

植物病理学

问题和进展

第七分册

(第十部分 关于植物病害流行学的讨论集)

科学出版社

中文譯本的前記

本書是美國植物病理學會成立五十周年紀念學術討論會的專集，所討論的專題，實際上都是近代植物病理學上最主要的課題。如是，對植物病理學工作者來講，是一本有參考價值的科學資料。

集刊中所提出的論文，絕大部分是學術性的，和少數幾篇談到植物病理學的歷史、美國植物病理學會的歷史和組織機構以及其他非學術性的問題。為較好的了解討論內容的全貌，我們根據原書逐章逐譯，除在第一章、第三章和第二十三章內刪去幾節外，沒作其他的改訂，以期保存其原有面目。

每篇報告的執筆人都是對於該問題有長期工作經驗的專家，而且包括美國以外，其他國家的許多專家，所以報告的內容，一般的講來，可以認為比較豐富，相當權威性，頗為精簡扼要，盡量引用選擇性的資料以及時常提出個人的觀點。當然其中還有不少第一手的資料。這類學術性的專題報告，對植物病理學今后的工作，無疑的將起一定的作用。儘管如此，在論文中，看待問題時常表現主觀的看法，如是，我們在閱讀時，應該抱定自己的觀點，批判的取舍，這是極其重要的。

現在讓我們來分析集刊的內容。植物病理學既是一門理論的又是一門應用的科學。植物病原菌及寄主的變異性都是相差那樣的大，兩者在不同環境下相互作用的機制無疑是十分複雜的。因此植物病理學所牽涉的範圍極廣和有關的學科門類繁多，當然不可能通過這類的討論會，反映植物病理學的整個面貌和提出一切的問題。由於這些原因，所以討論集的總題是“植物病理學——問題和進展(1908—1958)”。這就是說，集刊中選擇了認為比較重要的和工作比較成熟的問題作為討論對象。

集刊分為十個部分。第一部分是所謂主題講演，包括植物病理學的歷史，美國植物病理學會的歷史及組織機構，國際合作和植物病理學的展望。主題講演作這樣的安排，還是有邏輯性的。其餘九部分，分別地討論寄生生物的生理學，致病性及抗病性的遺傳機制，殺菌劑，殺菌劑化學，根病菌，錢蟲，病毒的結構，植物病毒的繁殖和植物病害流行學。在這九個討論會中，有四個專為討論致病性及抗病選種和農藥的問題。在主題講演的七篇報告中，有兩篇分別的討論抗病選種和農藥。由此可見，抗病選種和農藥是這個討論會中最重要問題。實際上這不僅反映了美國植物病理學的，同時也反映了國際間植物病理學的工作現況和發展前途。當然，抗病選種和農藥，無疑的是防治植物病害最有效的武器。在這些方面，在世界上大多數的國家內，都獲得驚人的成就，因此，在其基本理論方面進步也迅速。我個人認為當前的植物病理學工作者對於這兩個問題應予以特別重視並開展理論性的和實際的工作。討論集中介紹有相當豐富的具体資料可供參考。例如在農藥方面的化學分子結構與毒理的關係，幾乎

建立一門新的學科，化學治劑的研究，無疑將會獲得成功並能在經濟基礎上達到實用的要求，有機化學劑在植物內的運輸以及自發性殺菌劑等等問題的研究，將大大地提高農藥的應用範圍和效價。世界各國對於抗病育種都進行有長期的研究，書內有關植物抗病性和寄生物致病性的討論都介紹有實際的和理論性的資料。我們應該作詳盡的閱讀，並批判的接受。

根病的防治一直是植物病理學的一個重要的問題，其理論及方法還需要提高。我們雖然已有一套辦法，減輕這類病害所致的損失，但達到經濟有效的防治措施確實還有一段距離。這個討論會，集中地討論了根病菌的區系、生態、根圍以及致病性的各个方面，並且指出研究技術還有待改進。這些都是根病菌研究的基本問題，也是尋找防治根病經濟有效措施的必由步驟。

絛蟲對農作物所致的傷害比我們以往所想像的要嚴重得多，特別是發現絛蟲和許多根病菌所引起的併發症以及外寄生絛蟲的為害性。近十多年來，曾舉行多次國際性的植物絛蟲學討論會，足見這個問題的重要性。閱讀這個專集的絛蟲討論會所提出的報告，可以對絛蟲的歷史、現狀和發展獲得一整體的輪廓。

預測預報在植物病害防治中所起的作用愈來愈大，由於有利於大面積的預防工作及節省農藥，勞動力和藥劑防治的成本，而且能提高防治的效果。當前在許多國家內均建立有植物病理預測預報網，充分發揮其作用。這個專集着重討論病原的傳布，小氣候，預測預報方法和典型的實例以及儀器使用。這些都是供建立和研究預測預報有價值的資料。

關於病毒的两个討論會，分別討論了病毒的結構及病毒的繁殖，對我們特別有興趣的是有關病毒活動性的問題，特別是核酸侵入寄主的問題。自從發現煙草花葉病毒的核酸能侵入煙草並誘發病害後，指出病毒的核酸是一種賦有侵染能力的核酸，因此使我們對於植物病害的看法有基本的改變。同時對於病毒的繁殖，近年來曾獲得許多試驗事證。這些研究結果將對於今後如何尋找有效的防治病毒的方法以及對於病毒的活動功能的認識打下基礎。植物病理學工作者應該了解這類研究工作的現況和發展。當然，病毒不僅是動植物病害的重要問題，而且是整個生物科學的一個中心問題，其中包括病毒在生物進化中的地位，病毒和寄主間的特殊生理特性，病毒和遺傳性等方面。揭發有關這些方面任何的客觀規律，將改變對生物學的一些看法和提高理論性的及應用的生物科學。為探索和闡明這些問題，以及使理論能切合實用，植物病理學工作者，站在有利於工作的崗位上，似應負一大部分的责任。

第一部分第七章“對未來的展望——植物病理學在生物學和農業上的地位”，討論了許多問題，而對於理論結合實際的概念，雖費了冗長文筆，結果是糾纏不清，以至對於植物病理學的組織機構及教學和訓練似乎都得不到正確的結論。第四部分第二十三章“殺菌劑的商業發展”其主要的內容是如何追求利潤，特別在商場的競爭上耗費了大量人力和物力，這就充分地表現了在資本主義制度下，一種不可避免的不合理現象。然而他們企圖加強工廠管理和殺菌劑製造工程學以提高質量，降低成本還是值得重視的。

在各篇报告中，有不少前进的和正确的看法。許多笔者談到植物病理学展望大都抱乐观态度，鼓励敢想敢做的精神，这是好的一方面。也有同一笔者同时表达前进的和落后的思想，这在第一章内最为明显。

最后应该指出，許多专题論文均叙述有該問題研究的历史、現况和发展以及指出存在的問題和提出笔者个人的看法。这类比較全面的資料是有价值的。因此尽管在一些論文内，不免多少有罗列事实的缺点，但为一般閱讀，这个缺点似乎不太严重。在大多数的討論集内，附有主席的緒言和結束語，以及其他成員的补充或討論，值得参閱。

以上是我个人閱讀这本专集的一些浅陋的意見，希指正。

俞大綬
北京，1961。

总 目 录

中文譯本的前記	(ix)
第一部分 植物病理学历史和发展方面的主要演講	(1)
第一章 植物病理学在世界的科学和社会发展中所起的作用	 E. C. Stakman (明尼苏达大学, 明尼苏达) (3)
第二章 北美植物病理学的肇始	 John A. Stevenson (美国农业部, 植物企业部, 馬里兰) (15)
第三章 美国植物病理学会——第一个五十年	 S. E. A. McCallan (波伊斯湯普森植物研究所, 紐約) (29)
第四章 利用寄主抗病性防治植物病害的进展和問題	 J. C. Walker (威斯康辛大学, 威斯康辛) (36)
第五章 利用化学剂防治植物病害在一世紀进展中的重大事迹	 George L. McNew (波伊斯湯普森植物研究所, 紐約) (47)
第六章 研究和防治植物病害的国际途径	 J. G. Harrar (洛氏基金委员会, 紐約) (62)
第七章 对未来的展望——植物病理学在生物学和农业上的地位	 James G. Horsfall (康內提克特农业試驗場, 康內提克特) (71)
第二部分 关于寄生現象的生理学討論集	 主席: R. P. Scheffer (81)
第二部分的緒論	 R. P. Scheffer (密歇根州立大学, 密歇根) (83)
第八章 侵入和侵染的生理学	 N. T. Flentje (維特农业研究所, 南澳大利亚) (87)
第九章 病害生理学中的病原物因素——毒素和其他代謝产物	 Armin C. Braun 和 Ross B. Pringle (洛氏基金医学研究所, 紐約) (101)
第十章 病害生理学中的病原物因素——果胶酶	 R. K. S. Wood (皇家学院, 英格兰) (116)
第十一章 病害生理学中的寄主因素	 D. S. Kirkham (东梅林研究站, 英格兰) (127)
第十二章 专性寄生的代謝作用的重要性	 Paul J. Allen (威斯康辛大学, 威斯康辛) (137)
第十三章 生物化学原理在合理的門径中对研究寄生現象的应用	 D. W. Woolley (洛氏基金医学研究所, 紐約) (150)
第三部分 从遗传学方面来闡明控制致病性及抗病性机制的討論集	 主席: William C. Snyder (157)

第十四章	在锈病中寄主-寄生物相互作用的遗传制约	H. H. Flor (美国农部, 农业试验场, 北达科塔) (159)
第十五章	在黑粉病中寄主-寄生物相互作用的遗传制约	C. S. Holton (美国农部, 华盛顿农业试验场, 华盛顿) (170)
第十六章	在苹果黑星病中寄主-寄生物相互作用的遗传及营养的制约	G. W. Keitt, D. M. Boone (威斯康辛大学, 威斯康辛) 和 J. R. Shay (普渡大学, 印第安纳) (186)
第十七章	在疫霉 (<i>Phytophthora</i>) 的晚疫病中, 寄主-寄生物相互作用的遗传制约	M. E. Gallegly (西弗吉尼亚大学, 西弗吉尼亚) 和 J. S. Niederhauser (洛氏基金委员会墨西哥农业计划, 墨西哥) (199)
第十八章	在尖孢镰刀菌 (<i>Fusarium oxysporum</i>) 中的变异机制与寄主-寄生物相互作用的关系	E. W. Buxton (罗森姆斯达特试验场, 英格兰) (216)
第十九章	为研究寄主-寄生物相互作用在病原菌中的诱发突变	E. A. Schwinghamer (布洛克黑温国家试验室生物系, 纽约) (227)
第二十章	为研究寄主-寄生物相互作用在寄主植物中的诱发突变	C. F. Konzak (华盛顿州立专门学校, 华盛顿) (238)
第三部分的结束语		William C. Snyder (253)
第四部分 关于杀菌剂的讨论集		主席: L. Gordon Utter (257)
第二十一章	植物化学治疗	A. E. Dimond (康内提克特农业试验场, 康内提克特) (259)
第二十一章的讨论		David Pramer (新泽西州立大学, 新泽西) (268)
第二十二章	高等植物对有机化学物质的摄取和运输	S. H. Crowdy (皇家化学企业公司, 爵洛特山试验站, 英格兰) (271)
第二十三章	杀菌剂的商业发展	R. H. Wellman (联合碳化合物化学公司, 纽约) (280)
第二十三章的讨论		Gordon A. Brandes (罗姆和赫斯公司, 宾夕法尼亚) (289)
第二十四章	杀菌剂的评价	S. E. A. McCallan (波伊斯汤普森植物研究所, 纽约), James M. Hamilton [纽约州立农业试验场 (康乃尔大学), 纽约] 和 W. D. Mills (康乃尔大学, 纽约) (291)
第四部分的结束语		L. Gordon Utter (钻石制碱公司, 俄亥俄) (309)
第五部分 关于杀菌剂化学的讨论集		主席: Hubert Martin (313)
第二十五章	化学结构和杀菌活动力的关系	D. Woodcock (布里斯托尔大学, 英格兰) (315)
第二十六章	二硫代氨基甲酸衍生物的化学结构和杀菌活动力	

.....G. J. M. van der Kerk (有机化学研究所, 荷兰) (332)	
第二十六章的討論..... Carroll E. Cox (馬里兰大学, 馬里兰) (345)	
第二十七章 杀菌作用的物理化学: 物理特性和化学反应对杀菌剂效果的关系.....	
..... H. P. Burchfield (波伊斯湯普森植物研究所, 紐約) (347)	
第二十七章的討論.....	
..... Saul Rich (康內提克特农业試驗場, 康內提克特) (359)	
第六部分 关于土壤微生物及根病菌的討論集 ... 主席: Kenneth F. Baker (363)	
第二十八章 根病菌的生物学和生态学.....	
..... S. D. Garrett (劍橋大学, 英格兰) (365)	
第二十九章 根病菌的分布和探索.....	
..... J. H. Warcup (維特农业研究所, 南澳大利亚) (374)	
第三十章 根围微生物与根病菌的关系.....	
..... A. G. Lochhead (加拿大农业部, 加拿大) (385)	
第三十一章 根病菌在土壤中的生长和生存.....	
..... R. H. Stover (鉄拉鉄路公司, 洪都納斯) (398)	
第三十二章 根病菌的寄生性和发病.....	
..... Stephen Wilhelm (加利福尼亚大学, 加利福尼亚) (417)	
第三十三章 其他土壤微生物对根病菌的影响.....	
..... G. B. Sanford (加拿大农业部, 加拿大) (432)	
第六部分的結束語.....	
..... Kenneth F. Baker (加利福尼亚大学, 加利福尼亚) (444)	
第七部分 关于綫虫学的概念和問題的討論集 主席: J. N. Sasser (447)	
第七部分的緒論..... J. N. Sasser (北卡罗林州立專門学校, 北卡罗林) (449)	
第三十四章 綫虫学的历史重要时机.....	
..... D. J. Raski (加利福尼亚大学, 加利福尼亚) (451)	
第三十五章 綫虫的生态关系.....	
..... F. G. W. Jones (罗森姆迭特試驗場, 英格兰) (463)	
第三十六章 綫虫的变异.....	
Gerald Thorne (威斯康辛大学, 威斯康辛) 和 M. W. Allen (480)	
第三十七章 綫虫对植物伤害的机制.....	
..... J. R. Christie (佛罗里达农业試驗場, 佛罗里达) 和 V. G. Perry (威斯康辛农业試驗場, 威斯康辛) (489)	
第三十八章 綫虫化学防治的进展.....	
..... A. L. Taylor (美国农业部, 馬里兰) (500)	
第八部分 关于病毒结构的討論集 主席: W. M. Stanley (509)	
第三十九章 电子显微鏡下检定的病毒結構.....	

	 Robley C. Williams (加利福尼亚大学, 加利福尼亚) (511)
第四十章	X射线衍射下检定的病毒结构.....
	Rosalind E. Franklin (伦敦大学, 英格兰), D. L. D. Caspar (耶鲁大学, 康内提克特) 和 A. Klug (伦敦大学, 英格兰) (521)
第三十九章和第四十章的讨论	
	 Paul Kaesberg (威斯康辛大学, 威斯康辛) (539)
第四十一章	核酸在烟草花叶病毒感染中的作用.....
	 Gerhard Schramm (马克斯卜朗克病毒研究所, 德国) (542)
第四十二章	化学组成和结构与病毒感染和毒株差别的关系.....
	 C. A. Knight (加利福尼亚大学, 加利福尼亚) (547)
第四十一章和第四十二章的讨论	
	 H. S. Loring (斯坦福大学, 加利福尼亚) (554)
第八部分的结束语	
	 W. M. Stanley (加利福尼亚大学, 加利福尼亚) (557)
第九部分	关于植物病毒增殖的讨论集..... 主席: K. M. Smith (559)
第四十三章	烟草普通花叶病毒的合成及其生物学活性的生物化学.....
	 Barry Commoner (华盛顿大学, 密苏里) (561)
第四十四章	病毒合成中非侵染性蛋白质的作用及其发生.....
	 William N. Takahashi (加利福尼亚大学, 加利福尼亚) (572)
第四十三章和第四十四章的讨论	
	 S. G. Wildman (加利福尼亚大学, 加利福尼亚) (582)
第四十五章	侵染的立足和发展.....
	 F. C. Bawden (罗森姆斯迭特试验场, 英格兰) (584)
第四十六章	在寄主中不同病毒间的相互作用.....
	 A. F. Ross (康乃尔大学, 纽约) (592)
第四十五章和第四十六章的讨论	
	 Francis O. Holmes (洛氏基金医学研究所, 纽约) (603)
第九部分的结束语	 K. M. Smith (病毒研究室, 英格兰) (606)
第十部分	关于植物病毒流行学的讨论集..... 主席: G. W. Keitt (609)
第四十七章	孢子的释放与传播.....
	 J. M. Hirst (罗森姆斯迭特试验场, 英格兰) (611)
第四十八章	媒介昆虫的习性与植物病毒在田间的传播.....
	 L. Broadbent (罗森姆斯迭特试验场, 英格兰) (622)
第四十九章	小气候与侵染.....
	 C. E. Yarwood (加利福尼亚大学, 加利福尼亚) (633)
第五十章	植物病害的预测预报.....
	 Paul R. Miller (美国农业部, 马里兰) (644)

第五十一章 系統侵染的某些流行学問題.....	
..... J. E. van der Plank (656)	
人名索引.....	(665)
学名索引.....	(676)

第十部分 关于植物病害 流行学的討論集

主席: G. W. Keitt

第四十七章	孢子的釋放与傳播.....	J. M. Hirst (611)
第四十八章	媒介昆虫的習性与植物病毒在田間的傳播.....	
		L. Broadbent (622)
第四十九章	小气候与侵染.....	C. E. Yarwood (633)
第五十章	植物病害的預測預報.....	Paul R. Miller (644)
第五十一章	系統侵染的某些流行学問題	
		J. E. van der Plank (656)

第四十七章 孢子的释放与传播

J. M. Hirst

这一群論將涉及叶部病原真菌孢子风传与水传方面的新近工作；并将特別強調气候的重要性，和值得今后研究的一些問題。有效的传播包括孢子的产生及自其产生地成活地传播并降落到寄主植物上和能引起侵染的数量。这一行为，常常要求产生极大量的孢子^[45]和需要其他因素的幫助，可分为五个阶段，即产生、释放、传送、降落与侵染。我現在主要討論其中的第二、第三和第四阶段。

当写到释放孢子，很难避免描述一些真菌放射孢子的构造，因为它们是錯綜的、有效的而往往是精巧的。在此我們必須加以注意，传播往往既不是被动又不是随机的；Gregory^[24]提到“很多真菌具有左右孢子未来的一些特征，使适合某一传播途径而限制别的途径。”而这些傾向部分地是由孢子产生方式所决定的。

孢子的产生

要确定孢子在何时释放不总是很容易的；如可以认为小麦散黑穗病菌 (*Ustilago tritici*) 在麦穗上成熟且脱落的孢子是已經释放了但未传播。这样迂腐的論点仅仅在促进討論关于产生方式对传播的影响上是有益的，这些方式有在粉状的堆中、在茎秆上、埋藏在粘液中或是由強力的发射。

孢子产生方式，部分地决定于每个孢子形成的途径。最多的孢子形成方法大概是以連續收縮或分隔而由里向外地形成。由于細胞壁可塑性限度的不同，与产生孢子粘着力的差异，可能作出一整套不同结构的孢子梗^[35]。孢子亦可能由菌絲的全部或尖部分段而成。孢子囊孢子及子囊孢子由原生质的分割形成。

孢子释放的方式可能与形成的方法一样重要。当冬孢子由黑粉菌的产孢菌絲产生后很快由风传播开，但是如果停止分隔，它們在功能上，将相当于靜止的厚垣孢子。很多真菌借助于分散器保証孢子的分散，如在锈子腔，核盘霉属 (*Sclerotinia*)，白菜白锈病菌 (*Albugo candida*)，青霉属 (*Penicillium*) 与曲霉属 (*Aspergillus*)；或借助于特別薄弱点的破裂，往往留下特征性的痕痕，如在芽枝霉属 (*Cladosporium*)，葡萄霉属 (*Botrytis*)，馬鈴薯晚疫病菌 (*Phytophthora infestans*) 及夏孢子。在同一属中的简单分生孢子梗中有很多种的作用。如疫霉属 (*Phytophthora*) 的一些种在水中形成孢子囊，并在水中連生孢子母菌絲上发芽；别的种在空气中形成孢子囊，而馬鈴薯晚疫病菌 (*Phytophthora infestans*) 与可可疫霉 (*Phytophthora palmivora*) 在受到潮湿时随即脱落。可可疫霉 (*P. palmivora*) 在成熟时脱落^[46]，但我們发现，馬鈴薯晚疫病菌的孢子囊，不論在湿或干的情况下，在很快流动的气流中仍然連着，但如将充滿水分的孢

子囊梗放到湿度很快改变的条件下,孢子囊就很容易脱落了。同样,苹果黑星病菌(*Venturia inaequalis*)的孢子遇水则由其扭曲的孢子梗上脱落^[18,73],虽然在流动气流中很不容易掉下,我们发现孢子在干燥或潮湿的天气的空气中发生。只要孢子显然对孢子离层形成的机制与条件,我们还需要作很多研究,而其間的一些知識可能有实践的重要性,可能提出某种新的植物保护途径;例如,如果锈病、黑粉病、白粉病与霜霉病的孢子能够用生长激素来防止其分离,如同防止叶片与果实脱落一样,病害流行便可能被制止。

传播也受子实形成和孢子本身等特性的影响。子实形成往往适应于特殊的传播方法,并且某些真菌能形成复杂的结构,虽然复杂性对于增加传播的能力无直接的相关。担子菌的孢子体可能正确地被认为是气传真菌中最复杂的和多产孢子的机制。但它很少在作物上生长与起作用,因为受其巨大的营养需要和维持对地理环境条件稳定性的严格要求所限。与上比较,分生孢子座看来是粗糙的,但实际上作为茎部和叶部真菌,要使其孢子借水来传播则非常有效。

孢子在单独的孢子梗、孢子座、孢子盘或孢子器上,以同样的方式形成^[49];因而在子囊盘、子囊壳或闭囊壳,其亲本子座的不同纏繞方式可能只为了适应于保护孢子或控制其放出。Mason^[49]注意到粘性孢子和干孢子之間在功能上的重要差别。粘液利于孢子借昆虫传播,避免在燥空气中散出,可以防止其干燥或在密闭的子实体中作为挤出孢子团的主要介質。

空气传播

“带走” 不論产生的方式如何,传播的开始要求除去一些束縛的影响,并将孢子送入空中,而这将牵涉到通过包在表面的一层静止不动的界限层的空气。在静止的情况下,特别是在夜間的株丛內,这界限层能有几毫米厚,但在白天有风搅动时,在暴露面上很少存在。这样,“带走”的过程可以由震动、搖摆、空气流动与水流,或由干燥或細胞膨压而引起的张力所造成^[34,37]。花粉和很多真菌孢子必須在植物受风吹动时才脱落,但孢子量并不与风速按比例的增加,这可能是孢子云很快被大风吹散的緣故。但毫无疑问,人为的震动与搖摆,如由脱粒或割草机造成的,引起局部孢子量的成倍增加,甚至植物輕微的震动也就够了。1953年8月在一通风不良的番茄温室中,測取了一系列的点,說明了这問題(表47-1)。

凸出的子实形成与孢子的射出是如此普遍,以至使人感到“吹走”对平面上形成的孢子的传播不象是一个有效途径。在理想的风洞条件下, Gregory 和 Stedman^[31]发现石松(*Lycopodium clavatum*)的孢子落在干净的显微玻片上很难被在植株間常有的低风速吹走^[39]。但是风速超过每秒5米后,一半以上的孢子将在一分鐘內自水平表面被吹走。看来很可能黑粉菌孢子在植株頂部形成,或产生孢子球,其不孕細胞增加风的阻力而不增什么重量是适应于增加“吹走”的效力。还有很多有趣的发现,在植物表面形成的,由吹走或气流的压力引起的气传孢子,多在白天当界限层很薄时在空气中形成。反之,大多数在夜間静止条件下,有較厚的界限层时形成的孢子,借

表 47-1 霉菌温室室内与室外的孢子量密度(每立方米的孢子数)
[英国 Surrey, Crawley. 1953 年 8 月 8 日下午(Gregory 与 Hirst 未发表)]

	温 室 内				温 室 外
	不 搅 动	拍 茎 秆 五 分 钟 后	在 叶 上 与 土 上 洒 水 后	搅 动 后 静 止 1 小 时	
<i>Cladosporium fulvum</i>	11,300	132,000	1,275,000	1,100	1,500
<i>Cladosporium</i> 属的其他种	27,800	39,600	10,100	15,000	14,300
<i>Penicillium</i> 类型	23,600	98,600	1,062,000	0	0
<i>Botrytis</i>	15,400	4,900	0	0	750
其 他	4,950	6,400	25,000	9,750	1,900
合 计	83,050	281,500	2,372,100	25,850	18,450

射出而释放^[34]。

代表性的白天或干燥-气生-孢子类群的鉴别^[35,36] 与其成分在升高温度,降低湿度(和常常增加风速)比较普遍,使人设想干燥与湿度变化是孢子释放的主要原因。实际上,真菌在这方面的例子記載得不多。虽然在苔藓和蕨类植物中是常见的。球黑孢菌(*Nigrospora sphaerica*)的孢子在干燥时射出曾被描述过^[71],并且与尼捷立亚(*Nigeria*)的昼夜周期相一致。湿度的扭曲运动在霉菌病菌孢子的传播上可能是重要的^[1,60,70],但缺乏精确的有关机制的资料。Ingold 曾对由于不同细胞膨压而带走的机制制作了完善的总结^[37]。

担孢子可能带有静电荷的事实促使我们设想这有助于解释吐水孢子的放出^[27],或在调节多孔菌孢子落在子实管的中心有很大作用^[39]。在有些干子囊孢子的突然出现的气体阶段值得研究,因为在蕨类植物孢子的传播这是重要的。

传带与降落 在气象学上的近代进展,尤其在空气杂物、降雨及放射性灰尘上的成就,有助于植物病理学者很好地理解孢子的传带与降落。在“气象学与原子能”^[68]一书中,对很多原理与有关的学说作了简短而有用的描述。在空中,真菌孢子作为随性粒子具有 0.05—2.5 厘米/秒的末速^[21,72]。但是沉降只在静止的条件下,或在遮盖的地方,如作物丛中才比较重要。因为乱流的空气常常将孢子带到不同的方向,远远超过因重量而下降的速度。预测任何一个孢子的命运是不可能的,但 Gregory^[21]发现 Sutton 的涡流扩散学说与观察到的孢子量因与来源距离的增加而递减相一致。Waggoner^[67]用阻止接近地面的垂直乱流及用沉降与侵染的关系来修改这方法,其学说预测在接近来源处很快降落,象在病害差别的“中空曲线”似的特征。稀释的速度因许多参数而定,其中很重要的一点是大气湍流的程度。在安静的天气,大约 0.05% 孢子能传到距接近地面的来源的 100 米以外。在阴暗的风天,大约能有 10%,而在热的晴天,有强烈的对流,很多孢子可能被带到更远的地方^[20]。假若接近于来源的降落比例经常比较大,空中大部分孢子一定产自本地,并且其数量一定因气候与释放速度的变化而很快的波动。的确也是如此^[34]。但是远距离孢子传播的事实^[43,45]证明孢子的移动不总是受此限制。

由于几乎所有自然表面在一定程度上是空气动力学上粗糙的,气流在障碍物上

如高的作物。建筑或不平坦的地形产生巨大的涡流,这就称作阵风^[20]。障碍物改变了风的方向与速度^[6,9]。所产生的摩擦湍流伸展到几千英尺高,在其每一阶段影响孢子的传播;由于在不同高度混入空气;由于震撼植物;由于使涡流刮入到不常有的深度,进入作物丛有很多孢子的层次中^[26,45];由于增加紧压过程的效率,界限层的交换,或乱流沉降^[24];和由于通过接近地面而增加孢子,从而提高了沉降,在地面的孢子因这些过程而带去。

空气的移动,部分地受不同热气团重量的影响,可能采取对流或地域风的形式。后者包括陆风与海风,或谷风与坡环流,对植物病害的当地传播是重要的。对流常发生在具有一定的垂直环流的环型学说^[13]近来有所争论。Priestley 证明在自然发生的空气上升“热点”上形成的对流往往采取下向风的长条形式。一旦形成,虽然离开其来源,他们仍自己保存下来。Ludlam 和 Scorer^[47]及 Yates^[77]提出产生于较热的表面上分散的气泡,在超绝热的条件下,可能上升到他们原来直径大两倍的高度而不与周围的空气混合。这样混合空气的“尾流”,可作为以后的气泡上升到较高的高度的良好上升途径,如果气泡较多,并在大面积上形成,较明确的“热团”可能产生。所有的学说证实,大量带有孢子的空气可能分布于直到“平衡面”的所有高度。到那里,对流停止了,因为上升气流不再有浮力。在暴雨雨的积云,此类上升可达每秒 10—25 米,并达 35,000 英尺以上的高度^[5,51]。平衡面常常与递减速度的变化、等温层、或甚至逆温相一致,并可能由飞机上看到象是“霾顶”;很显然,可认为这是空中悬浮粒子上升的向上限度。我们最近曾有几处证明,对真菌孢子来说,这是正确的。对流也曾被指出能防止飞蝗罩的形成与达到的高度^[64]。

对流负责把孢子带到非常的高是无疑的。但现在还很少证明关于它们如何回到摩擦湍流带来,因此,它们可以由涡流扩散而降落。由于大多数孢子在静止的空中每夜只能下降 1—2 千英尺,看来大多数孢子不象在没有帮助下而能回来。现今最好的假说是,它们被不论落到或未落到地面的雨点所带下。也可能由伴着对流而下降的气流在起作用,但是尚无肯定的事实。因为近代对流的学说一般包括一种不固定的再环流。这种再环流可能是普遍的,但是很慢的,如同附在大气的“附着物”上。附着物产生于反气旋,在静止空气中下降的速度与孢子一样。下降气流有时在积云的侧面上看到,但是除非是雨或雪,它是不会被认为能穿到云层的底下。环流必须发生,但规模上可能大于单独的云块。如果在大面积上对流强烈,并达到高空,下降气流可能在几十英里或几百英里以外。

远距离传播的实现,看来首先在于大量孢子上升到很高,在那里它们一般不容易降到地面上来。大面积的垂直运动,常常随着有地上与海上大的气候变动。但陆上的对流(除开海岸地区)主要发生在白天,并且在午后最强烈。滑翔机驾驶员很熟悉上升空气的来源,包括有引起谷风的高地,在其热坡上产生气泡,强热的干表面、树木与成熟的庄稼。所以在干热的白天放出的孢子比在夜间或湿的气候下才大量产生的孢子获得更多的机会传到更远的地区。在白天干燥空气中发现的最大数量的孢子看来是远传类型的^[14]。除上升外,有效的传播要求孢子不管在强烈的辐射、干燥和可能

冰冻下,保持几小时的活力^[31,39]。孢子云必須在携带途中(风的軌迹)不致由风的切力或雨水丢失过多,最終降落到感病的作物上。

当孢子由雨或乱流混合回到生物界,在它們降落到植物上以前,它們必須再度穿过界限层。Gregory 与 Stedman 用惰性面仔細地研究了这个过程,主要了解并改进孢子捕捉器的作用^[22,23,31]。他們广泛的工作发现了在一系列作物中,不同降落机制的相对重要性,并且气候将是最重要的。

討論气传孢子的降落而忽視孢子在落下雨点中的集聚是不够完善的。对这一过程在此将引用工业化学中清洁气体方法中常用的“雨磨洗”这一名詞,最好用“雨洗”^[24],这样,水面与表面都被涉及。孢子可能作为雨点的凝聚核或由靜电吸引而包含在里面。但无疑問的,雨点在下降时最終速度因它們相对的大小而有效地收集孢子。雨的形成^[41]与放射性灰尘在下雨时回到地面上的比例的理论研究^[10,48,68]指出这过程是有效的。这一过程在植物病害上的重要性,常常被人們用一般含混的状态来認識,但很少測量。理論上2毫米水滴将是最有效的,并能捕捉在其途中25%的 4μ 的球粒,能捕捉80—90%直径为20—40 μ 的球粒^[21]。这启示小雨可以移去大部分气传孢子,并且証明在雨后某些类型的孢子减少了^[34]。直接的証明是由两个直径8英寸的玻璃漏斗在地面二米上获得的。其一敞口任凭下雨和晴天时孢子落入,另一在其上6英寸有一平頂盖防止雨水进入。每天冲洗这两漏斗,并收集下来,經沉落法把孢子分开。在晴天,完全开口的漏斗所获得的孢子永远略少于有頂的,但在雨天显著多于有頂的(表47-2)。在有些天开口漏斗在雨天捕到的孢子数好几倍于干燥时捕到的。这一区别在連續下雨的初期最为显著,如表47-3所示(Gregory, Hirst 与 Last, 未发表)。

表 47-2 地上2米处开口/有頂漏斗所捕捉孢子比例的几何平均数。Harpenden
1951年6—9月(Gregory, Hirst 与 Last, 未发表)

	干燥天气	雨天	連續下雨的第一天
黑粉菌	0.6	3.8	6.0
<i>Cladosporium</i>	0.8	1.3	1.8
<i>Alternaria</i>	0.8	3.7	6.9
花粉 < 20 μ	0.8	1.4	2.3
花粉 > 20 μ	0.8	1.5	2.4

在雨中散出的孢子,很可能一出来就开始下降的雨水由空中移走。所以在下雨时測得的气传孢子的数量不代表全部放出的,而是放出的孢子被洗去后所剩余的部分。雨磨洗看来是气传土壤真菌降落最理想的方法。对叶部病原菌,其生物学效应还不甚清楚。很多孢子可能在“流失”中丢掉,除非它們能粘在叶面或侵入縫隙,它們将不象由于空气中降落那样的达到植物上面。

水 传 播

这是很奇怪的,真菌学家經常利用真菌孢子的水悬浮液,而很少測量水传播在自

表 47-3 开口与有顶漏斗捕捉到的孢子:在雷雨的,当中,与以后。1951 年 7 月
22—23 日*,地面上 2 米, Harpenden

取 样	开 口 漏 斗			有 顶 漏 斗
	R1	R2	R3	D
开 始	0920/22	1325/22	1355/22	0920/22
结 束	1325/22	1355/22	0825/23	0825/23
收集时间(小时)	4.1	0.5	18.5	23.1
进入的雨水(毫米)	微量	0.95	3.75	—

漏斗口每平方米每小时捕捉的孢子数				
黑 粉 菌	4.6	91.0	1.1	0.3
<i>Cladosporium</i>	20.3	253.2	4.1	3.6
<i>Alternaria</i>	1.7	74.2	0.4	0.3
<i>Erysiphe</i>	2.2	56.0	0.2	0.1
花 粉	2.6	23.8	0.1	0.2

* 在同一期间空气传孢子的浓度经采用^[34]。

然情况下的效果与范围。孢子被流在植物上及土壤表面的水带去和利用落下雨点的动能。不论用那个方法带走,传送与停留阶段是很难详细分开的。复杂的子实形成一般妨碍这一过程。但有少数例外,如多孔菌的泼溅杯(splash-cups)与鸟巢菌^[3,4]。不论粘性或干孢子都能在潮湿时传播。那时大多数孢子有更大的机会生存与侵入。流水的传播一定是向下的,除非孢子借灌溉排水而向旁流动,这往往是短距离的。流水将孢子由一感病器官传到另一个。如马铃薯晚疫病病菌侵染薯块,或因泼溅传播使产生孢子的表面成为一来源而扩大面积。在流行时,尤其是象马铃薯晚疫病与苹果黑星病其为害决定于多次侵染,水传播对流行初期小量菌源的扩大上以及使所有感病叶片都得病方面均有很大的作用。水传常常表现比其他方式的传播有较密集的病斑。由于“流失”所必然带来的浪费,看来对于具有能紧贴在寄主表面能力的孢子的真菌最为有效。粘性孢子对此是不利的,因粘液易溶于水。但苹果黑星病菌(*Venturia inaequalis*)的孢子^[42]即使浸在水中也能紧紧地附在表面上。很多担子菌与其他真菌^[53]的干孢子自空中降落后就被粘住,不为以后的潮湿所移去。

已知降落的雨点(滴水与雾的作用较小)与产生湿孢子的表面相碰能将孢子分散到几码以外远。这样的相碰曾被研究和阐明^[14,15,75],发现其产物(溅出的水点)包含部分降落的(起因)水点与部分降落面上原来的水膜(“源膜”)^[16,17,20]。Gregory, Guthrie 与 Bunce¹⁾未发表的试验证明溅出的水点能粘住不同大小的孢子。大滴(直径 5 毫米)由 3 米高度通过静止空气滴到 0.1 毫米薄水膜上[每毫升含有 5×10^6 茄病镰刀霉(*Fusarium solani*)大孢子]是最有效的,平均每次能产生 3,000 溅出小点,其中半数含有孢子。一半大的水滴产生大约 1,000 水滴,其中半数含有孢子。在下雨时溅出的小滴必然是无数的,因为在 1 英寸的降雨量中,每平方英寸大约落下 150,000 个水

1) P. H. Gregory, E. J. Guthrie and M. E. Bunce. 1959. Experiments on splash dispersal of fungus spores. J. Gen. Microbiol. 20: 328—354.