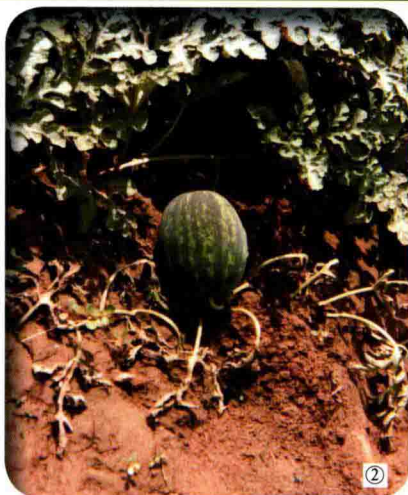


山西镰刀菌

洪坚平 贺冰 郭明霞 著

Shanxi Fusarium



中国林业出版社

山西镰刀菌

洪坚平 贺 冰 郭明霞 著

中国林业出版社

图书在版编目(CIP)数据

山西镰刀菌 / 洪坚平, 贺冰, 郭明霞著. —北京: 中国林业出版社, 2015. 5
ISBN 978-7-5038-8029-2

I. ①山… II. ①洪…②贺…③郭… III. ①镰孢霉属—研究 IV. ①Q949.331

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2015)第 114353 号

出版 中国林业出版社(100009 北京西城区刘海胡同7号)

网址 <http://lycb.forestry.gov.cn>

E-mail: forestbook@163.com 电话 010-83143543

发行 中国林业出版社

印刷 北京北林印刷厂

版次 2015 年 5 月第 1 版

印次 2015 年 5 月第 1 次

开本 787mm × 1092mm 1/16

印张 11.25

字数 252 千字

印数 1 ~ 1000 册

定价 35.00 元

前 言

镰刀菌属于无性型真菌，或称半知菌，有性时期为子囊菌门。自从1809年 Link 首先在锦葵科植物上记载第一株镰刀菌，定名粉红镰刀菌 *Fusarium roseum* Link 以来，镰刀菌的种类已发现 44 种和 7 个变种左右。它们分布极广，普遍存在于土壤及动植物有机体上，地理分布极为广泛，甚至存在于严寒的北极和干旱炎热的沙漠。

镰刀菌是真菌中最具有经济价值的属之一，许多种是植物的重要病原菌，尤其瓜果蔬菜等经济作物受害最为严重，常造成作物烂种、根腐、穗腐、萎蔫、枯死等症状。这一类病害由于传染途径广，在土壤中腐生又能寄生而长期存在，用化学农药等单一防治措施很难取得良好效果，只有培育和选用抗病品种为主的综合防治措施才是控制此类病害的最有效方法。镰刀菌又是真菌中最难鉴定的属之一，形态学方法是目前鉴定镰刀菌的主要方法。其主要依据该菌大、小分生孢子形态特征、产孢方式及培养性状等为依据，此菌又容易产生变异，有些菌株大、小分生孢子其中一种又缺失，也为种类鉴定工作带来很多困难。当前国内外学者已开始了镰刀菌 DNA 和分子生物学方面研究，今后镰刀菌种类鉴定工作应将形态学和分子生物学技术相结合，探索出更为科学、全面的技术和方法。

本书是山西农业大学贺运春教授指导的团队，从 2001 年开始对山西省内的植物病害镰刀菌、土壤镰刀菌、自然保护区镰刀菌及虫生镰刀菌的种类类群进行分类鉴定，共采集病害植株 440 株，分离到 370 株镰刀菌，寄主植物 42 种，对有大、小型分生孢子的 182 个菌株进行鉴定，分属于 25 个种，5 个变种。对山西 13 个土壤类型中，分离出有大、小分生孢子的镰刀菌 162 株，分属 27 个种和三个变种，其中两个种为中国新记录种。从山西 4 个自然保护区共分离到 245 份土壤样本得到 48 株的镰刀菌，分属于 19 个种，6 个变种。从 7 种昆虫体中分离到镰刀菌 4 种。该团队开展了全省不同类型土壤镰刀菌和 4 个自然保护区林地土壤镰刀菌

菌株采集和种类鉴定在全国属首次,为今后防治镰刀菌病害和综合利用镰刀菌打下了基础。

本书是在大量田间调查采样和室内研究的基础上,将多年的教学科研成果提炼编写的。本书作者不仅具有坚实的基础理论,而且在长期的科学研究工作中取得了大量的研究经验和科研成果。在编写的同时又参阅了近10年国内外在镰刀菌分类鉴定理论、方法、科学研究和教学研究的重要文献和最新成果编著的,使其尽量满足镰刀菌教学科研的要求。

本书在编写过程中受到了山西农业大学贺运春教授的极大关怀,承蒙贺运春教授对全书进行了审阅,提出了宝贵的修改意见,贺运春的研究生宋东辉、胡亚娟、焦清波、姜彩鸽、林家才等给了极大的支持,并对全书的编写提出了很多宝贵的意见,并参与了修改意见,对此表示衷心的感谢。

由于作者水平有限,在编写过程中难免出现一些错误与疏漏,请广大读者评指正。

洪坚平

2014年11月20日

目 录

前 言

第一章 绪 论	(1)
一、镰刀菌的危害性	(1)
二、镰刀菌在生物防治中的作用	(3)
三、镰刀菌在环境保护中的应用	(4)
第二章 镰刀菌的分类	(6)
一、目前常用的分类系统	(6)
二、镰刀菌的分组	(9)
三、目前镰刀菌分类依据	(15)
第三章 镰刀菌的形态学及其生长环境	(18)
一、镰刀菌的形态学	(18)
二、生长环境对镰刀菌的影响	(19)
第四章 DNA 及分子生物学技术在镰刀菌研究中的应用	(23)
一、利用分子生物学快速鉴定的途径	(23)
二、DNA 标记技术	(24)
第五章 镰刀菌的研究方法及技术路线	(31)
一、标本的采集	(31)
二、镰刀菌的分离	(31)
三、培养基类型	(36)
四、Booth 分类系统	(41)
五、镰刀菌的培养性状与形态特征	(42)
第六章 山西植物病害镰刀菌	(46)
一、常见镰刀菌病害症状	(46)
二、山西罹病植物镰刀菌种类	(50)
第七章 山西土壤镰刀菌	(77)
一、土壤条件与镰刀菌	(77)
二、山西地理气候概述	(78)
三、山西农业分区	(79)
四、山西主要土壤类型	(80)

五、山西土壤镰刀菌种类	(84)
第八章 山西自然保护区林业环境下的镰刀菌	(112)
一、山西自然保护区地理环境概述	(112)
二、山西自然保护区林业环境下主要镰刀菌种类	(114)
三、山西自然保护区镰刀菌垂直分布特点	(139)
四、镰刀菌不同生境下分布特点	(140)
第九章 山西虫生镰刀菌	(145)
附 录 山西镰刀菌培养性状彩色图版	(147)
附录1 山西植物病害镰刀菌培养性状彩版	(147)
附录2 山西土壤镰刀菌培养性状彩版及山西土壤镰刀菌分布图	(151)
附录3 自然保护区土壤镰刀菌培养性状图片	(159)
参考文献	(163)

第一章 绪 论

镰刀菌是真菌的一个重要类群，是以有丝分裂的方式产生分生孢子的类型，属于无性型真菌(Anamorphic fungi)，或称半知菌(deuteromycotina)的真菌。它们的有性阶段属于子囊菌门。镰刀菌因其在无性阶段产生的大型分生孢子形似镰刀而称之。1809年 Link 首先从锦葵科植物上发现第一株镰刀菌，定名粉红镰刀菌[*Fusarium roseum* Link]。镰刀菌种类多，迄今已发现 44 种和 7 个变种左右。它们分布极广，普遍存在于土壤及动植物有机体上，甚至存在于严寒的北极和干旱炎热的沙漠。总之，人们在地球上所能及的地方，几乎都能找到镰刀菌的踪迹。镰刀菌历来是真菌学和植病学的主要研究对象之一。

一、镰刀菌的危害性

镰刀菌与农业生产有着密切的关系，它们中有不少是导致多种农林植物病害的病原菌。镰刀菌侵入植物体引起的植物镰刀菌病害，往往使农作物遭受重大损失，甚至颗粒无收。人类栽培的各种农作物如稻、麦、棉、麻、油、茶、果树和蔬菜等，均易受到镰刀菌的侵袭而发生各种病害。许多重要的萎蔫病害曾在世界范围内造成许多毁灭性的植物病害，如由尖孢镰刀菌引起的巴拿马香蕉萎蔫病，串珠镰刀菌、禾谷镰刀菌、燕麦镰刀菌以及黄色镰刀菌会造成禾本科植物甘蔗顶腐病、水稻恶苗病、茄病镰刀菌可以导致世界范围的根腐病，有时可以使阔叶树发生溃疡病。前苏联曾有报道，当种植的甘蓝为感病品种时，镰刀菌所引起的萎蔫病害可使产量降低 50%~95%。在前苏联亚麻萎蔫病在亚麻种植区发生也极为普遍，我国北方亚麻产区也曾遭受此病危害，而造成严重损失。而有病的亚麻种子油是有毒的，会引起人畜中毒。花卉植物如紫苑，石竹等等也遭受萎蔫病的损害。根据乌拉尔一个绿化建设站的资料，紫苑萎蔫病在斯维尔德洛夫省的花业中特别普遍，它引起的损失是如此的重大，以至于发生了需在花业中停栽紫苑的问题。黑麦及小麦的种子被镰刀菌侵害后，产生“毒麦”。除上述的各种病害外，镰刀菌还可以引起各种腐烂：苹果、桃、柑橘、甜橙、番茄、马铃薯、水仙鳞茎以及其他植物在贮藏时的腐烂。国内关于镰刀菌的危害也有大量的报道。1989 年古瑞琮报道了潜伏于香蕉、芭蕉、粉蕉组织内的镰刀菌种和变种共 9 种，包括尖孢镰刀菌，半裸镰刀菌，腐皮皮镰刀菌，串珠镰刀菌，串珠镰刀菌微胶孢变种，*F. subglutinans*，*F. snthophium* 和大型半裸镰刀菌，三隔镰刀菌。1991 年王拱辰等从百合

鳞茎上分离到纯镰刀菌菌株 108 个, *F. solani* (Mart.) Sacc 和 *F. oxysporum* Schlecht. *F. solani* 出现频率占 84.3%。田间调查和接种实验证明 *F. solani* 是百合鳞茎褐色斑点病的主要致病菌。1995 年张素轩等首次报道异孢镰刀菌在高湿条件下是引起毛竹基腐病的次生病原菌。1995 年孙妍芳等确定冬瓜枯萎病的病原菌为尖孢镰刀菌冬瓜专化型。贾廷祥等于 1991~1994 年对山东 11 个县市的小麦根腐病样进行病原分离培养及致病性测定, 鉴定出黄色镰刀菌, 禾谷镰刀菌, 尖孢镰刀菌, 串珠镰刀菌为主要致病菌。1996 年姜子德等首次报道了苦丁茶枯梢病。依病菌的培养性状, 形态学特征和寄生专化性, 该菌拟为一种新的专化型——砖红镰刀菌冬青专化型。1997 年詹小红报道了马占相思枯萎病是由尖孢镰刀菌引起的。1998 年马秉元等调查了陕西省 25 个县市的玉米穗粒腐病, 认为串珠镰刀菌是该病的优势菌株, 禾谷镰刀菌为次优势菌株。迄今为止, 我国已报道的镰刀菌为 34 个种及变种, 大多与植物病害有关。在蚕业上, 一些镰刀菌是家蚕的病原物, 可以引起家蚕的镰刀菌霉病等, 影响蚕业生产

此外, 镰刀菌可引起动物病害, 如镰刀菌产生的有毒代谢产物——镰刀菌毒素 (Fusariotoxin) 毒性很强, 污染人类食品和禽畜的饲料, 会造成雏鸡、鸭、鹅、鸽子、黄牛、水牛、猪、羊、马、驴等禽畜镰刀菌毒素中毒, 是常见的病害。从 19 世纪末, 国外就陆续报道了镰刀菌引起的禽畜中毒事件。在我国, 50 年代有霉变玉米、霉变稻草等导致马、牛中毒的报道。1980 年有报道认为木贼镰孢 *F. equiseti*、半裸镰孢 *F. semitectum* 引起牛的蹄腿肿烂病。近年来, 因镰刀菌引起的马、牛、猪、鸡等中毒发生频繁, 造成大批牲畜死亡或淘汰, 给国民经济造成巨大损失, 已引起了人们的极大关注。

镰刀菌对虾养殖的影响, 也引起水产渔业界的关注和重视。1993 年有报道认为茄病镰刀菌 *F. solani* 等是其主要致病菌, 成为对虾养殖业的大敌。

有些菌株可直接侵染人和动物, 造成严重的疾病。李娅娣等在动物身上实验茄病镰刀菌对皮肤的致病性, 验证了茄病镰刀菌可以侵犯血管, 引起血循环扩散, 是此菌扩散性感染的重要发病原因。有些镰刀菌还可产生真菌毒素, 人畜食用后会造成食物中毒甚至死亡。近年来研究表明, DON、nIV 污染粮谷类的现象非常普遍, 并且可能与人类食管癌、克山病、大骨节病有关, 对人畜健康构成威胁。在杨进生等的研究中, 将镰刀菌毒素中具代表性的 T-2 毒素用于动物对其急性中毒死亡的病因研究实验结果, 用以比较其与急性克山病患者的死亡有无类似之点, 为探讨急性克山病发病原因提出了一个假设。而在单妹等的实验中, 则对饲料中存在的多种镰刀菌毒素的毒性和危害进行了阐述和证明。由于镰刀菌产生的赤霉病不仅导致作物减产, 降低谷物品质和食用价值, 而且病菌产生的多种毒素能使人畜中毒, 对人类和动物的健康造成严重威胁。据报道, 赤霉病小麦中毒是我国最主要的真菌性食物中毒之一。目前已经从污染的谷物中分离出 140 多种毒素, 如单端孢霉烯族毒素 (trichothecene), 可抑制真核生物细胞蛋白质合成, 破坏人和动物的免疫系统, 中毒者常伴有呕吐、腹泻、头晕等症状。可见, 对于镰刀菌毒素对人畜的负面影响是当今的研究热点之一。因此, 国内外

育种界、病理学界、医学界以及各国政府部门均对镰刀菌的研究十分重视。赤霉病是温暖多雨和气候湿润地区小麦和大麦的重要病害，流行地带很广，据国内外文献报道，能够引起小麦赤霉病的镰刀菌除禾谷镰刀菌外，还有 20 多个镰刀菌种或变种。近几年来，尖孢镰刀菌西瓜专业型引起的西瓜枯萎病，往往使西瓜遭受重大损失，甚至绝收，严重危害我国农业发展。据调查，山西省太谷县的西瓜枯萎病死苗率高达 20% ~ 30%。我国每年因香蕉枯萎病造成香蕉产业损失达 20% 以上。

镰刀菌与工业生产也很密切。一方面，镰刀菌是工业材料劣化变质的霉菌菌类中的一类重要真菌。国外资料综合统计，引起各种工业材料和制品变质的霉菌中镰刀菌是其中重要霉菌之一。国内，齐祖同(1988)报道引起中国工业器材霉菌的菌类有 78 种，其中两个种是镰刀菌(*F. moniliforme*, *F. scirpi*)。此外，镰刀菌还能引起金属构件腐蚀。北京电热厂除盐水系统因微生物生长形成大量菌膜而造成严重污堵，其中菌膜的构成中镰刀菌是主要菌类。镰刀菌在油田生物污损中也有类似作用。

二、镰刀菌在生物防治中的作用

以前人们的注意力多集中于镰刀菌的危害上，其实镰刀菌在农业上也有可利用的方面。如镰刀菌在其生长发育过程中能分泌植物激素——赤霉素，可以促进植物的生长，现已广泛应用于果树、蔬菜等农作物，许多镰刀菌是昆虫的病原真菌，如嗜蚱镰孢，在自然条件下是控制害虫虫口密度，维持生态平衡的一个重要因素。还有一些镰刀菌可以寄生在真菌及线虫一类植物病原物上。近年来，人们利用弱致病性镰刀菌的交叉保护作用来防治作物的镰刀菌病害。同时利用镰刀菌对寄生性植物杂草和其他病原微生物的寄生特性，应用于生物防治。长期以来，这方面的研究进展比较缓慢，60 年代以后才有较大的发展。

(一) 镰刀菌在害虫生防中的研究利用

镰刀菌寄生于昆虫的报道很多，评述性文章也不少。如 Claydon 等(1980)、耶夫拉霍娃(1974)等从不同的角度进行了简要的评述，据统计，迄今为止，虫生镰刀菌有 20 种或变种(按 Booth 系统)，这些镰刀菌可寄生于 8 个目的几十种昆虫上，并在适宜的条件下可引起害虫发生流行病，是控制害虫大发生的一个重要因素。

在美国佛罗里达州人工繁殖的 *F. coccophilum* 防治桃树和柑橘上的介壳虫病取得了显著的效果。我国高日震报道的 *F. coccophilum* 在福建常引起柑橘介壳虫发生流行病，常年寄生率为 42.79%。镰刀菌也是蚜虫的重要病原菌，在天津，从高粱蚜罹病虫体中分离到的 *F. moniliforme* 已成功地用于棉蚜的田间防治。近年来，苑森行等从柳毒蛾罹病体中分离到一株 *F. equiseii* 的 F9 菌株，对菜青虫毒杀率达 90%，高于白僵菌，具有田间使用价值，已转入实验应用。

樊美珍等报道 *F. moniliforme* 和 *F. oxysporum* 是青杨天牛的重要病原菌。在青杨天牛的罹病虫体中，这两种镰刀菌引起的占 50% 以上，很有必要探索其自然流行规律，

以利于开发利用, 镰刀菌还可使茶尺蠖罹病。

目前, 昆虫病原真菌除可直接作为杀虫剂用于生物防治外, 一个新的发展方向是对具有杀虫活性的各类代谢产物的研究利用。在比利时, 从一株 *F. lateritium* 产生的烯醇类物质可作为抗虫剂, 已获得专利。英国 Grove 等目前正在进行虫生镰刀菌 *F. solani*, *F. lateritium* 和 *F. larvarum* 的次生代谢产物的研究。

(二) 镰刀菌在杂草生防中的研究利用

前苏联早在 30 年代就开始了利用镰刀菌防治草害的研究和探索。乌克兰谷物研究所用 *F. orobanches* 的菌丝体制成的一种制剂可防除烟草、马合烟、大麻及向日葵上寄生列当, 而不侵害烟草等作物, 取得了大面积的防治效果。我国王之樾等在新疆从埃及列当上也分离到 *F. orobanches*, 并用该菌制成“生防剂 F 789”防治哈密瓜列当, 收到了 95% 以上的防效。在美国, 近年来利用镰刀菌防治杂草的技术, 已引起人们越来越大的兴趣。

(三) 镰刀菌在植病生防中的研究利用

长期以来, 在应用镰刀菌防治植物病害方面研究较为缓慢, 60 年代以后才有了较大的发展。镰刀菌对植物锈菌的抑制作用早就为真菌学家所注意。迄今为止, 已有十种镰刀菌可寄生于锈菌, 作为锈菌的重寄生菌。1984 年在浙江农业大学学报上报道的 *F. moniliforme* var. *intermedium* 对海州常山鞘锈菌 (*Coleosporium clerodendri* Diet) 的寄生性很强, 人工接种率可达 90%, 自然界发病很普遍, 而对植物无害, 是有希望的重寄生菌。近年来交叉保护已受到植病工作者的普遍重视。1951 年 McClure 用一种弱致病性的 *F. solani* 分离物给甘薯块表面接种以占据其创伤表面, 可以阻止 *F. oxysporum* f. sp. *batatas* 的侵染。

镰刀菌在植物线虫防治方面也具有重要意义。近年来已发现镰刀菌对植物线虫病的抑制作用, 美国报道 *F. oxysporum* 和 *F. solani* 可寄生于大豆孢囊线虫的休眠孢子囊。

此外, 镰刀菌还可引起动物的病害, 如禽畜的镰刀菌毒素中毒, 就是常见病害。对虾的镰刀菌病害是对虾养殖业的大敌, 深受水产渔业界的重视。镰刀菌与工业生产以及人类健康之间的关系也不容忽视。

三、镰刀菌在环境保护中的应用

近年的研究表明, 微生物降解环境污染物成为治理环境污染的重要方法, 以细菌和真菌中的白腐菌、酵母菌和青霉菌研究颇多, 而镰刀菌 (*Fusarium*) 少人涉及。镰刀菌是真菌中一个常见重要的种属, 在环境中分布极为广泛, 易培养, 对营养物质要求不高, 且抗毒性强。过去人们的注意力多集中在镰刀菌及其所产毒素的危害上, 综合近年镰刀菌在环境保护中的研究, 镰刀菌在生物脱除氮氧化物, 生物降解酚化合物、氰化物和合成染料, 吸收、蓄积、降解多环芳烃等方面有着广泛的应用前景。

F. oxysporum 的细胞色素 P450NADH-NO 还原酶 (P450Nor) 是属亚铁血红素—硫醇

蛋白家族，是真菌反硝化作用的关键酶，此酶能催化还原 2 分子的 NO 到 1 分子 N_2O 。

镰刀菌在芳香族化合物生物圈循环中也起着重要的作用，尤其是酚类化合物 *F. flocciferm*, *Fusarium* sp. FE11 等对苯酚具有很强的降解能力。

镰刀菌可以降解土壤中菲、芘，经处理 360h 后，对菲、芘的降解效率分别 76.96% 和 20.69%。镰刀菌既可降解多环芳烃，也可累积回收多环芳烃，具有巨大的应用前景。

合成染料大多是芳香族化合物，化学结构稳定，不易降解，尤其是含磺酸基的蒽醌染料。多数研究是白腐菌降解偶氮染料，而白腐菌培养时间长，脱色时间大多在 7 ~ 14d。李济吾等在国内外首次从膨润土中分离筛选了一株高效降解蒽醌性染料酸性蓝 B 的镰刀菌 *Fusarium* sp. HJ01 菌株，该菌株在 25℃ 下培养 96h 后，加入到含 100mg/L 酸性蓝 B 的液体培养基中继续培养 96h 时，酸性蓝 B 的脱色率达 100%，并指出该菌株所产的漆酶在酸性蓝 B 的降解中起着关键的作用。

镰刀菌在环境保护中日益显示其巨大的应用前景，但镰刀菌自身也有缺点，有的种类能产生毒素，如单端孢霉烯族化合物、玉米烯酮、串珠镰刀菌素和丁烯酸内酯等。但随着现代基因技术的日臻成熟，采用驯化、培养和诱变、遗传、克隆等技术，使得高效菌株的选育成为可能。

无论是从防治镰刀菌引起的萎蔫病防治还是从生物防治以及环保等各个方面考虑，镰刀菌都是最有经济价值的属之一，因此研究镰刀菌具有非常重要的意义。

第二章 镰刀菌的分类

由于镰刀菌对人类的生产和生活的影响极大，所以近 200 年来许多科学家不断地对镰刀菌的形态、生理、致病性等多方面进行研究。镰刀菌在自然界中分布极其广泛，采集分离的纯培养物由于培养方法不当在培养过程中容易发生变异，因而给镰刀菌的分类鉴定造成了一定的困难，同时也给科学家提出了挑战。不同历史阶段的植物病理学家、分类学家及遗传学家都尝试用当时生物学的新方法和新技术研究其发生变异的原因，并试图建立符合自然界系统发育规律的分类系统和分类鉴定方法。

一、目前常用的分类系统

从 1809 年 Link 建立镰刀菌属以来，镰刀菌的研究已有 190 多年的历史。近年来已有很大的发展与完善，但是由于镰刀菌形态变异很大，被认为是所有真菌中最难分类的一个属。人们常将不同形态的菌当做新种来描述，到了 20 世纪 30 年代，全世界出现了近千种镰刀菌种名。直到 1935 年，德国的 Wollenweber & Reinking 出版了第一本镰刀菌专著 *DIE FUSARIUM*，提出了镰刀菌的第一个较完整的分类系统，成为镰刀菌属分类研究的基础。该系统将镰刀菌属 16 个组，143 个种、变种及型。区分组的主要性状为小型分生孢子的存在与否及形状；厚垣孢子的有无及着生位置；大型分生孢子的整体形状和基细胞的形状；区分种、变种及型的主要性状为子座的颜色；菌核的有无；大型分生孢子的分隔数目、长宽量度。此后，一些学者在此基础上又提出了其他的分类系统。目前，国际上存在 10 种不同的镰刀菌分类系统(见表 2-1)。

表 2-1 镰刀菌的分类系统

Table 1 taxonomic system of *Fusarium*

发表时间	著 者	组	种	变 种	型
1935	ollenweber & Reinking	16	65	56	22
1940	Snyder& Hansen	9			
1950	Raillo	17	55	55	61
1952	Gorden	14	26	5	69
1968	Messiaen & Cassini	9	9		
1971	Booth	12	44	7	

(续)

发表时间	著 者	组	种	变 种	型
1972	Matuo	10			
1974	Joffe	13	33	14	
1982	Gerlach & Nirenbeg	16	90		
1983	Nelson	12	30		

根据白逢彦(1987), 林清洪、黄志宏(1996)资料而作 the table was made according to Bai(1987), lin & huang (1996)。

1940~1957 年, Snyder 和 Hansen 发表了许多镰刀菌分类的论文, 他们发现单孢分离得到的后代, 不同个体株系按 Wollenweber & Reinking(1935)系统可以分到不同的变种、种甚至组中, 为克服这一问题, 他们提出了一个新的“九种系统”, 系统内不设组, 特别指出镰刀菌的变异性, 认为镰刀菌分类必须用单孢分离的方法, 最可靠的鉴定性状是大孢子的形状及小孢子和厚垣孢子的有无等。这个分类系统的不足之处就是没有检索表, 种的界限太宽, 不能反应客观实际, 比较大的贡献是将美丽组(Section Elegans)和马特组(Section Martiella)分别修整为 *F. oxysporum* 和 *F. solani*, 另外在种的下边设专化型, 是比较合理的。

20 世纪 20~40 年代, 前苏联的 Raillo 用单孢子培养方法分析了种及形态学特性的变异性, 认为鉴定菌种最基本的性状是大孢子的弯曲度和顶端细胞的形态, 并认为分生孢子的宽度和长度、分生孢子的隔膜, 菌核的有无、产孢的方式, 色泽及其他培养性状对于确定种和变种是没用的。Raillo 的《镰刀菌》(1950)包括 17 个组, 12 个亚组, 55 个种, 10 个亚种, 55 个变种, 61 个型, 本系统不比 Wollenweber & Reinking 的简化, 而且它强调的孢子弯曲度和顶端细胞等性状也不稳定, 作为鉴定性状不可靠。

Gorden(1952)采用了 Wollenweber & Reinking 的分类系统, 借鉴了 Snyder& Hansen 分类系统对美丽组和马特组的分类方法, 他的系统共 14 个组, 26 个种, 5 个变种和 69 个型, 其中有 66 个型是尖孢镰孢的。

在前苏联 Raillo 之后, Bilai 继续了她的工作, 她研究了温度、湿度和营养对分生孢子的形成和萌发的影响, 试图根据形态和生理两方面提出新的分类标准。如孢子萌发习性等, 她接受了 Snyder& Hansen 的九种分类思想, 把镰刀菌划分为九组, 26 个种和 29 个变种, 著有 FUSARIA(1950)。

Joffe 研究了镰刀菌的分类和插图两方面, 1974 年发表了 A MORDEN SYSTEM OF FUSARIUM TAXONOMY, 把镰刀菌划分为 13 个组, 33 个种和 14 个变种, 没有详细检索表。1986 年又出版了 FUSARIUM SPECIES: THEIR BIOLOGY AND TOXICOLOGY, 包括 12 个组, 20 个种和 6 个变种, 有分组和分种检索表, 还有详细的描述和精美插图。

法国的 Messiaen & Cassini 把 Snyder& Hansen 的分类系统做了些修改, 废除了 Snyder& Hansen 的培养型, 用植物的变种(Variety)代替, 区分变种时除了使用大孢子

的形态,还用大孢子的大小和宽度,厚垣孢子的数量,生长速度和菌落颜色。他们还为 Snyder & Hansen 的系统作了检索表。

英国的 Booth 发展了 Wollenweber & Reinking 的分类系统,部分采用了 Gooden 和 Snyder & Hansen 的系统,发表了 THE GENUS *FUSARIUM* (1971),共有 12 个组,44 个种和 7 个变种,书中详细的描述了病原菌的寄主范围和地理分布,并配以插图。他最突出的贡献是首次把分生孢子梗和产孢细胞的形态应用于镰刀菌的分类中。另外他还强调有性时代在分类中也有重要作用。

Gerlach & Nirenberg 根据 Wollenweber & Reinking 的分类系统,联系有性时代,1982 年发表了 THE GENUS *FUSARIUM*-A PICTORIAL ATLAS,包括 16 个组,90 多个种。

Matuo (松尾卓见)研究了日本的镰刀菌,根据 Snyder & Hansen 的分类系统,1972 年提出了一个分类系统,包括 10 个种,新增加了一个种 *F. splendens* matuo et koba-yashi。

Nelson, Toussoun, Marasas 于 1983 年合著了 *FUSARIUM SPECIES: AN ILLUSTRATED MANUAL FOR IDENTIFICATION*,选择了几个系统的最优组合而成的一个折中系统,描述了 12 个组,46 个种,其中常见种 30 个,大部分的鉴定是根据 Wollenweber & Reinking 的种,美丽组,马特组和复状组中的组是根据 Snyder & Hansen 修改的种,李瑟组的种是根据 Wollenweber & Reinking,但参照 Gerlach & Hansen 的报道作了修改。种下不设分类单位,有图片说明,并且对镰刀菌分类系统作了讨论。

在中国,俞大绂最早在中国开展了较为系统的镰孢菌属分类学研究工作。经多年的研究工作后,于 1955 年发表了《中国镰孢菌属(*Fusarium*)菌种的初步名录》,详细记载了镰孢属 44 个种和 35 个变种,并附有“寄主名录”,为中国的镰孢菌分类研究工作奠定了基础。1958 年,王云章等翻译了 Raillo 的《镰孢菌》一书,介绍了前苏联科学家拉依洛的研究方法和研究结果,推动了中国镰孢菌属的研究工作。1987 年,白逢彦研究了分离自除台湾省以外的全国各省、直辖市、自治区 3000 多株镰孢菌。他以 Wollenweber 和 Reinking (1935) 的分类为基础,初步鉴定出 40 个种或变种,并发表一个新种和 5 个中国新记录种。陈其瑛 (1988) 翻译 Booth《镰孢菌属》,进一步为中国镰孢菌属的分类鉴定提供依据。陈鸿逵和王拱辰采用 Booth 的分类系统,历时 11 年收集浙江省内 2000 余份镰孢菌标本,并进行分离、培养鉴定,归纳为 28 个种和 6 个种级下品种,发表了《浙江镰孢菌志》。孙守恭和黄振文 (1996) 参考这 20 余篇论文和 1985 年以来中国台湾地区的镰孢菌植物病害研究论文 14 篇,编著出版了《台湾植物镰孢菌病害》一书。1972 ~ 1985 年,中国台湾中兴大学植物病害学系与美国加州大学的 Dr. W. C. Snyder 合作对台湾的镰孢菌病害进行了研究,发表论文 20 余篇。叶琪明 (1994; 1995; 2002) 对中国镰孢菌属马特组、李瑟组分别进行了较为详细的分类研究。赵志慧、吕国忠对我国合谷类作物上的镰孢菌进行了调查研究 (赵志慧等, 2008), 共鉴定出 24 个种, 1 个新组合, 3 个新种及 1 个中国新记录种。

此外,近年来中国镰孢菌研究人员针对生物学种与系统学种的概念,也零星地展

开了镰孢属有关这方面的探索工作。如章初龙等(1998)在从浙江省、黑龙江省和上海市三地分离到的水稻恶苗病株进行了生物学研究,鉴定出 A、D、E、F4 个交配群。尚晓东、郑小波等(1999)分别对镰孢菌属的 7 个菌株以及串珠镰孢 D 和 E 两个交配群进行了分子核型研究,认为不同种类的镰孢菌染色体数目、DNA 分子量及基因组大小都有较大差异,分子核型差异较大,串珠镰孢 D 和 E 两个交配群核型也具有各自的特征性。此外,人们对李瑟组镰孢菌交配群和雌性可育性进行了相关研究,还有人应用 RAPD 技术对引起玉米穗腐病和茎腐病的串珠镰孢菌和禾谷镰孢菌的遗传多样性,中国东北地区引起小麦赤霉病的镰孢菌的种群分析进行了研究。纪莉景(2007)对中国的禾谷镰孢菌进行种群分化和系统发育分析,明确了中国存在 7C1、6A5 种群和一类未知群,经系统发育和遗传多样性分析确定 3 个种群分别为禾谷镰孢菌 lineage7 (*F. graminearum*)、禾谷镰孢菌 lineage6 (*F. asiaticum*) 和禾谷镰孢菌 lineage3 (*F. boothii*),指出翻译延伸因子 a-1 基因序列分析可用于镰孢菌种的鉴定和种下进行群的分化。王建明、李新风等(2011; 2012)应用 RFLP、RAPD、ISSR、SSR、SRAP 等分子标记对山西省镰孢菌进行了遗传多样性研究,也证明了镰孢菌的系统学种与生物学种的概念还存在很多不一致。

二、镰刀菌的分组

1. 蛛丝组 (ARACHNITES)

镰刀菌属蛛丝组原先是由 Wollenweber 于 1917 年为禾谷丽赤壳菌 (*Calonectria graminicola*) 有性时代为小赤壳 (*Micronectiella nivalis*) 所建立的蛛丝组 (Euarachnites), 1931 年他把那些分生孢子比较小的、弯曲的、无梗,具有 1~3 个分隔、通常在气生菌丝上而很少在分生孢子梗座和粘孢团中产生分生孢子;厚垣孢子缺如,子囊壳阶段属于丽赤壳属 (*Calonectria*) 的种改名为蛛丝组。

在 Booth 分类系统中现在 4 个镰刀菌的种包括蕉斑镰刀菌 (*F. stoveri*)、烟草镰刀菌 (*F. tabacinum*)、单隔镰刀菌 (*F. dimerum*) 和雪腐镰刀菌 (*F. nivale*)。除了还不知其子囊阶段的单隔镰刀菌外,其他三个种都具有子囊阶段,并且关系十分相近。雪腐镰刀菌和蕉斑镰刀菌是植物的病原菌。烟草镰刀菌和单隔镰刀菌是土壤优势真菌或植物材料的腐生菌。

2. 马特组 (MARTIELLA)

马特组 (martius) 是由 Wollenweber (1913) 首先建立起来的,包括 3 个种:即茄类镰刀菌 (*F. solani*)、马特镰刀菌 (*F. maritii*) 和蓝色镰刀菌 (*F. coeruleum*)。Reinking 和 Wollenweber 于 1935 年重新审定了这个组,包括 19 个种和变种。Snyder 和 Hansen (1940) 把所有马特组和腹状组 (Ventricosum) 合并成一个种——茄类镰刀菌。Wollenweber (1943) 在战时再版了他的分类系统,其中容纳了 14 个种和变种。在 1950 年 Rallo 她提出了 3 个基本种,包括:爪哇镰刀菌 (*F. javanicum*) 的分生孢子、马特镰刀菌

(*F. martii*)的分生孢子、茄类镰刀菌(*F. solani*)的分生孢子。

在苏联,关于这个种的更早的研究是 Bilay(1955),她曾比较广泛地写过这方面的文章。她把腹状组中的土色镰刀菌(*F. argillaceum*)作为茄类镰刀菌的一个变种,并出人意料地把节状镰刀菌(*F. merisnoides*)置于马特组内。在 Booth 分类系统中马特组(Martiella)现在包括茄类镰刀菌(*F. solani*)、迷惑镰刀菌(*F. illudens*)、茄类镰刀菌蓝色变种(*F. solani* var. *coeruleum*)、腹状镰刀菌(*F. ueniricosum*)、胀孢镰刀菌(*F. iumidum*)。

3. 表球组(EPISPHAERIA)

属于这一组的镰刀菌在培养中知道的是以气生菌丝生长缓慢,黏子实体多盖于纤丝状菌丝上,色素变化自苍白奶油色至黄棕色,或者橘红色,而黑绿镰刀菌(*F. melanochlorum*)则表现为深绿色。有3个种具有产生小型分生孢子的特征,但不如茄类镰刀菌(*F. solani*)或尖孢镰刀菌(*F. oxysporum*)那样明显和典型,而后者可以产生大型分生孢子,子囊壳阶段属于丛赤壳属(*Nectria*)。

本组的代表种是表球丛赤壳菌(*Nectria episphaeria*),在树木的黏液中占优势,黄杨镰刀菌(*F. buxicola*)仅有从锦熟黄杨(*Buxus sempervirens*)的叶斑上分离到的报告,而节状镰刀菌(*F. merismoides*)则是一种普通的土壤腐生菌。

Wollenweber(1926)对在种内生长占优势的菌建立亚小角霉组,而在他最后的校订稿中(1943),仅把细长镰刀菌(*F. ciliatum*)保留在这个组内。

Booth 分类系统中表球组(Episphaeria)包括水生镰刀菌(*F. aquaeductuum*)和[真黏孢团组及大孢组](Eupionnotes and macrocoina)中的水生镰刀菌中型变种(*F. aquaeductuum* var. *medium*)、黄杨镰刀菌(*F. buxicola*)、表座镰刀菌(*F. epistromum*)、黑绿镰刀菌(*F. melanochlorum*)、节状镰刀菌(*F. merisomoides*)、球壳镰刀菌(*F. sphaerias*)、巨孢镰刀菌(*F. gigas*)。

4. 拟穗霉组(SPICARIOIDES)

这个组是由 Woiienweber 等于 1924 年在威斯康星 Madison 举行的镰刀菌会议上建议使用的(1925 年出版),专用于那些小型分生孢子呈串状生长,大型分生孢子多分隔,具有厚的、高度皱褶的孢壁,形状与色变组(Dicolor)相似,在当时其子囊壳阶段是未知的一组镰刀菌。已知仅有的种是多隔镰刀菌(*F. decemcellulare*)。由于它是唯一的一个种,所以放在这一个组和属内,一直较为固定和看法一致(Wollenweber 和 Rein-king, 1935; Raillo, 1950; Bilay, 1955; Booth, 1960)。Booth 分类系统中拟穗霉组(Spicarioides)中只有多隔镰刀菌(*F. decemcellulare*)。

5. 枝孢组(SPOROTRICHIELLA)

Wollenweber 建议做为该组镰刀菌的种,都是具有梨形至球形、0~1 个分隔的小型分生孢子;大型分生孢子有分隔,镰刀状,以及具有厚垣孢子。在 Wollenweber 对这个组作最后订正时(1943),包括梨孢镰刀菌(*F. poae*)、柠檬状镰刀菌(*F. citriforme*)、厚垣孢镰刀菌(*F. chlamydosporum*)、三线镰刀菌(*F. tricinclum*)、拟枝孢镰刀菌