

真菌学和植物病理学的进展

Raychaudhuri S.P. 等主编

何家泌 等译

河南省农业科学院植保所

前 言

出版本书以庆祝R.N.Tandon教授的七十寿辰。Tandon教授是印度植物病理学会 (IPS) 的缔造者和名誉会长。他作为先驱者之一, 把植物病理学发展为印度大学的一个学科, 通过他在真菌、叶斑病和贮藏病害营养学方面有效地研究和卓越的领导, 创建了安拉哈巴大学基础植物病理学院。他是受大家尊敬的教授、导师和哲学家, 是植物病理学科的真正创始人。

Tandon教授在真菌生理学方面, 精细研究了45种寄生真菌的生理特性。记录了60个新的病原菌种类, 在国际著名杂志上发表了250篇论文。在真菌分类方面也卓有成效。Tandon教授不懈的努力和热情激发了整个印度对植物病理学的研究热潮, 反映自真菌生理学和贮藏病害的研究书刊数目大大地增加。

我们感谢各撰稿者的慷慨帮助和密切合作, 没有他们的帮助, 此时不可能出版本书。庆祝Tandon教授七十寿辰组织和出版委员会的成员以及承印单位同我们一起, 在一个月之内就完成了整个工作。对于M.M.Payak博士、V.C.Lele和R.Nath先生的建议和帮助也表示感谢。

本书对于植物病理学方面的学生、研究工作者及教师们是很有用的。其中包括了一些批判性的材料和启发性的思想, 涉及到了真菌分类学和生理学、真菌病毒、共生现象、普通病

害学、种子病理学、寄主—寄生物的相互关系、病害在国家间的传播及病害防治等植物病理学的不同方面。

编者 Raychandhuri S.P.

Anupam Varma

Bhangava K.S.

Mehrotra B.S.

1975年元月2日于新德里

译 者 的 话

这本书原是由印度的30多位植物病理学家和真菌学家的集体著作,由著名的Raychaudhuri S.P.为首的四名专家主编的。内容涉及真菌分类学和生理学,真菌病毒,共生现象、一些植物的病害、种子病理学,寄主寄生物的相互关系,病害的国家间传播及病害防治等,每一专题一节为论文式汇编,颇富于批判性的材料和启发性的思想,可供农业大专院校植物病理学方面的师生,植病和真菌科研工作者的有用参考。

译者早在1978年就动手译作,惜因其他任务拖延,直至1985年底才告脱稿,深表谦悵。全书近20万字分10章34节由何家泌(译11节)薛保国(译12节)王锡锋(译9节)马万杰(译1节)朱明德(译1节)译出,所有全书各节均由何家泌进行了校订,由于水平限制,不当之处希望读者提出意见。

真菌学和植物病理学的进展

目 录

I、分类学

1. 真菌分类学中应用的标准..... (1)
2. 粘菌分类学的新趋势..... (11)
3. 接合菌纲的分类学..... (14)
4. 核菌纲分类学的趋势..... (28)
5. 多孔菌目分类学的新趋势..... (34)
6. 丝孢菌纲分类学的趋势..... (46)
7. 寄生昆虫真菌和它们的分类学..... (53)

II、培养

8. 在无菌培养中锈菌的特性..... (65)
9. 蘑菇的培养..... (81)

III、营养

10. 真菌的营养: 碳素和氮素需求 (88)
11. 物理因素对真菌生长和发育的影响 (95)

IV、真菌病害

12. 真菌的病毒 (104)

V、共生现象

13. 在地衣共生中的进化趋势 (120)

VI、植物病害

14. 小麦黑穗病和腥黑穗及其防治 (126)
15. 印度的大麦条锈病 (142)

16. 御谷麦角病	(148)
17. 孟加拉鹰嘴豆褐斑病	(153)
18. 马铃薯疮痂病	(160)
19. 番石榴的病害	(169)
20. 热带果树的炭疽病	(182)
21. 苹果的的白色根腐病	(195)
22. 茶树的疱状枯萎病	(200)
23. 橡胶不正常落叶病	(212)
24. 栎树枯萎研究的新进展	(221)

Ⅶ、种子病理学

25. 种子病理学在国际合作中的某些要点	(230)
26. 马铃薯退化病的防治	(236)

Ⅷ、植物生理学

27. 化学鉴定真菌感染病株中的木质素	(252)
28. 改变渗透性作为致病的激发因子	(259)

Ⅸ、病害的转移

29. 观赏植物真菌病害的洲际转移	(264)
-------------------------	---------

X、防治

30. 内吸杀菌剂的效果和三嗪苯腈咪唑的特性	(274)
31. 杀真菌抗生素的展望	(283)
32. 温带蔬菜作物种子带菌的防治	(297)
33. 柑桔两种类菌原体病害：青果病和顽固病的防治	(312)
34. 杀菌的伞	(320)

I 分类学:

1. 真菌分类学中应用的标准

达耶罗 R. (巴纳拉斯, 欣杜大学植物病理学系)

近代的真菌学分类方法经常地强调发育上标准的重要性, 并揭示个体的基因型基本性状的必要性, 对绝对寄生物和非专化腐生物二者, 要认识真菌生长于其上的基质种类, 和造成不同表现型的基因型所存在的居住条件。重点曾经放在对不同基质或居处带来影响较少的标准的研究。有效分类的定义必须考虑到标准尽可能具有的广泛性, 和测定每个标准可能予期的变异程度。对于腐生真菌, 尤其对实验室培养基上容易培养的真菌, 要让个体表现其基因型的其它性质, 并展示不同的形态标准, 或至少已知标准的不同程度, 细心地给标准下定义, 特别在关于测定变异的幅度方面。一个琼脂培养基, 不仅在化学组成上和大多数自然基质不同, 而且具有完全不同的物理性质。格罗夫指出, “碟体性” (Petri-patellism) 状态是 “一个真菌学家在室内琼脂斜面或培养碟上研究真菌的精神状态, 而不去同等地注意真菌在广阔无碍的室外天地中的作为”。近代的真菌学者认识到真菌在自然状态中表现的标准, 同在室内培养的发育中显示的标准结合起来的重要性。

标准是从真菌生活史的所有阶段中选择出来, 它们在分类定义中的价值, 依赖于它们的固定性和能用质的和量的名词来描述的正确性, 还依赖于所进行观察的条件的某些量

度。不同工作者时常提出各种不同的标准。

形态的性状

真菌分类的定义决定于它们形态性状总和的测定和对于选作定义用标准的不同水平的认识。在同一水平的分类中，所有标准不具同等价值，产孢结构及其通过的发育阶段及所携带的孢子，比产生它们的菌丝体的许多性状较为固定。为了分类学的目的，形态标准必需的重要条件可列如下：

1. 标准应能体现足够程度的差异以允许有效地分类群。
2. 在一个标准内的变异幅度应该是已知的。
3. 每个标准在一定限度内应该可能正确地观察到。
4. 用以区分较高类群的标准，应具很大量度的固定性。

真菌的菌体显示着量度上和发育上的很大差异性，从单细胞通过分枝细胞直至广大的菌丝体系，含有复杂的分枝菌丝往往以各种方式集结成厚实的产孢结构。由于复杂性，除某些个体外，例如壶菌目，单毛菌目，芽枝霉目的成员，较简单的子囊菌纲和一些担子菌纲，不可能获得菌体的性状。菌丝体资料，菌丝体颜色，任何色素的变化以及菌丝性状的记录需要十分仔细，不仅关系到它的正确分类地位，而且关系到这些资料转化的正确程度。产孢结构的形态学提供了为从事分类所强调的大部标准，积累产孢成员在它们生长发育各方面的资料就成为了真菌分类的一个新的前景。

在藻状菌纲中，对菌丝体、孢子囊、孢囊梗和休眠孢子（卵孢子和接合孢子）发育的研究已经进行了很多年，从而，这类中的大部个体均能培养，这些研究导致了对生命循

环研究的正常结果。形态特性还作为种的概念的基础和限制的主要标准。分类学者利用的主要标准已经了解多年，并且不时接受批评修订，但是，对于某些其他类群的真菌却不如如此，特别在较高级的类群，象子囊菌纲、担子菌纲和不完全菌的区分成属或较高类别，在完全地接受成功的分类系统之前，仍然有待于测定有关它们产孢结构的发育的新资料，即使种的识别界限常常存在疑问，尤其在带有广泛基质关系的个体如此。

寄主专化

真菌对寄主关系的专化性问题不能认为和其他分类标准完全分开，寄生性真菌受基质限制，它们只在一定的寄主植物或动物上出现，这表明了寄主分类和寄主的寄生物分类之间具有某些关系。真菌对于寄主的适应性差别很大，似乎任何固定的规则只能应用于特定类型的真菌，用于锈菌的规则不能同样适用于其近缘的黑粉菌，更不适用于不完全菌或白粉菌与霜霉菌。所有分类学者都认识寄生性真菌中的寄主专化性，但是许多研究没有完成，如邱普对尾孢霉属所供认的那样。布里尔利指出：如果人们只有灰葡萄孢 (*Botrytis cinerea*) 5或6小种的分离物，它们差别如是之大，将称它们为种，但是，当比较成百个的小种时，显然所有这些分离物全只是灰葡萄孢的成员，史利德和亨逊对镰刀菌分类的研究就要确定变异的幅度，与此有关，而引起最常见的例子是禾谷类秆锈菌，由此可见，应用真菌的寄主专化性作为分类标准的最好指南，是取得自那些真菌学者的经验，他们在近二三年来从各项研究中获得的知识应用于分类，还要考虑到在

寄主和病原的遗传上的进展知识，并以植物分类学规定为根据进行尝试。

生理学性状

从对寄生性真菌的培养和遗传研究带来这样的观点，生理学特性比之形态学性状较具可塑性。这些研究往往证明，培养上、生理上和致病上的变异性十分显著，同通常用以描述种的形态性状中任何可以比较的变异性没有关联，对此可以提供许多能以佐证的例子。布里尔利和享逊与史密斯在灰葡萄孢中记录了培养性状巨大幅度的变异，史利德和享逊在对镰刀菌属的一个研究中，广泛地应用单孢子培养，并证明对Elegans组的各个种，培养性状的变异大大超过沃廉韦伯和享逊提出的限度，其结果，史利德和享逊合并了10种18变种12型为一个形态种尖孢镰刀菌 (*Fusarium oxysporum*)，又单独根据致病性将这个种再分为25专化型。在绝对寄生物中，例如锈菌、黑粉菌、白粉菌、霜霉菌；致病专化型显示达到了它的最大极限。在这些真菌中，一个形态种一般可再分为许多不同致病的实体，以适应它们对特定寄主植株的寄生性，但是，究竟对科、族或属适应的宽窄程度，则不同的真菌有所不同。许多近代真菌学家的实践表明，寄生物在它们的致病特性上变化极大，作为基础原则，寄生物在种的水平上，主要依据形态标准来区分，生理学性状，如致病性是代表不同的专化型的。在近20年中，关于水生真菌对营养要求的兴趣大有增加，坎汀诺曾指出，根据可肥资料，水节霉目在生理学上和水霉目是不同的，他认为水节霉类真菌由于它们缺乏在无机氮源上生长的能力所指出的，显然沿着完全

独立的途径演化，相比，水霉目具还原硫酸盐的能力。

卵孢纲一般在结构上表现同壶菌纲和接合菌纲二者的水平相似，但根据生理学，在其他方面和上列任何一纲都不相近。文献中列举了大量例子，以营养需要为基础，不仅在一个目的科中曾报导具很大的多样性，且在同一科中的不同属也如此。真菌在营养和代谢的差异如此之大，可见任何制订的固定规则只能适用于特殊的真菌类型，因此，可疑的是，能否建立一般适用于所有真菌的任何固定规则，而它将满足真菌生理学者和分类学者有关分类的要求。

细胞学和遗传学的性状

高等植物的近代分类学有力地依靠应用细胞学和遗传学的资料，细胞分类学被认为是一种专门的学问。如果细胞学按其广义来说是研究单一的细胞，显然，在真菌分类中，这是一个最新的重要领域。孢子形态是最高级的一个性状，最近还考虑到细胞壁的着色和装饰，但这些性状在较常用字义上，难以认为是细胞学的，当设想细胞学较狭窄时，就是细胞器，原生质，大约还有细胞壁结构的特性，如是可见，这样的性状以往极少应用于真菌分类。在藻状菌纲中，细胞壁的构造和生物化学组成很久以来就是重要的分类标准，几丁质或纤维素的出现似乎是区分主要类群的性状，纤维素存在于卵菌纲和丝壶菌纲。

细胞壁的超微结构最近吸引了很大的兴趣，其结果应用于分类学很有希望，但是迄今研究过的真菌数目难于得出普遍的分类学结论，对一些其他超微结构的应用也是同样。

减数分裂的知识虽然有一定限制，但仍提供着很大分类

学重要性的一些性状，虽然对核的特性未给以重要意义，但对核的布置则情况很不相同，某些一般性状有助于主要分类，担子菌纲是以占优势的双核阶段为特征，子囊菌纲的双核期较为局限，大多数藻状菌纲被认为是多核和单倍体，但近年研究指出，卵菌纲的生长阶段是双核期。在真菌中，由于它们的单倍二倍体的性质，芽枝霉目长久以来是很特别的。很有可能的是，对藻状菌纲各类群进一步的细胞学研究，将把它们从彼此之间和从其他主要真菌类群分开。

核的其他一些性状似乎是主要类群的特征，如核帽可见于芽枝霉目，而单毛菌目具有相似的帽，但较扩散地围绕着核排列。

在每个菌丝细胞尤其是孢子中，核仁的数目提供了在较高级真菌中良好的确定分类价值的性状，除了上述已知模式外，很难发现任何其他具有特列的分类上用处，虽然，它可能导致对一定安排的进一步支持。

细胞学作用的有限用途，是和性状遗传在分类学的较少利用相类似的。早在半个世纪以前就知道，寄主植株中的孟德尔基因控制着寄主对寄生物的反应。约翰逊和牛顿论证，小麦杆锈菌的遗传因子按照孟德尔定律控制致病性，是早期证明寄生真菌的致病性由基因控制的一例。目前在亚麻锈菌和它的寄主，禾谷类黑粉菌，苹果黑星菌，大麦白粉菌和玉米锈菌，由某些相似的基因控制寄主—寄生物的关系已获得证明。

研究真菌的遗传当然是一个良好发展的领域，而且有些真菌是经典的遗传学材料：脉孢菌属 (*Neurospora*) 是卓越的，但异水霉属 (*Allomyces*)，酵母属 (*Saccharomyces*)，

裂褶菌属 (*Schizophyllum*)，鬼伞属 (*Coprinus*) 和其它等也很重要。稍为说得过份一些，染色体数目在真菌学分类中尚不重要，少数例外之一是异水霉属，从已发表的资料可知，异水霉的种可有高的染色体数，大部份的子囊菌纲和担子菌纲具低染色体数， $n = 4$ ，但多数的种有小染色体集结起来的趋向，所发表计算的染色体数是可疑的。对于真菌，尽管有丝分裂的性质曾经花费很大气力弄清了，而减数分裂的特点却还是有争论。在种的水平，杂种的形成和研究曾经是遗传对高等植物分类贡献的重要部份，在真菌中这样的研究是极少的，一个十分明显的例子是埃默森和威尔逊引用过的 *Allomyces arbuscula* $\times$ *A. macrogynus* 之间的杂种。

近来若干工作者曾考察了相容性的模式，其中有些人建议较为精炼的述语。从分类学的观点，在异宗配合和同宗配合的种之间的区分界限似乎仍然可以应用，所有主要类群的真菌都是同宗配合，尽管细胞学和遗传学的背景可能常不相似，它仍具有分类学性状的价值。异宗配合进一步提供了应用于真菌分类的可能性，藻状菌纲，子囊菌纲和锈菌目有一个位点，双极型的异宗配合现象，担子菌纲其余的类群可能相似，但较常见的是两位点，四极的异宗配合体系，体系的型似乎是一个稳定的种的性状。当前考虑的主要涉及在分类上曾经证明显著的那些细胞学和遗传学结果，还可能包括其他要点，但是大多数只具有限的显著性。

血清学性状

这在人类和动物的微生物侵染和中毒的研究中有许多有

益用处。血清学测定在微生物的鉴定与分类中起着重要作用，它的价值已在细菌学，病毒学和原生动物学中得到了承认。近年来真菌学的迅速发展已经证明，在其它方法之外，血清学步骤日益被真菌学家重视，有助于真菌的分类、识别和鉴定，通过凝集和补体固定反应的方法曾使血清学技术用于区别工业上重要的酵母。下面的报告是一个抗血清对 *Mucor racemosus* 的免疫反应，布莱克斯利等试图用血清学区分 *Mucor v.* 的有性阶段，相似于 *M. hiemalis* 的一个型。在这篇短文中，不可能讨论真菌血清学的无数成就，这些已由世界各地广大的研究者在新方法和其它应用中所描述。

生物化学性状

在早期对酵母的许多分类研究中应用的营养试验主要是半厌气“发酵”，每次用八种糖。后来，渐多的分类学家描述了酵母对这些基质的反应，这些实验的用意在于明确究竟每种酵母是否能利用单一的有机物，由外来供给的主要碳源。大多数供试的基质对生长具有能源和碳源两种作用，迄今完成的工作不足以确定在特殊种类间这种差别的广度和精确性。在试验之间较可取的想法是通过所测定基质分解代谢的词汇来解释，这样的想法必需用多种酵母和多种基质进一步考察。为了向着了解营养试验的生化基础和种类间的生化差异，及对酶的研究等获得某些进展，必须应用酵母的选择性株系，它能够提供一般规则和其特性的情况。

数值的分类

近年来，数值的分类学开始代替传统的分类学，作为微

生物分类的一个手段。数值分类学使用高度标准化方法以明确一群被分类生物尽可能多的样本的许多表现型性状，数值分类学实际是计算机时代的一个创造，没有计算机它将确是一种困难的科学。生物之间的相关性程度是由不同生物间相似性的数目来确定的，由于某些性状的高度变异性引起不可避免的复杂性，而且即使在这个体系中，因为对所用某些性状的判断和怎样去量度不同的性状使前景更为复杂。因此，不可能完全摆脱数值分类学的直观方面，但是从此更多的性状能在这个体系中考察而胜过传统的分类学，同时可见，数值分类学比传统分类学能获得较好的近似相关性的成就。一旦选用的性状被确定和列表，由计算机译成电码进行数值分析，如果决定为十或一，它们被给以电码字母（例如A、B），但如在十和一之间出现，就用另外的符号（如C、D、E），研究者随着他自己对生物学或分类学证据的判断可以不同地衡量不同的性状，一旦建立了性状分析的程序，对全部类群的生物的每个性状就能作比较。

列表显示那些生物的所有性状符合一致，那些的一个或二个性状有所不同等等，生物间的相似百分率（%S）计算出来，并对每个生物以%S值的匹配系数表示：

$$\%S = \frac{NSP}{NSP + Nd} \times 100$$

$$\%S = \frac{NSP + NSn}{NSP + NSn + Nd} \times 100$$

这里，NSP = 相似的正匹配物的数目（就是两个正的），NSn = 相似的负匹配物的数目（就是两个负数），Nd = 不相

似匹配物的数目（就是一个正的，一个负的）。

然后，这个 %S 值可用各种方法排列以表示供试生物之间的相关性程度，通过制造表格、图解、树形图以代表其关系。应该注意，在微生物间，这样的分类通常只能有效利用来自近代生物的资料，化石提供一个独特的方法以验证从近代生物严格推断的关系。

数值分类学的有用性仍然是一个有争论的课题，主要的问题是：究竟在分类中通过数值方法获得的精确程度，是否足以证明为计算机所化费的搜集、称重和准备资料的时间是值得的。

结论

一个生物可能有許多特征应在它的分类方案中反映出来，这样的结论并不意味着在近来才有的，这个问题曾由许多著名分类学家考虑过，并提出了各种解决的办法。西菲利的有名的一个建议认为种必须根据若干不同基础形态学、生物学、培养性状等来作定义，并按照这些类别标明，随着双名指出种所在类别的缩写。这个建议，虽然难于实际应用，值得用以认识一个生物特征的分歧性，这在它的分类上应该考虑到的。目前，作为研究真菌个体发育和产孢结构的解剖学和发育的结果，个体所属的主要纲可定下来。曾经发表了一些科和属的专题论述，但是，体现新观点的完整的分类学工作只是缓慢地开始，电子显微镜的应用，在今后若干年内很可能改变这个前景。随着知识的前沿继续扩大，生命物体的分类学不会保持静止，但是在它的觉醒中，由于扩展的非常迅速也带来了问题，因为有关个体的许多新知识，只当其数

量在一个可靠的坚实基础能够普遍化，才具真正的价值。

(何家泌译)

2. 粘菌分类学的新趋势

卡尔 A.K. (大吉岭国立大吉岭学院植物系)

直至今今天，粘菌纲的分类学是在不稳定状态中，并不能完善地描述，在未进入讨论粘菌纲分类学近年的趋向之前，有必要对某些有关方面作一个迅速回顾。

粘菌纲或真正的粘菌，如其命名，是一种类似真菌生物的独特类群，它表现动物和植物二者的特征。它们体细胞期的多核原生质块没有细胞壁，显示爬行运动，叫做原质团，确定为类-动物，它的结构和生理学相似于一个巨型阿米巴，但是它们的繁殖进程则是类-植物，产生的孢子带有明确的细胞壁。

T. 潘斯科于1654首先发现粘菌，但在1729由米歇里加以详细描述，并于1829由E. M. 弗利斯第一次承认作为自然的类群。后来，在1833年华莱罗斯和琳克各自独立地对这群微生物引用粘菌纲这个名词。德·巴利叫它作菌动物 (Mycetozoa) 或真菌动物，他根据其生命循环特别是产孢时期的观察，发表了对粘菌纲的研究，自弗利斯以后最重要的分类学进展是体现在波兰的罗斯塔菲斯基的专著中，此后还出现某些非常突出的专著和描述。麦克布赖得分配了粘菌全部的内生孢子的种归入四个目 (绒孢菌目、发网菌目、无丝菌目和团毛菌目)。他的探索为许多真菌学家所同意，但是