棉花萎蔫病
病原菌的生理生化

В.И.鲁诺夫
Г.И.鲍罗金

一九七七年七月

前　言

萎蔫病是棉花最危险的病害之一，这是全世界所有植棉地区都知道的。中亚西亚一带棉花黄萎病和棉花枯萎病近年来特别普遍（费尔索夫、1964；波波夫，1965）。根据植物保护研究所的资料，乌兹别克共和国1960—1961患黄萎病的棉田面积安吉然省为66%，费尔干省为61%，布哈尔省为80%，塔什干省为59%；患病植株在各省个别农庄更为严重，如安吉然省的达99%，费尔干省的达86%，布哈尔省的达49%，塔什干省的达60%。在土克曼共和国，在马里地区，1960—1964年细纤维棉患枯萎病的达一半以上。

棉株细胞组织内寄生物的强烈发育就破坏了棉株的正常生长和发育，于是子房和棉铃脱落，棉花减产。并且病棉纤维不够牢固，工业品级也差（马利宁、考罗利1964；Sauquil，Rocb 1964）。

棉黄萎病和棉枯萎病，其病原菌是属于轮枝菌属（Verticillium）和镰刀菌属（Fusarium）的真菌。镰刀菌属的代表则属于典型的兼性寄生物。在土壤微生物区系与植物相互作用下，它们则表现为寄生物，抗生物和共生物（白盖尔，1967）；轮枝菌属的代表，其寄生性特点表现得更为显著；致病类型棉黄萎病菌在土壤中主要是依附在植物的残体上（维尔聂，马雷什金，柯温特，1941年；本肯，1963年；斐道多娃等人，1963；本肯，哈吉莫夫，1964）。

真菌侵入植物体内及其伤害植物的能力，决定于真菌的侵袭力，还决定于棉花的品种和发育的阶段，同时也决定于土壤的化学成份、湿度、温度以及其它条件（姚斐，阿斯卡罗娃，1964；乌鲁诺夫，1964；阿斯卡罗娃，马马达列夫，1966；渥依杰诺克，1966，Sadasivan，1950）。大家都知道，棉花的品种不同，其受萎蔫病的损失情况也不一样，从外表看病害在植物发育的一定阶段最严重。施用磷钾肥料能够减少萎蔫病植株并增加土壤内的放线菌——即棉黄萎病菌的抗生物。施用氮肥，则恰恰相反，它能增多病株，而在棉株根际，则使真菌和细菌增多（乌沙巴叶夫，1964；杜宾聂维奇，敏利吉叶夫，1964；杜宾聂维奇，艾加莫夫，1964；库兹聂佐夫，1964；依沙叶夫，1964；白盖尔，1967）。

令人极感兴趣的是萎蔫病病原菌生化的，特别是致病的易变性。当采用棉花高抗性新品种生产时，在起初栽培的几年，几乎没有萎蔫病；但经过几年之后，品种开始丧失其抗病性，于是也和不太抗病的品种一样遇受病害（索洛维耶娃，穆哈灭道娃，1964）。这种对新生存条件的适应性以及同寄主作物某些新的相互关系的表现都是与寄生物新陈代谢的变化，首先是与其酶系统的变化相联系的。只要了解病原菌及其决定致病力的毒素物质的生理生化特点，则其防治也如同防治其它病害一样，将会卓著成效，这一点是没有任何疑问的。

本书是在乌兹别克共和国科学院微生物学部生物化学和微生物实验室完成的。我们编著时曾利用了1962至1969年在萎蔫病病原菌生理生化方面的研究成果及其文献资料。

本书论述了致病的与非致病的轮枝菌属（Verticillium）和镰刀菌属（Fusarium）真菌的生理生化特性。援引了对呼吸色素、酶、游离氨基酸以及蛋白的研究成果。

本书十分重视菌丝体与培养液毒素物质的本性，同样也十分重视这些物质对棉株体内一些生理生化过程的影响。关于化学物质、光照、以及温度对棉黄萎病菌（V. dahliae）的生理生化特性与致病特性的影响问题，在本书中也占有重要的位置。书中就其致病能力的差异将棉黄萎病菌划分成组。

本书是以具有广泛专业知识的微生物学家为对象的，同样也可供大专院校土壤生物系师生使用。

责任编辑——生物学博士

K.E.奥夫查罗夫

译　后

在英明领袖华主席为首的党中央发出“抓纲治国”向科学技术现代化进军伟大号召鼓舞下，从1976年以来，我们遵照毛主席学习外国先进经验，**“洋为中用”**的教导，根据全国棉花枯、黄萎病综合防治协作组和我院科学研究工作的需要，组织俄语、植物生理生化、昆虫及植物病理等教研组，部分教师完成了此书的翻译和校审工作。

这本书较全面地汇集和整理了1962—1970年有关棉花萎蔫病菌生理生化的研究资料，有图57幅，列表32张，书末附有参考文献520多篇，对从事植物生理、生物化学、作物遗传、选种学、微生物学、化学保护及植物病理学工作者都有一定的参考价值。

译本对于原文中存在的一些明显错误，作了纠正。需要商酌的地方，在译文后附有原文词条。

本书原版由北京中国农林科学院图书馆协助提供。在译、校、制图、印刷，各个环节，得到我院图书馆，印刷厂的大力支持；本书承7226厂印刷，在此一并致谢。

由于我们业务水平有限，时间仓促，错误难免，望读者提出意见，以便改正。

西北农学院植物保护系

1977年7月

试读结束，需要全本PDF请购买 www.ertongbook.

目　录

第一章　棉花萎蔫病病原菌生理学……（1）
形态学特征和致病力……（1）
外部因素对真菌发育和致病力的作用……（4）
第二章　氧化还原过程……（32）
水解酶……（34）
氧化还原酶……（52）
电子运输的受体……（65）
氧化还原体系……（86）
抑制剂对电子运输的影响……（92）
第三章　氮的代谢……（107）
蛋白质……（107）
氨基酸……（116）
致病真菌氮代谢的特点……（124）
抑制剂对氮代谢的影响……（131）
第四章　毒　素……（158）
镰刀菌属（Fusarium）和轮枝菌属（Verticillium）真菌的毒素物质……（160）
抑制剂对棉黄萎病菌（V.dahliae）和棉枯萎病菌（F.vasinfectum）的毒素化合物的影响……（195）
毒素物质对棉花作用的特点……（204）
结　论……（225）
参考文献……（228）

第一章　棉花萎蔫病病原菌生理学

真菌纯系的侵袭能力、棉花品种的抗病性及其发育阶段，这些因素强烈地决定着棉黄萎病菌（V.dahliae）和棉枯萎病菌（F.vasinfectum)在植物体内的发育和扩展(格拉尼多娃，1951；鲍高柳宝娃，1960；卜连尼契考，1964）。

关于黄萎病菌和枯萎病菌的许多生物学特征，已有足够的论述（潘菲洛娃，1960，1965；潘菲洛娃，拉麻乍诺娃，1962；拉麻乍诺娃，1964，1965；索洛维耶娃，1964；库吉叶夫，1964；贾米洛娃，1965；雷斯巴耶娃，1965；以及其他等），我们将仅就其中几种略加阐明，同时将就温度、光照以及环镜成份等对真菌生长的影响进行较为详尽的探讨，这些因素不仅大大影响着寄生物发育的速度，而且大大影响着寄生物的致病能力（巴巴扬，1949；麻斯科维奇，1956；古谢娃，沙立科娃等，1966；Haymaker，1928；Harhash,1966）。

形态学特征和致病力

镰刀菌属(Fusarium)真菌的形态学特征是相当稳定的。棉枯萎菌(F.vasinfectum)的小型分生孢子是长形的，单细孢的，或带有1—2个隔膜而呈假头状聚集(索洛维耶娃，1964）。厚垣孢子间生，通常是多细胞的[1]、光滑的，大小为4—6微米。大型分生孢子纺锤形或小镰刀形，长31—35微米，宽3.2—3.8微米，具有脚胞，愈向端部愈收缩。在15

1　通常应为单胞，间生或顶生。

天的培养基上产生玫瑰色、淡紫色的色素。当病菌衰老时，由于其成份或细胞内 PH 发生变化，菌丝体呈浅兰色、淡紫色。当在一般的和酸性的马铃薯培养基上生长时，其菌丝体则呈现为白色，有时还产生丁香花的香味(索洛维耶娃，1964)。

轮枝菌属真菌，其形态差异非常明显，（潘菲洛娃，1960，1965；拉麻乍诺娃，1964，1965；郝达罗夫，1965)。在棉黄萎病菌的个别组中已看到突出的差异。每一组，其菌丝体的颜色，孢子形成的特性以及致病能力，都各不相同。第一组其菌丝体是蓬松表生的，其分生孢子的形成是在第四天，而微菌核（54×18微米）的形成则在第六天；第二组的菌丝体是灰色的，其分生孢子的形成在第三天，而微菌核(33×23微米)的形成则在第五天；第三组的菌丝体仅仅分布于菌落中央，轻松而洁白，它的周边延伸于基质之内，其分生孢子出现于第三天，而微菌核（59×25微米）则出现于第四天。第四组菌丝体是陷入于基质之中的，在表面上发育的仅只是带有孢子的分生孢子梗。其微菌核(79×34微米)形成于第四天。根据潘菲洛娃和拉麻乍诺娃（1962）的意见，第二，四两组致病力最强，而第一组则最差。轮枝菌属的致病类型 V.dahliae 与非致病类型（V.lateritium）不同，它们具有简单的分生孢子的器官（依杰西斯，1968；)。轮枝菌属约计 150 来种不同类型（雅契夫斯吉，1933；Saccardo，1882—1931；Gilman，1945），为害作物达 350 种以上。依照米德尔墩、鲍努（1956），拉麻乍诺娃，依杰西斯（1963，1965），库吉耶夫(1964，1965)，依杰西斯(1966)，Laey，Horner（1965）等人调查研究的资料，黄萎病病原菌够能为害的作物有棉花、蕃茄、茄子、香瓜、黄瓜、西瓜、葫

萝卜、苹果树、唐昌蒲属、皂荚属、黄豆以及母草属等等。拉麻乍诺娃、霍尔德、施泰因、依杰西斯(1966)指出在乌兹别克斯坦，有16个科，共31种作物发现黄萎病。依杰西斯(1968)对于这些菌系的专化问题曾进行了详细研究。轮枝菌属之所有各种各样的类型和种类，大概是由于自然界中存在着许多中间类型，这些中间类型是在营养方式上由腐生向寄生过渡时形成的。轮枝菌属的各菌系根据致病力和专化的程度来区分（巴巴扬，1949；库吉耶夫，1964；依杰西斯，1968；Van der Ende，1958）。拉麻乍诺娃，霍尔德施泰因和依杰西斯（1966）所分离出的38个菌系中寄主范围最广泛的是棉花、茄子、马铃薯和蕃茄的几个菌系；中等专化的是瓜菜作物和观赏植物：葫萝卜、香瓜、大豆、甜菜，皂荚属、罂粟属、唐昌蒲属、紫菀属以及母草属等；其专化狭隘的有盐木属、列当属、苹果树、鹰嘴豆属以及莳萝菜等。

棉黄萎病菌的四个组中寄主围范广泛的要数第二组，为害11种作物（依杰西斯，1968）。

对寄生物侵入作物体内的问题，直到现在还没有进行研究。

具有抗性的棉花，当真菌侵入其薄壁组织内时，即有一部份组织随同寄生物一起自植物体分离；没有抗性的品种，真菌就容易侵入其导管之内，并在导管内迅速发育，首先伤害其根颈部（格利戈良，1951；苏哈鲁考夫，1964）。抗性品种，在入侵处的填充体于第三至第四天即可形成，但没有抗性的品种仅在第十至第十二天才能形成（Beckmann，1964）。病原真菌在作物孕蕾和开花阶段，其发病尤为快速，这大概是因为水解过程加强并形成了微生物有机体易于吸收的单醣、双醣、氨基酸和肽（古巴诺夫、勃列吉希纳，

1960、1965；古巴诺夫，1965；柯拉斯诺谢考娃、鲁诺夫，1962；阿凡吉相等，1951，1954，1960）。这时期在病株叶脉中，初生皮层组织中以及其余部份很容易发现微菌核（本肯，1963；古巴诺夫，1965）。在未失去膨压的叶细胞中，孢子得不到萌发；它只能在叶子细胞壁的完整性被破坏而绿色丧失的部份得到萌发。

外部因素对真菌发育和致病力的作用

病原微生物的致病能力取决于它们新陈代谢的特点，致病能力的变化也以生命活动的条件为转移，生命活动的条件包括营养、温度、湿度以及其它等（莫尔德尔，1965）。Haymaker（1928）通过研究致病力不同的蕃茄凋萎病菌（Fusarium lycopersici）的各个系，认定在温度为28℃条件下培养出的微生物，其培养液毒素最大。按照柯瓦甚娜（1966）意见，只要给真菌加以不利的条件，其中包括高温或低温的作用，就可以大大增加其毒力。索洛维耶娃和勃亚尔考娃（1940）认为对棉黄萎病发育最适宜的温度是从12°～25°℃。巴巴扬（1949）也主张这种意见。据戈洛文(1953)的看法，温度的幅度应较小，即由23°～28℃。

拉麻乍诺娃，霍尔德施泰因和依杰西斯（1966）在相对湿度为60%时，于人工气候室中培养棉黄萎病菌，经过这种培养，他们得出的结论是，从10℃到30℃为这种真菌发育最适宜的温度。可惜是用视力测定的，又没有计算所形成的菌丝体的重量，并且用琼脂培养基培养真菌，这就降低了分析的准确性。利用称重方法来测定真菌的生长，这就证明了真菌在液态培养基上发育最适宜的温度是28°～30℃(鲍罗金，

1967）。在我们的试验中，棉黄萎病菌和棉枯萎病菌在含蔗糖的查别克氏液态培养基上发育良好，特别是当把培养基中铁（$FeSO_4$）和锌（$ZnSO_4$）的含量增大到浓度为0.1%时（图1）。

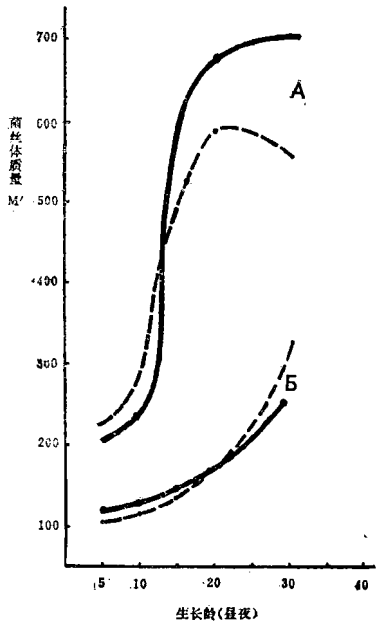

图1　铁和锌对棉黄萎病菌的菌丝体（实线）和棉枯萎病菌的菌丝体（虚线）积累的影响
α—查别克培养基＋0.1%F_eSO_4＋Z_nSO_4
δ—查别克培养基

金属主要影响着两种真菌发育的特性，如果没有金属，真菌生长就慢，其菌丝体在前二十昼夜时，棉黄萎病菌的较

试读结束，需要全本PDF请购买 www.ertongbook.

重，而棉枯萎病菌次之。如果加入金属，真菌的发育就显著（这一点棉黄萎病菌表现得更强烈），其生长强度急剧增长。在含金属的培养基上，发育初期，其生物量的积累棉黄萎病菌要比棉枯萎病菌慢些，但后期的生长却比棉枯萎病菌要快，其依附关系相反。

致病的类型——棉黄萎病菌和棉枯萎病菌与非致病的类型——V.lateritium和F.moniliforme是显然不同的，致病的类型前十昼夜发育不够强烈，其菌体、微胶粒团在这一时期聚积得很慢，后来的生长却加快了，到了第二十昼夜其菌丝体的重量（毫克）比非致病类型的增加了：

菌　　类	第十昼夜	第二十昼夜
V. dahliae	190.0±20	680.2±30
V. lateritium	272.0±30	586.8±40
F. vasinfectum	263.2±25	592.7±20
F. moniliforme	338.0±30	577.2±30

温度同样也主要影响到许多生理生化过程。随着温度由低向适温上升时，微生物生长的速度也随之增大，但当温度升至高于最适宜的温度时，则其生长速度开始逐渐下降，虽然个别的生化过程还在继续活跃。这时酶的过程失去了平衡（依木什聂茨吉，1944；麦斯罗别努、彭聂斯库，1963）。

当温度在30℃以上时，轮枝菌属和镰刀菌属的孢子也就停止萌发了（郭洛文，1953）。无论是+80℃的高温，也无论是-30℃的低温条件，微菌核都很容易经受住，因此，在低温潮湿和较高的温度（50℃）条件下，微菌核在六个月之内不会丧失其生命力（Vander Ende，1958）。随着温度的增高，致死作用的时间也起着巨大的变化：当40℃时，棉

黄萎病菌在七天内死亡；当45℃时，在十二小时内死亡，当50℃时，在三小时内死亡；当55℃时，在一小时内死亡；而当60℃时，则在十五分钟以内死亡。

它的耐温性也决定于真菌的菌系及其采自的作物；采自茄子、马铃薯，香瓜，鹰嘴豆、葡萄、苹果树、鸢尾属以及其它一些作物的大丽花轮枝菌（V.dahliae）菌系，当温度为40°时，在四个昼夜内即死亡；而采自黄瓜、莱豆、保加利亚蕃椒的大丽花轮枝菌（V.dahliae)和黑白轮枝菌(V.albo-atrum）各菌系则仅处于抑制状态之中(拉麻乍诺娃、霍尔德施泰因、依杰西斯，1966）。

新陈代谢在很大程度上决定着温度对微生物生长、发育的作用。当我们阐明其致病力不同的棉黄萎病菌（V.dahliae）各组的生物学特点时，曾注意到在各种温度条件下其生长的特性。当温度为27℃时，棉黄萎病菌和棉枯萎病菌第一组的微胶粒团在前二十昼夜聚集量最大，此后，就产生了菌丝体的部份溶解和重量减轻（见表1），第二、三、四、各组的生长也大为减慢，并且微胶粒团的最大聚集量第二组是在第四十昼夜，而第三、第四两组则在第三十昼夜。

随着温度上升至33℃，仅只能在第一组看到菌丝体发育的动态。棉枯萎病菌的微胶粒团在前十天聚集十分快速，临到第二十天，菌丝体的重量就减轻了，而到第三十昼夜又重新增重了。温度系数（Q_6）的计算，是很有趣味的，因为它清楚地反映出了温度对微生物生长作用的特有特征。这一系数表明了随着温度的升高，生长作用过程的速度发生着怎样的变化，也还表明了细胞的生物学状态的特点。温度系数算式为：

$$Q_t = \frac{k_2}{k_1},$$

式中：

k_1——当温度为 t_1 时，反应速度的常数，

k_2——当较高温度为 t_2 时，反应速度的常数（狄克逊、维伯，1961；巴参斯基，1963；麦斯罗别努、彭聂斯库，1963；维伯，1966）。

棉黄萎病菌和棉枯萎病菌菌丝体的生长强度（毫克干重量） 表1

菌类	生长令（昼夜）				
	5	10	20	30	40
棉黄萎病	温度：27±1°C				
一组	50	330	550	395	325
二组	40	60	100	240	330
三组	45	135	200	215	215
四组	45	105	155	230	185
棉枯萎病菌	70	325	420	340	275
棉黄萎病菌	温度：33±1°C				
一组	150	350	475	430	200
二组	75	130	550	335	580
三组	100	195	330	325	540
四组	85	125	480	330	185
棉枯萎病菌	120	515	295	365	320

图 2 中指出棉黄萎病菌第四组和棉枯萎病菌生物量积蓄的温度系数的变化是依生长令为转移的。

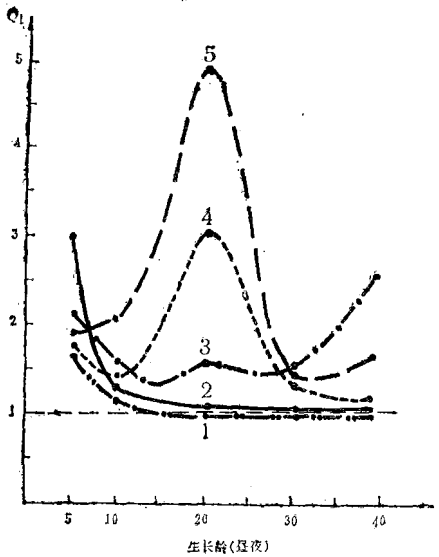

图 2　当温度 6°C 时，对棉枯萎病菌（1）和棉黄萎病菌各组（2——组，3—三组，4—四组，5—二组）的生长温度系数。

在发育的第五昼夜，最高的 Q_6 是棉黄萎病菌的第一组，低的则是其第二、四两组和棉枯萎病菌。到了第十昼夜，所研究的一切培养物（除棉黄萎病菌第二组外）其温度系数统统下降。在第二十昼夜时，第二和第四两组的 Q_6 最高。应当指出，在第二十昼夜发现系数增大的，仅只是致病

力强的各组；而棉黄萎病菌的第一组和棉枯萎病菌致病能力低弱，其 Q_6 接近于一，而且后来也没有改变。

远在上一世纪，在毛霉菌（Mucor），Phycomyces，以及水玉霉菌（Pilobolus）等培养物上就发现了正向光性（雅契夫斯吉，1933）。有一些菌类，没有光，就往往不能形成子实体（Merulius lacrymans 等），即使形成了，也是不结实的（洁丽香菇 Lentinus lepideus Fr.等）。还发现有一组真菌（马铃薯早疫病菌 Alternaria solani），光照对它们的发育并没有起显著的影响，但是由于缺乏光照而孢子却减少了（别盖尔，1963）。雅契夫斯基(1933)指出，有一些培养菌（Briarae sp，苹果青霉病菌，Penicillium glaucum），它们的生长在光照下就常常显得缓慢，这显然是光照抑制着真菌孢子的生长。同样也有一些真菌(Karrlingie zosea），光照对它们的生长却起着积极的作用。当在光照下培养时，菌丝体的重量在一些场合下是成倍增加的。就我们的资料来看，光照对棉黄萎病菌与棉枯萎病菌的生长速度所起的影响并不显著。有时，在光照中发育的条件下，到了第二十昼夜，其菌丝体的重量比在黑暗中倒有点轻（参看表 2）。

土壤真菌能够利用低能化合物质来维持生命活动。这是由于土壤真菌具有在土壤中生存的特点，在土壤内迅速生长起来的细菌和放线菌吸收着大量的有机物质，于是真菌就不得不靠易于吸收的化合物来发育成长（弗斯捷尔，1950）。

有许多菌类很容易由碳水化合物中吸取单醣和双醣，吸收淀粉质较差，吸取歼维素也不好。但是有一些能够破坏歼维素和木质素的整群的真菌（穗霉菌 Stachybotrys，毛壳

光照对棉黄萎病菌和棉枯萎病菌生长的影响（毫克）　　表2

生长令（昼夜）	棉黄萎病菌		棉枯萎病菌	
	光照下	黑暗中	光照下	黑暗中
6	170	175	170	180
8	205	205	200	200
13	420	435	215	240
17	440	460	225	240
22	480	485	250	310
27	510	550	210	215

菌Chaetomium，木霉菌 Trichoderma，漆斑菌Myrothecium)，它们对提高土壤肥力起着重要的作用（白盖尔、卜拉多诺娃、苏卜龙，1959；白盖尔，1963；塔什布拉多夫，1967）。轮枝菌属和镰刀菌属的许多类真菌吸收单醣的情况都很好，其中一些吸收葡萄糖的情况最为良好，但吸收果糖较差，吸收半乳糖则更差（阿尼西莫娃，1951；Harhash，1966）。这些真菌利用多醣（淀粉质、纤维素）的情况不如单醣，当在含有葡萄糖的培养基上培养串珠镰孢菌（F. moniliforme)时，在培养液中就积累起丙酮酸和α-酮戊二酸，并且酮酸的含量在含有KNO_3的培养基上有所增多(Harhash，1966）。翟琴考和高瓦里（1966）指明，在作表面培养时，串珠镰孢菌（F·moniliforme）同样能使（正）癸烷和（正）十六(碳)烷氧化。古谢娃、波波夫和特卡琴科(1966)

试读结束，需要全本PDF请购买 www.ertongbook.