

植物病菌诱致萎蔫 和软腐的生理机制

沈陽农学院編譯
辽宁人民出版社



植物病菌誘致萎蔫和軟腐的生理机制

沈阳农学院編譯

☆

辽宁人民出版社出版（沈阳市沈阳路二段宮前里2号） 沈阳市书刊出版业营业許可証文出字第1号

沈阳新华印刷厂印刷 新华书店沈阳发行所經銷

787×1092毫米·5%印張·2揮頁·115,000字·印數：1—1,600 1958年3月第1版

1958年3月第1次印刷 統一書号：13090·2 定价(10)1.10元

編者的話

为了响应党和政府向科学进军的号召,解决参考资料缺乏問題;同时,我們也感到目前期刊上的翻譯資料,似乎过于零散,不够系統,这些是我們編选这本小册子的主要目的。此外,通过这一拋磚引玉的工作,我們还希望能获得同好的共鳴,共同来解决参考资料缺乏的問題。

植物因某些病菌的侵染而誘致萎焉或軟腐的机制問題,是植物病理学者最感興趣的問題之一,四、五十年来虽未获得一致的結論,但也取得了一定的成果,尤其近几年来更加有所进展。因此,我們特选譯这方面近年来的部分材料介紹給同好,供为研究参考。本書共包括八篇材料,第一、二兩篇系綜合性評論,內容着重果膠酶誘致寄主組織軟腐的机制报导;第三至第八篇則偏重植物如何發生萎焉的机制介紹。

無庸諱言,我們的業務水平和外文基础是較低的,因此,譯文錯誤之处在所难免。希望讀者不吝指正。

1957年12月

目 录

論植物体内寄生現象的生理	W. 布朗 (1)
植物病原菌分泌的果膠酶及其在 植物侵染中的作用	R. K. S. 武特 (28)
植物萎焉病菌的致萎机制	畢志樹編譯 (67)
輪枝菌(<i>Verticillium dahliae</i>)所分泌的 果膠酶及其在棉黃萎病發生上 的作用	M. 卡美尔和 R. K. S. 武特 (91)
輪枝菌(<i>Verticillium albo-atrum</i>)萎焉 病的生理观察	R. P. 雪弗尔, S. S. 高棱斯卡尔等 (117)
西瓜萎焉病的病理化学研究(第 1 报) 西瓜 萎焉病菌的分泌毒素 Phytonivein	広江勇・西村正暲 (130)
西瓜萎焉病菌的毒素及其作用	西村正暲 (139)
維管束病原侵染植物之机制的研究	W. G. 凱沃尔特 (150)

論植物体内寄生現象的生理

W. 布朗(Brown)

应用生物学学会主席在年会上發表的演說，1955年4月1日，星期五

你們中間的有些人，縱令不是全体，無疑地会惊异我選擇了一个理論兴趣的題目給应用生物学学会作演講。如果我这样的想法是对的，那么我最好莫过于提供Wigglesworth教授(1955)在我們五十周年紀念会上所作的“理論科学对应用生物学的貢獻”那篇著名的演講給你們作参考。当我听到那篇哲学性的与引人入胜的演講时，我感到在这个問題上所有能講的都已講到了，沒有可以更进一步补充的东西了。那种感觉始終是这样强烈，因此我毫不迟疑地要求你們参考那篇演講来全面地判断我为这个場合所选题目的确切。然而我也願附加另外的理由——这是一个对我現在，更可說是过去，都有一定重要性的題目，虽則我不能把它当作象科学上的哲学貢獻那样去評價。

植物体内寄生現象的生理已經使我感到兴趣很久了，实际可說是我全部所致力的事業。这当然是一个广泛的，同时也是有無限發展前途的題目。这个工作在战时情况下曾經引起兩度的間断，第二次世界大战所引起的七年中断尤为严重。在1947年前后，当我的部門恢复了工作秩序，和合适的材料重新收集起来以后，工作又重新开展起来，并一直是積極地进行着。詳細的报

导已經写成为数極多的論文，而我目前所要致力的工作是从發表的观点把这些論文加以簡縮与整理。同时，在以前我对于以往的工作还未有过一个比現在較為清晰全面的形象。因之我着手于綜述这个工作，以冀对于你們中間那些沒有時間或兴趣去卒讀系統文献的人，可以通过这种途徑，对这个工作已有的进展与可以进一步开展研究的方向获得一般概念。帶着这种無可非議的动机，我或者可以覺得滿意。然而，就我上述我最近的情况，寄生生理这一演講是准备極不充分，我个人深表不安的事实，亦無容諱言。好在我已經說过这并不是高度哲学范疇的評論。

以前我曾經有兩次的机会綜述过“寄生現象的生理”这个題目：第一次是在給英国真菌学会作演講 (Brown, 1934)，其中也包括我个人早期工作的总结；另一次則在植物学評論杂志上 (Brown, 1936)，在那兒我更广泛地論述了这个問題。今天，除了扼要地涉及对这个題目有关的早期文献外，我特別限止于新近的工作。

我所关心的工作仅限于寄生物中兼性寄生的类型，在这类型中，又限于多多少少引起寄主組織明显腐爛的寄生菌，这理由对你們是容易理解的。由于过程的复杂，这类寄生菌可能是其中对付起来最簡單的一种——例如直接的影响主要限在寄生物的附近，因此不会在任何程度上發生代謝产物轉移的問題（如在萎蔫病中那样）。此外还有重要的便利，如易于培养，常有迅速的結果。

如我在上述早期报告中所提到的，把寄生現象的建立分为一系列相連續的三个时期是方便与合乎邏輯的：

A. 寄生菌侵入前的反应——侵入前期 (The pre-pene-

tration stage);

B. 侵入本身的程序 (The process of penetration itself);

C. 寄生菌侵入后的反应——侵入后期 (The post-penetration stage)。

A 与 B 兩时期在我早期的文献中已闡述得很充分, 極少再有补充的。在这两个时期中, 必然是有許多重要的因子参加作用。此等因子常决定植物的被侵染与否。这类因子如增加寄生物的营养物質, 各种趋化性, 角質層对机械侵染的抵抗及其影响条件等等。無可置疑的, 进一步的研究可以对这些时期作出更精密的答案, 虽然它們的一般面貌已經非常清楚。那么無須贅言, 我就进而来談侵入后期。那兒, 似乎对我來說, 可以找到最有趣的与仍然只获得部分解决的問題。

如將一寄生物——真菌或細菌——直接置于寄主組織中, 因此在 A 与 B 兩個时期所有能起作用的因子都暫且取消。寄生物或是發生侵染, 或是不發生; 如果發生侵染, 它就可以这样繼續不断地侵害寄主, 或則也可能漸漸停止下来, 于是形成一个局部的病斑。这兒人們就可以提出一連串不同細致程度的問題; 特別是容易找到問題的兩種極端的例子, 如下列圖解所示:

寄主植物			
A			
B			
寄生物	α	+	-
	β	-	+

此处“+”表示侵染成功, “-”表示侵染失敗。这兒并列着正号与負号, 而問題的最大兴趣并不在于为什么在某一場合下發生

侵染,却是在于为什么在另一場合下不能侵染。具有这样性質的实例將在后面提到。

一般來說,這個問題包括兩方面因子的研究:(a) 寄生菌的侵染机制 (Attacking mechanism), 与 (b) 寄主的抵抗机制 (Resistance mechanism)。虽說是兩方面的因子,却还須承認它們不是真正分割的,而仅仅是相互关系間的兩個角度而已,任何抗性的討論必須涉及什么是被抵抗的,也同样地涉及侵染机制。因而試圖將其分开只不过是為了便于揭露問題而已。

可以扼要地叙述一下几种比較显著的抵抗因子。对于寄生物的扩展可以有机械的防御組織如維管束或机械組織,与組成植物伤痍反应的木栓或膠質防御層。可以举出許多这类抵抗机制的例子,但必須附帶說明其中的某一些作用是曾經有过爭論的。例如,有人主張木栓組織——最常見与最显著的机械抗病因子——并不真正能阻擋寄生物的进一步的入侵,后者的被阻乃是由于其他因子的先入作用。在这样的解釋中,木栓組織,尽管它屹立于病部旁边,却不比戰場上的紀念碑賦有更多的意义;它只是标志着終局所决定的地方而已。

第二类抵抗因子是屬於化学性質的。植物細胞液中可能存在着抗真菌或細菌的物質,这也可以举出好多的例子:如植物細胞液的一定程度的酸度仅为少数微生物所能忍受,丹宁的存在,以及 Walker 与 Link (1935) 所研究出的葱屬細胞內的各种化学物質。

然而,除了上述兩类抵抗因子的一些例子外,还遺留着一个更其龐大的类群——实际上也可說是一种常見类群。在这个类群中,机械的防御組織不起显著作用,寄主的組成物質,就人所

能見到的，也完全适合于某一特定微生物，甚至是所有微生物的生長，但其中几乎没有一个能够侵染。

現在讓我們来考虑一下寄生物的侵染机制。一个人最易想到的是化学因子，然而也不可忽視菌絲純粹凭机械方式的推进能够很好地發揮其侵害能力，不能否認由它本身这一能力就可直接导致寄主組織的混乱。

至于說到侵染机制的化学因子，可能寄生物的任何一种代謝产物全都是的，对于其中随便那一种略而不顧都难免錯誤。技术上的困难是要在寄主体內 (In vivo) 找出这些代謝产物是什么以及它的含量如何。人們必然地会去研究寄生物在培养中产生的代謝产物。但如目前已十分清楚的，培养基本身对于代謝产物的形成，無論是在質的或特別是在量的方面，都有極大的影响。因此把体外 (In vitro) 所观察到的作为寄生物在植物体上的活动是一个極不可靠的步驟。这种想法特別适用于以后要討論到的毒素 (Toxin) 問題。

但其中有一类代謝产物是我們能够很好确定的。假如組織腐爛了——也就是假如細胞潰散，細胞壁結構上的联結遭到破坏——可能促成这种現象的因素实际上是很少的：鹼性过高（就我所知，在植物体中尚未發現）；酸性过高（極异寻常的）；以及溶解組織的物質，特別是果膠分解酶。最后一种在我看来是可以用来解釋組織腐爛的唯一物質，而这种組織的腐爛往往是植物病害征狀的一部分。因此我認為对果膠分解酶在寄生現象的生理上給予突出的地位並沒有不对的地方。

然而企圖根据果膠分解酶的关系来建立寄生現象的生理还是会遇到很大的困难的，这些困难也是早經指出的 (Harter 及

Weimer, 1921)。这些酶的有效制剂可以从 *Botrytis cinerea*, 从各种軟腐細菌, 从 *Pythium*, *Phytophthora*, *Fusarium* 的各个种以及無疑地可从更多的种中制成。如果任何寄生物在沒有果膠分解酶系統的存在而能使植物組織腐爛(浸溶 macerating)的話, 那我是會感到不可思議的。以上說來好象什麼問題也沒有了, 現在且來說說困難的一方面。除了少数特殊場合 (Gregg, 1952) 之外, 在寄生物的致病性与它在寄主体外产生果膠分解酶的能力之間並沒有找出經常的一致性。事实上作用很强的果膠分解酶制剂可以从一些腐生物中制成, 相反的也有活躍的寄生物产生作用很弱的酶制剂。現在我建議对这些困难情况中的某一些作更仔細的研究。

这种困难可以由侵染馬鈴薯塊莖的 *Botrytis cinerea* 及 *Pythium de Baryanum* 兩菌之間的比較得到很好的說明。兩種真菌都能在不同濃度的馬鈴薯煎汁培养液中生長良好, 但仅前者能在該种培养液中产生活躍的果膠分解酶制剂。馬鈴薯組織迅速地被此种制剂浸溶和杀死。相反的, 在 *Pythium* 的培养物中有时很难測出果膠分解酶活动的痕迹。但当馬鈴薯塊莖用該菌作伤痕接种时, 却發生了強烈的腐爛, 并随之使塊莖全部解体。在另一平行試驗中, 用 *Botrytis* 幼齡生机盛旺的孢子作接种体, 后者开始正常發芽, 但过不多久接种体就干掉了, 侵染也就停止。如果增加額外营养来保證更強勢的發芽, 可以發生輕微的初期侵染, 但最后結果仍与先前一样。那么这兒就有一种情况, 即寄生物在寄主活組織內的活动如果以它們在培养基中产生果膠分解酶的能力为依据, 与預期結果恰巧相反。

然而, 进一步的研究大大地解除了这样的双重疑难。Py-

thium 的能够侵染是容易理解的。因为,虽则在馬鈴薯煎汁培养液中可能获得作用很低的酶制剂,但在被寄主組織的抽提液中却找到分解果膠的活动力很强。*Pythium* 既在寄生組織上可以充分产生这种酶,因此它在某种馬鈴薯煎汁培养液中产生作用很弱的酶制剂这一事实确是不足为据。这仅是 *Pythium* 比起 *Botrytis* 来,在能够活躍地分泌果膠分解酶的培养基种类上,有着更严格的选择性而已。

Botrytis cinerea 不能侵染馬鈴薯活的組織,已經在与一种能侵染馬鈴薯的軟腐細菌 *Erwinia carotovora* 作比較中研究得更其充分(Fernando 及 Stevenson, 1952)。两种寄生物都能在某种培养液中良好地产生果膠分解酶,但在兩者的酶系統之間是有不同的,其中之一至少对侵染馬鈴薯組織的关系上要重大些。分別从两种寄生物得来的酶制剂,当利用其浸溶标准厚度(0.5公厘)的馬鈴薯薄片(Disks)所需的时间来作测定时,很易使其表現相同的浸溶(腐爛組織的)能力。但当放置少量的,譬如說 0.2 毫升同样的酶在馬鈴薯塊莖的切面上作試驗时,*E. carotovora* 的酶制剂引起相当可观的腐爛,而与之相对比的 *Botrytis cinerea* 則極為微少或根本不發生腐爛。

在上述两种不同的試驗之間有兩点明显的差別。一种处理是以組織的小薄片浸在多量的酶制剂中;另一种处理則以少量的酶放到比較大塊的組織上。第二点差別是供試的馬鈴薯薄片,从其制备过程来看,是吸滿水分的;而另一方面所用的馬鈴薯塊莖却是正常膨压較低(Subturgid)的。第二点的差別是重要的差別。当一片不拘任何大小的馬鈴薯組織浸在水中使其充分吸脹,就很容易被少量 *Botrytis* 酶所分解,同样的也可以被

等量同濃度的 *Erwinia carotovora* 酶所分解。換言之，即有一與較低膨壓相聯系着的因子阻止着 *Botrytis* 酶在正常馬鈴薯塊莖組織上產生作用。這個因子，也可以說，同樣也降低 *Erwinia carotovora* 酶的活動能力，但其差別是在於足以降低細菌酶活動的一定程度的低膨壓，對於 *Botrytis* 酶，從其抑制作用來看，是有着更大的效應。

值得注意的是，以寄生物作接種體，與其酶制劑以常用容量接種時，所表現的反應一致。當置於膨壓很高的馬鈴薯組織上，兩種寄生物的接種體都發生侵染；而在正常的（也就是膨壓較低的）組織上，僅 *Erwinia carotovora* 的接種體發生侵染。還有一種腐生細菌如 *Bacillus subtilis* 也同樣在膨壓很高的情況下侵害馬鈴薯組織，更概括地說，也可以說馬鈴薯的組織，一旦當其正常膨壓遭到變動，就立即對其原來極其抵抗的一類微生物轉為感染。

現在我們對 *Botrytis cinerea* 在馬鈴薯組織上不能侵染不妨作如下的設想：孢子的接種體放在塊莖切面上；孢子即發芽並產生果膠分解酶；在最初幾個小時內所產生的酶的濃度必然會較試驗得出的酶制劑的有效濃度要低。因此，雖然這種真菌具有適於侵染的機制，由於它們所分泌的各種酶的作用被寄主組織的此種或彼種原因所破壞，仍不能侵染該種寄主。

這種喪失作用的原因尚未明瞭。當數滴 *Botrytis* 的酶放到正常馬鈴薯組織的切面上時，滴液在數小時內即被吸收，在寄主組織上僅能看到很少的作用。如果借小心補充水分或在滴液內加入足夠濃度的葡萄糖來防止酶滴液的消失，下層組織就發生了腐爛。當滴液已經被吸收掉了，如果時間耽擱得並不太久

的話,那么酶的作用仍可以用加水的办法使其重新表現。24小时以后,就不能找到酶存在的踪迹;滴液已經被吸收,組織只表現略受损坏,而酶就人們所知,則已完全丧失作用。进一步地找出这种丧失作用所發生的状态,將是極有趣味的。

对于 *Botrytis* 一方面与 *Pythium* 之間,另一方面与 *Erwinia carotovora* 之間在馬鈴薯組織上的关系,已作了稍为詳細的比較,因为它对寄生現象的建立归引出了三組有重大作用的变因。这些是:(a)寄主組織的状态,(b)果膠分解酶的产生,与(c)寄生物間果膠分解酶系統的不同;分別由上述报告中下列各点說明过的:(a)膨压的影响,(b)关于 *Pythium* 产生果膠分解酶的活动,及(c)当在膨压較低的馬鈴薯組織上作試驗时,*Botrytis cinerea* 与 *Erwinia carotovora* 之間酶系統的不同。因此指出了三个研究方向,沿着每一个方向的某些研究,現在將作进一步的探討。

(一) 寄主組織的状态

高湿度的影响对于病害的关系在文献中有着丰富的参考資料。高气湿,高土湿,植物組織內的高含水量都是因子,这些因子常不是孤立的,而是产生总的影响。無疑地湿度的决定性作用主要产生在侵入开始以前,但寄主組織的含水量影响侵入以后的病程也是肯定的。上述工作就已經說明了有些寄生物的果膠分解酶系統是受寄主含水量的影响的,虽則寄生物本身是处在相同的状态下。但又好象此种影响并不是直接由含水量所引起的。由于 Gregg (1952) 曾經証明,以馬鈴薯組織浸于水中6小时由是提高其含水量2—4%左右,結果对寄生物或酶的侵

染增加極為有限；但是當組織用減壓注入法抽出細胞間隙的空氣注入水分的時候，此時的含水量僅比浸漬所得的稍高，可是被注組織的侵染的增加却與其多得的一點含水量完全不成比例。因此可以設想有这样的可能性，即剛才所注意的因子可能還是被注組織中的氧氣低氣壓。關於這種觀點的進一步的例證留待下面討論。

組織的成熟度確知是影響它對寄生侵染的感染性的，一般的規律是感染性隨成熟度而增加（無疑的對於這個規律亦有例外的，特別在涉及侵入前期與侵入期的時候）。在這種關係上，Vasudeva (1930) 證明過，蘋果對各種真菌侵染的感染性可以由將其保存於較高的溫度中數星期而增加，晚近 Gregg (1952) 在馬鈴薯上亦發現同樣的影響，同時還証實了經處理過的塊莖當重新放回到低溫中去的時候，可以逐漸恢復其原有的抗病程度。此外，由於先期熱處理所引起的對寄生物感染性的增加，也伴隨著對酶作用的敏感性的增加。這些反應在物理與化學上的詳盡研究還未展開，但是卻已經清楚地指出了一個能夠實踐與有希望的研究方向。

（二）影響酶產生的條件

酶的產生與分泌，象任何其他的代謝過程一樣，是依存於生長的狀況的，而即使是以富產果膠分解酶著稱的 *Botrytis cinerea*，在這一說法上亦不例外。對於培養基的關係，一般的規律是酶的分泌隨生長量而增加，但這種相關性也只適用於一定的限度之內的。假如其他的成分都合適，培養基中碳水化合物的含量是決定生長量的最重要的因子。因此如在標準狀況下將

B. cinerea 培养在一系列碳素含量遞增的培养基內,酶的活动与菌絲的生長也都随之遞增,但逐漸到达某一点时,則菌絲生長虽仍然繼續增加,而酶的产生却趋于下降。后一結果,即旺盛的生長与酶的产生不相适应,当氮素供应低、碳素供应高的时候就表現得更其显著。因此,在一定範圍內酶的产生与生長所表現的負相关性的存在,足以推翻某些認為果膠分解酶的产生是与生長相适应的說法。仅仅以某种分量的果膠取代一部分培养基中所含的葡萄糖,于是获得果膠分解作用的增加,不足以証明果膠分解酶的形成是由于其基質的存在所刺激的。以果膠物質代替葡萄糖,果膠就不是个怎样有效的营养物質,等于是减少了有效碳的供应,此事本身就可导致酶的产生轉为活躍。

如已在第 7 頁所指出的,在产生酶問題上, *Pythium de Baryanum* 比 *Botrytis cinerea* 更有選擇性,由于这个緣故,它就被选为对营养因子影响果膠分解酶产生的深入研究的对象。已經設計出一种能符合这样要求的培养基(Ashour, 1948, 1954),其突出的效应在于不論那一种主要成分的濃度的向上或向下的任何改变,就会形成酶产生的剧烈下降——換言之,即在曲綫中有一尖銳的高峰,比 *B. cinerea* 所形成的要尖銳得多,却又能确定 *Pythium* 的更独特的活动。最近 Damle (1952) 指出除非碳水化合物(葡萄糖,果糖,甘露糖)加入鹹性或中性磷酸鹽一起消毒,就無法获得 *Pythium* 对果膠分解酶的良好产生, Gupta (1953) 从碳水化合物的分解产物来探究,認為可能这是甘油醛的影响。Gupta 以高度純粹的化合物試驗的結果,还証明了在培养基中加入微量的氯化鈉,可以使 *Pythium* 对果膠分解酶的分泌大为增加。

還要引証兩個更進一步的例子，這兩個例子介紹了問題的新的要點，也進一步加強我所說的寄生物在植物體外的活動不能立即可靠地適用於它在植物體內的活動的說法。

第一個例子是蘋果果實上的 *Sclerotinia* (*Monilia*) *fructigena*，這是新近為 Cole (1955) 所研究出來的，為便於作比較試驗中加入了 *Botrytis cinerea* 菌。蘋果上的 *Sclerotinia fructigena* 之所以特別有趣是由于有這樣的事實，就是儘管有過多次的試驗，却無論是在被分解的果實上或培養過該寄生物的培養基上，都沒有有人曾經成功地証實過果膠分解酶的存在。Cole 肯定地指出，當蘋果被這兩種寄生物的任一種侵染時，果實中的可溶性和不溶性的果膠物質是被消耗盡了的——因此就能夠肯定地推想是由于果膠分解酶的作用。那麼又怎樣解釋在被分解的組織中不能找到這類酶？

培養於特殊的組合培養基上，兩種真菌都能產生這類酶，而 *Botrytis* 產生得尤其多。在蘋果煎汁培養基上，*Sclerotinia fructigena* 不產生酶，*Botrytis* 則產生得很少。當組合培養基內加入少部分蘋果煎汁培養基時，兩種真菌所產生的酶都大為減少。因此在蘋果的汁液內一定存在着某種物質，它不是抑制了酶的產生，就是在產生了以後使其失去了作用。後一種解釋證明是正確的。由於蘋果汁液中含有多酚氧化系統，如令其氧化，就很快地使 *B. cinerea* 及 *Sclerotinia fructigena* 的果膠分解酶失去作用。所以這些酶不能在受侵害的組織或蘋果煎汁培養基中累積（在後一場合中，氧化酶由真菌所提供，氧化物質則由蘋果煎汁所提供）。如果氧化酶系統被抑制，例如加入微量的氰化鈉，果膠分解酶就能保持相當長期的穩定。

这种氧化酶系统与果膠分解酶系統間的相互作用指出了一个新的研究方向。*S. fructigena* 或 *Botrytis* 在苹果上的情况是,由生長着的菌絲的尖端所分泌的果膠分解酶是能起作用的,虽然也处于繼續不断地丧失作用的过程中;但也存在着这样的可能性,即某些真菌遇到氧化酶系統比較敏捷的寄主,只要当初次侵染使氧化酶产生了作用时,氧化酶就有效地阻止了寄生物的进一步扩展。同样也可以認為高含水量,特别是用注入法所造成的,增加馬鈴薯組織对侵染的感染性(見第10頁)也可用这种想法去解釋。

这部分的最后的例子是一种馬鈴薯組織的强寄生物 *Bacterium aroideae* 与三种在培养基上能够强烈分泌果膠分解酶的弱寄生或腐生細菌作比較的实例。Lapwood (1953) 檢查了大約50个細菌的分离菌,其中大多数屬於 *Bacterium*, *Bacillus*, 及 *Pseudomonas* 屬,并把它們依照下列兩标准归类: (1) 对于馬鈴薯,蕪菁,胡蘿卜組織的侵染能力; (2) 在馬鈴薯煎汁培养基上培养三天后产生果膠分解酶的能力。所有这些表現有些致病能力的細菌同样的也有产生果膠分解酶的能力,但其逆結果却未得到。也有一些細菌能产生强烈的酶制剂可以与寄生物中最活躍的 *Bacterium aroideae* 相倫比,但仍然还是弱寄生或是完全腐生的。Lapwood 選擇了其中的三个菌在馬鈴薯寄主上与 *B. aroideae* 作更精密的比較。

这是已經清楚的,即在接种試驗所保持的温度下,成功或失敗的結果可以在24小时內作决定,这个時間是已經仔細找出来了。这就發現了 *B. aroideae* 在培养基上建立的細菌数目与酶活动力都远超过三种弱寄生菌。当培养基是稀釋的馬鈴薯