensis*) in Kenya. *Mycologia*, **95**(1): 160~175
- Pérez-Sierra A, Guillaumin JJ, Spooner BM, Bridge PD, 2004. Characterization of *Armillaria heimii* from Africa. *Plant Pathology*, **53**: 220~230

- Qin GF, He W, Zhao J, Tian SM, Shen RX, 1999. Mating relationships between Chinese biological species and North American species of *Armillaria*. *Mycosistema*, **18**(3): 243~248 (in Chinese)
- Qin GF, Zhao J, Tian SM, Korhonen K, Dai YC, Liu CR, 2000. New biological species of *Armillaria* in China. *Mycosistema*, **19**(4): 509~516 (in Chinese)
- Qin GF, 2002. Genetics and phylogenesis of Chinese *Armillaria*. Dissertation for Ph.D., Chinese Academy of Forestry. 1~144 (in Chinese)
- Rishbeth J, 1985. Infection cycle of *Armillaria* and host response. *Eur J For Path*, **15**: 332~341
- Rishbeth J, 1988. Stump infection by *Armillaria* in first-rotation conifers. *Eur J For Path*, **18**: 401~408
- Roll-Hansen F, 1985. The *Armillaria* species in Europe. *Eur J For Path*, **15**:22~31
- Schnabel G, Bussey KE, Bryson PK, 2005. First report of *Armillaria gallica* causing *Armillaria* root rot in daylily in south Carolina. *Plant Disease*, **89**(6): 683
- Schnabel G, Williamson MA, 2006. First report of *Armillaria tabescens* causing *Armillaria* root rot of Pindo palm in south Carolina. *Plant Disease*, **90**:1106
- Sun LF, Yang GT, Zhao J, Song YS, Qin GF, 2003. Investigation and identification on *Armillaria* biological species in Mudanjiang forested area of Heilongjiang Province. *Forest Pest and Disease*, **22**(4): 35~38 (in Chinese)
- Sun LF, 2003. Studies on *Armillaria* biological species of Heilongjiang Province. Dissertation for Ph.D., Northeast Forestry University. 1~172 (in Chinese)
- Termorshuizen AJ, Arnolds MEJ, 1984. Geographical distribution of the *Armillaria* species in the Netherlands in relation to soil type and hosts. *Eur J For Path*, **24**:129~136
- Tsopelas P, 1994. *Armillaria* species in the forests of Greece. Proceeding of the eighth international conference on root rot and butt rots. Wik, Sweden and Haikko, Finland, August 9-16, 1993. Edited by Jonhansson M, Stenlid J, Swedish University of Agricultural Science. 470~478
- Volk TJ, Burdsall HH, Banik MT, 1996. *Armillaria nabsnona*, a new species from western North America. *Mycologia*, **88**: 484~494
- Wang L, Yang ZL, 2003. Taxa of *Armillaria* from southwestern China. *Edible Fungi of China*, **22**(5):4~6 (in Chinese)
- Warren GR, 1993. The *Armillaria* species complex in Newfoundland. Proceeding of the eighth international conference on root rot and butt rots. Wik, Sweden and Haikko, Finland, August 9-16, 1993. Edited by Jonhansson M, Stenlid J, Swedish University of Agricultural Science. 368~371
- Watling R, Kile GA, Gregory NM, 1982. The genus *Armillaria* nomenclature, typification, the identity of *Armillaria mellea* and species differentiation. *Trans Br Mycol Soc*, **78**(2):271~285
- Watling R, 1987. The occurrence of annulate *Armillaria* species in northern Britain. *Notes RBG Eding*, **44**(3):459~484
- Zhao J, Tian SM, Wang YL, Qin GF, 1999. A method of single spore isolation and culture for *Armillaria* genetic test. *Microbiology*, **26**(3): 207~209 (in Chinese)
- Zhao J, Zhang L, 2000. Mating relationship between CBS E isolates and other Chinese biological species of *Armillaria*. *Journal of Jilin Forestry University*, **16**(1): 5~8 (in Chinese)
- Zhao J, Qin GF, Dai YC, 2005. Newly recorded biological species of Chinese *Armillaria*. *Mycosistema*, **24**(2):164~173 (in Chinese)

[附中文参考文献]

- 贺伟,秦国夫,沈瑞祥,1996.大兴安岭和长白山地区蜜环菌生物种的研究.真菌学报, **15**(1):9~16
- 李向前,黄永青,程东升,1998.中国北方地区蜜环菌生物种的初步研究.菌物系统, **17**(4):307~311
- 秦国夫,贺伟,赵俊,田淑敏,沈瑞祥,1999.中国蜜环菌生物种与北美种的交配关系.菌物系统, **18**(3):243~248
- 秦国夫,赵俊,田淑敏,Korhonen K,戴玉成,刘春如,2000.中国蜜环菌的新生物种.菌物系统, **19**(4):509~516
- 秦国夫,2002.中国蜜环菌的遗传学与系统学.北京:中国林业科学院.博士学位论文.1~144
- 孙立夫,杨国亭,赵俊,宋玉双,秦国夫,2003.黑龙江省牡丹江林区蜜环菌的调查与鉴定.中国森林病虫, **22**(4):35~38
- 孙立夫,2003.黑龙江省蜜环菌生物种的研究.哈尔滨:东北林业大学.博士学位论文.1~172
- 王岚,杨祝良,2003.中国西南的蜜环菌属真菌.中国食用菌, **22**(5):4~6
- 赵俊,田淑敏,王玉玲,秦国夫,1999.蜜环菌遗传测定的单孢分离和培养方法.微生物学通报, **26**(3):207~209
- 赵俊,张来,2000.CBS E 与其它中国蜜环菌生物种的相互关系.吉林林学院学报, **16**(1):5~8
- 赵俊,秦国夫,戴玉成,2005.中国蜜环菌生物种新记录.菌物学报, **24**(2):164~173