

黑粉菌生物学 及其防治

G. W. 費歇 C. S. 何頓 著

科学出版社

黑粉菌生物学及其防治

G. W. 費歇 C. S. 何頓 著

刘錫璣 郑儒永 赵繼鼎 孔显良 周慧玲 譯
余永年 陈庆涛 田素敏 李逢英

魏 景 超 校

科学出版社

1963

G. W. FISCHER AND C. S. HOLTON
BIOLOGY AND CONTROL OF THE SMUT FUNGI

The Ronald Press Company
New York, U. S. A.

內 容 簡 介

黑粉病是最早为人们所注意而载入史册的植物病害之一，常与锈病相提并论，且被认为是农业生产中严重的自然灾害。通过小麦腥黑穗病的研究，早期的学者确立了“微生物病原学说”，使植物病害的科学研究获得了可靠的基础。在有性生殖和遗传与变异方面，黑粉菌都具有独特的现象和本质。对它们的研究大大地丰富和提高了人们在这些问题上的知识和理解。在植物病害的防治上，黑粉病是表明防除方法与病原菌侵染方式之间的密切关系的典型范例。

作者们研究黑粉菌将近 30 年并积累了大量的资料，他们将此书（黑粉菌生物学及其防治）分为历史，经济重要性；系统发育，形态与分类，生活史；症状及对寄主的副作用；寄生性，病菌的生理分化及寄主的品种反应；病菌对人畜的影响包括毒害和利用；研究法及防除等方面加以阐明。本书可作为一般农业工作人员，农学院植保系与综合大学生物系的师生的参考之用。

黑粉菌生物学及其防治

G. W. 費歇 C. S. 何頓 著

刘錫璉 等 譯

魏景超 校

*

科学出版社出版（北京朝阳门大街 117 号）

北京市书刊出版业营业许可證出字第 061 号

中国科学院印刷厂印刷 新华书店总经售

*

1963 年 6 月第一版

1963 年 6 月第一次印刷

(京) 0001—2, 100

书号：2729 字数：622,000

开本：787×1092 1/18

印张：25 4/9 插页：43

定价：6.50 元

目 录

第一章 形态学、分类学和症状学

黑粉菌的一般形态学·····	(1)
黑粉菌的孢子是厚垣孢子抑或是冬孢子? ·····	(2)
萌发冬孢子的形态学·····	(3)
黑粉菌的分科·····	(4)
黑粉菌的属和种·····	(5)
黑粉菌目分属的检索表·····	(6)
属的简介·····	(8)
根据寄主植物的科把黑粉菌目的菌进行登记·····	(15)
黑粉菌种在寄主植物的科中分布的分析·····	(60)
症状学·····	(61)

第二章 历史和經濟上的重要性

历史的回顾·····	(75)
經濟重要性·····	(83)
小麦腥黑穗病引致的损失·····	(84)
燕麦黑穗病引致的损失·····	(92)
高粱和玉米黑粉病引致的损失·····	(94)
稗黑粉病引致的损失·····	(94)
洋葱黑粉病和荷兰石竹黑粉病引致的损失·····	(94)
禾本科杂草黑粉病引致的损失·····	(95)
甘蔗黑粉病引致的损失·····	(95)
黑粉病引致损失的估计方法·····	(96)

第三章 命名法及演化

黑粉菌的命名法·····	(99)
演化·····	(100)

第四章 在寄主上产生的副作用

形态的变化——花和花序·····	(104)
誘发雌雄同体·····	(104)
誘发花柱异长·····	(106)
誘发开裂·····	(107)

退化子房的誘发发育	(107)
誘发增大	(107)
誘发变叶病	(107)
由于黑粉菌誘发花变异而成立的寄主的“新”种和“新”变种	(108)
禾谷类作物和禾本科杂草上花序的改变	(109)
形态的变异——营养結構	(112)
誘发矮化	(112)
誘发分蘖	(114)
减低根部发育	(116)
幼苗畸形和叶斑	(117)
潛伏侵染的作用	(118)
誘发寄主生理的改变——对其他病害抗病的作用	(119)
增加对誘病的感病性	(119)
增加苗期立枯病和根腐病的感病性	(121)
减低对白粉病的感病性	(122)
增加对冻害的感受性	(122)
寄主汁液浓度的改变	(123)
第五章 生活史和寄生性	
侵染方式	(130)
种苗侵染	(131)
胚侵染	(135)
嫩茎侵染	(137)
局部侵染	(139)
菌絲体的发育和孢子的形成	(141)
孢子萌发和影响萌发的因素	(144)
年龄与寿命	(144)
氧的影响	(146)
光	(146)
培养基酸碱度的影响	(146)
温度	(147)
孢子通过动物的消化道	(147)
萌发的刺激剂	(148)
孢子传播	(149)
异宗配合和性的表现	(150)
黑粉菌中性的概念	(150)
两极性对多极性	(153)
不育的因素	(154)

异宗配合与致病力的关系·····	(155)
影响侵染的因素·····	(157)
土壤温度、湿度和酸度·····	(158)
影响胚侵染的大气湿度和其他因素·····	(160)
寄主的伤害,破损,·····等·····	(160)
孢荷和接种体的密度·····	(161)
肥料和营养·····	(163)
影响侵染的其他因子·····	(164)
黑粉菌与其他生物的寄生和竞争的联合·····	(166)
食黑粉菌的昆虫·····	(166)
寄生在黑粉菌上的真菌·····	(167)
细菌的抗生作用·····	(167)
黑粉菌与麦角菌的竞争联合·····	(168)
黑粉菌与线虫的联合·····	(169)
不同的黑粉菌在同一寄主植株上的竞争联合·····	(169)
第六章 在人工培养基上的生长	
营养的要求·····	(193)
碳源·····	(193)
氮源·····	(194)
矿物盐·····	(195)
维生素和生长素·····	(195)
液体培养基对固体培养基·····	(197)
培养黑粉菌的综合营养培养基·····	(197)
黑粉菌的培养特征及其影响因素·····	(198)
单元-致死因子缺陷型·····	(200)
其他伴性遗传的培养特征·····	(202)
培养基的反应·····	(202)
在培养基中生活史的完成·····	(203)
黑粉菌在培养中的其他特点·····	(204)
第七章 细胞学	
三个主要细胞核阶段——它们的起始和持续期·····	(211)
双倍期的起始和持续·····	(211)
单元期的起始和持续·····	(212)
双核期的起始和持续·····	(215)
各个黑粉菌种的核周史·····	(218)
<i>Tilletia</i> spp.	(218)
<i>Urocystis</i> spp.	(221)

<i>Tubercinia</i> spp.	(224)
<i>Doassansia</i> spp.	(224)
<i>Entyloma</i> spp.	(226)
<i>Ustilago</i> spp.	(228)
<i>Ustilago</i> spp. (孢子形成).....	(228)
<i>Ustilago</i> spp. (先菌絲发育).....	(231)
核現象与种的划分的关系.....	(233)
鎖状連合.....	(235)
染色体.....	(237)
第八章 杂交,变异和遗传	
杂交.....	(253)
概念.....	(253)
种間的杂种.....	(253)
形态特征的遗传.....	(254)
罹病寄主总体症状的遗传.....	(259)
培养特征的遗传.....	(261)
致病力的遗传.....	(262)
突变.....	(264)
培养突变型.....	(264)
“延迟分离”.....	(265)
白化突变体.....	(266)
致病力的突变.....	(267)
第九章 生理专化	
定义和名詞.....	(285)
致病性的专化性.....	(286)
小麦上的腥黑穗菌.....	(286)
燕麦上的 <i>Ustilago</i> spp.	(290)
小麦和大麦上的 <i>Ustilago</i> spp.	(293)
其他黑粉菌种	(295)
培养性状的专化.....	(296)
黑粉菌型.....	(296)
腥黑穗菌型.....	(297)
其他专化性的标准.....	(298)
寄主的症状.....	(298)
局部黑穗.....	(298)
孢子的形态.....	(299)

孢子的色泽·····	(299)
其他特征·····	(299)

第十章 寄主品种的反应及其对黑粉菌抗病性的遗传

早期的观察与发展·····	(302)
抗黑粉病的本质·····	(302)
对小麦腥黑穗病的抗病性·····	(305)
抗腥黑穗病品种的培育·····	(305)
小麦的种与品种的反应·····	(305)
抗病因子的遗传性·····	(306)
对小麦散黑穗病的抗病性·····	(311)
小麦的种与品种的反应·····	(311)
散黑穗病抗病因子的遗传性·····	(312)
对小麦稈黑粉病的抗病性·····	(313)
对燕麦黑穗病的抗病性·····	(314)
燕麦的种与品种的反应·····	(314)
燕麦黑穗病抗病因子的遗传性·····	(315)
对大麦黑穗病的抗病性·····	(317)
大麦的种与品种的反应·····	(317)
大麦黑粉病抗病因子的遗传性·····	(319)
对于其他黑粉病的抗病性·····	(320)
对玉米黑粉病的抗病性·····	(320)
对高粱黑穗病的抗病性·····	(320)
对洋葱黑粉病的抗病性·····	(321)
对黑麦稈黑粉病的抗病性·····	(321)
对禾本科杂草黑粉病的抗病性·····	(321)

第十一章 对于人类和动物的影响

黑粉菌所引起的人类疾病·····	(324)
呼吸过敏症·····	(324)
其他人类疾病·····	(326)
黑粉菌对动物的毒性问题·····	(327)
毒性作用的证据·····	(327)
黑粉菌对动物不发生毒害的证据·····	(331)
黑粉菌用作人类食物及其他用途·····	(335)

第十二章 方法与技术

孢子萌发·····	(338)
-----------	---------

分离.....	(339)
接种.....	(340)
种苗侵染黑粉菌的接种法.....	(340)
种胚侵染的黑粉菌的接种法.....	(342)
局部侵染黑粉菌的接种法.....	(343)
嫩枝侵染黑粉菌的接种法.....	(344)
污染程度的检定.....	(344)
孢子形成前的侵染检定.....	(345)
杀菌剂的試驗方法.....	(346)
大田的药剂試驗.....	(347)
实验室的药剂試驗.....	(347)
研究生理小种的方法.....	(349)
用培养特性区别生理小种.....	(349)
以寄主品种的反应区分生理小种.....	(350)
测定黑粉菌百分率的方法.....	(353)
测定性亲和力因素的方法.....	(353)
小孢子的融合.....	(353)
致病力試驗.....	(354)
细胞学的方法.....	(355)
其他各种方法及技术.....	(357)
第十三章 防治措施	
防治黑粉病的种子处理发展中的里程碑.....	(361)
銅化合物.....	(363)
福尔馬林.....	(364)
有机汞的化合物.....	(365)
多氯苯.....	(366)
溫湯浸种处理.....	(368)
防治散黑穗病的种子化学处理.....	(370)
杂类化合物和制剂.....	(370)
用杀菌剂防治在土壤中习居的黑粉病.....	(371)
其他的防治措施.....	(372)
整地.....	(373)
控制播种期.....	(373)
拔除病株和植株的有病部分.....	(374)
杀菌剂防治黑粉病的机制.....	(374)
种子处理在防治黑粉病外的其他作用.....	(376)

杂項.....	(377)
处理药物的粘着性.....	(377)
杀菌剂的活动和环境.....	(377)
处理的要求以污染程度为依据.....	(377)
处理药物的毒性所致的危险.....	(377)
种子处理的总效果.....	(378)
种子处理的器械.....	(378)
参考文献.....	(383)
内容索引.....	(517)
学名索引.....	(529)

第一章 形态学、分类学和症状学

分类学在理想上是以形态为根据的，所以把黑粉菌的形态学和分类学放在一起讨论似乎是合理的。本章中所讨论的形态学，首先是黑粉菌本身的一般形态学，其次是它们对寄主的主要影响，即“症状学”。

黑粉菌的一般形态学 在形态上黑粉菌形成一个比较简单的类群。菌体的两个基本部分是营养菌丝体和生殖器官，即孢子和其萌发后的产物。菌丝体是寄生的，并且一般生长在寄主植物细胞间。在很多的情况下，在孢子形成以前，它的存在的迹象很不明显。在其他的一些情况下，黑粉菌菌丝体的存在能引起寄主细胞增生或过度生长，形成菌瘿或菌瘤。在一些黑粉菌种中，菌丝体或多或少是系统性侵染的，而在其他的一些种中，菌丝体局部发生于寄主的各个部分，甚至于只限于一定的器官里，而不能在同一植株的其他部分或器官上生存下去。根据记载，有许多这样的情况，倘若寄主是多年生的，菌丝体也便是多年生的，由此它们可以和寄主植物共存亡，每一生长季节产生一次孢子。

到目前为止，几乎在所有研究过的事例中，寄主体内的寄生菌丝体总是双核的。菌丝体常常繁茂分枝，并且许多例证示知细胞间的菌丝体在寄主细胞内形成吸器。象锈菌和白粉菌一样，这些特殊、裂瓣状的构造是有吸收能力的，而且是这些寄生物从寄主体内取得养料的器官。可是，也有许多种的黑粉菌，尽管经过广泛的研究，仍然找不到它们的吸器，在这些情况下，显然寄生物能通过寄主细胞壁直接吸取它们所需要的养分。

除非寄生关系太不协调，否则这种菌迟早总会在寄主体内形成孢子（见第四章“潜伏侵染”）。经过多年以来的发展，由不同菌种所产生孢子堆的部位、孢子堆的多样性和孢子的结构，连同萌发方式一起是黑粉菌分类的根据。一般黑粉菌最显著的部分是它的孢子团或称孢子堆，在某些黑粉菌，特别是禾谷类作物黑粉菌中的孢子堆早就引起人们广泛的注意，在关系到经济作物时，还常常对它加以咒骂。

许多黑粉菌虽然在大的形态上和表面上有某些共同的外貌，但在微观的形态上，如孢子的色泽、大小、结构和花纹等显示出有相当多的差别。某些黑粉菌孢子直径小至 3.5 微米（例如：*Ustilago minima* 和 *U. trebouxii*），而另一些种的孢子直径却大至 50 微米（*Tilletia paradoxa*）。在许多黑粉菌种中，孢子显然是十分光滑的，但在许

多情况下孢子表面具有各种各样的花纹(小刺状的,微疣的,痘痕的,网状的,瘤状的等)。在目前认可的 33 个黑粉菌属的 13 个属中孢子是单生的,但在其余 20 个属中这些孢子由两个至多数連結羣生。在几个至許多孢子成为一个有組織的羣体时一般或多或少地呈球形或卵圆形,通常称做“孢子球”。在某些属中(例如, *Thecaphora*, *Sorosporium*, *Tolyposporium*, *Glomosporium*),它们的孢子球全部是由孢子組成;在其他的属中,有各种不育的成分存在。在某些属里这些不育成分圍繞着孢子球組成一个不育細胞外层(如 *Urocystis* 及 *Doassansia*),而在其他属中,在孢子球內形成一个由不育細胞或假薄壁組織所組成的中柱(如在 *Testicularia* 和 *Burrillia* 中)。

在几个属里,例如在 *Schizonella*, *Mycosyrinx* 和 *Schroeteria* 中孢子成对着生,而在另一些属里, *Sphacelotheca* 和 *Cintractia* 所代表的,是孢子圍繞中軸向基部发展。在某些,如 *Ustilago*, *Tilletia*, *Urocystis* 和其他許多属里,除孢子堆起初可以为表皮或寄主組織复盖外,孢子堆是外露的。可是另外的属,如在 *Sphacelotheca*, *Sorosporium*, *Zundelula*, *Dermatosorus* 和 *Planetella* 中,孢子堆面上常生一个真菌組織的包被。

黑粉菌的孢子是厚垣孢子抑或是冬孢子? 黑粉菌的主要繁殖器官,即其特有的孢子,曾經有过各种名称。Prévost (1807)¹⁾ 認識到 *Tilletia caries* 的孢子是一个生殖器官,并把它們称为芽孢。De Bary (1887)把它們与壶菌和其他真菌中类似的孢子一并称做“休眠孢子”,因为大家知道在某些情况下,休眠期是孢子萌发的先决条件。許多黑粉菌的学者对这些黑粉菌孢子长期使用“厚垣孢子”这一名称。这个名詞的用法何时开始不明,但已經是根深蒂固了。McAlpine (1910) 同意 Brefeld 对黑粉菌孢子应用这个名詞。其他早期的学者,如 Plowright (1889) 和 Norton (1896) 則借用用于锈菌中的“冬孢子”(“teleutospore” 現为 teliospore) 这一名詞。

如果承認习惯可以决定用法的話,由此,繼續使用几乎举世皆知的厚垣孢子这一名詞来称黑粉菌的孢子是比較方便的。但事实上黑粉菌的孢子不是厚垣孢子,因此使用这一名詞根本是錯誤的。或許把黑粉菌孢子称作厚垣孢子的这样命名在起源上是由于好久以前許多学者观察到某些黑粉菌的孢子是菌絲間生成的,而这种发生的方式在真正的厚垣孢子中是很普通的。但是两者相似之处仅及于此。真正的厚垣孢子是无性的孢子并同无性孢子一样萌发。黑粉菌的孢子起初是双核的,后来成为单核和二倍体的,并在它們萌发时,二倍体的核发生一次減数分裂。更有进者,在一些黑粉菌的种中,孢子不是間生的而是頂生的。除了在一些有时在培养基上形成真正无性厚垣孢子的情况外, Fleroff (1926) 反对对黑粉菌的孢子应用厚垣孢子这一名

1) 参考文献在 383—516 頁內。

称。在它们的形成方式上,在它们生活史中的功能上,及其萌发等上黑粉菌的孢子与锈菌的冬孢子是相似的。一些近代的真菌学家承认了这一事实,并把黑粉菌的孢子称做冬孢子(Savile, 1946 和其后的文献; Bessey, 1950; Alexopoulos, 1952)。Alexopoulos (见引用文献)和凌立(1953 a)认为采用老的“冬孢子, teleutospore”较用“teliospore”为佳,但大多数现代的用法,即在锈菌中的用法,都同意 Arthur (1905)所推荐的采用后—“冬孢子 teliospore”这一名称。就黑粉菌孢子与锈菌冬孢子间的相似关系而言,把黑粉菌的孢子视作冬孢子并对黑粉菌采用这种名称看来是非常可取的。

萌发冬孢子的形态学 正在萌发的黑粉菌冬孢子伸出一个,或有时多个的芽管,它们的发展依黑粉菌种而异,在一些种中芽管直接长成菌丝体,侵入寄主或长在各种人工的基物上。可是,在大多数的情况下,芽管的发育是有限度的并产生小而无色易于脱落的孢子,一般把这些孢子称做小孢子。Tulasne (1847, 1854) 把这些特殊的芽管称为先菌丝,他也把这个名词用到产生同样器官的冬孢子的锈菌上。这个名词的含意表明它是菌丝体本质相同的先行体,这样,如将在第五章中所表白的,大约是正确的。

可是, Brefeld (1895a) 指出 Tulasne 从在水中萌发黑粉菌孢子状态受到了不正常的影响,在这种情况下,锈菌和黑粉菌之间的相似性要比黑粉菌孢子在营养基物上萌发时大得多。Brefeld (1883 和其后的文献)在许多黑粉菌种中曾观察过在营养液中孢子的萌发,并深信这些菌的萌发产物整个地来说是与锈菌的不同。他(1895a)认为黑粉菌特殊的产生孢子的芽管,即 Tulasne (见引用文献)曾经把它叫做先菌丝的,是一个与真正担子菌的担子多少相等的担子。具有顶生成簇小孢子的腥黑粉菌科(Tilletiaceae)的无隔先菌丝,他认为与单孢担子菌亚纲(Autobasidiomycetes)的担子相似,而黑粉菌科(Ustilaginaceae)的有隔先菌丝,他认为与原担子菌亚纲(Protobasidiomycetes)的担子相似。可是,他注意到这两大类(单孢担子菌亚纲和原担子菌亚纲)担子上产生的担孢子是有定数的,一般为4个,而在黑粉菌中,产生在先菌丝上的孢子数目不定且有变异。因此, Brefeld 作出黑粉菌科和腥黑粉菌科的先菌丝各为单孢担子菌亚纲和原担子菌亚纲担子的前身的结论。因而他建议对黑粉菌的这种原始担子叫半担子(hemibasidium)这个名称,并且提建议把这一类群的菌叫作半担子菌亚纲(Hemibasidii)。从“半担子”上产生的孢子, Brefeld 喜欢把它们叫做分生孢子,因为在很多的黑粉菌里,它们象酵母菌的分生孢子一样有“茁芽”或“芽殖”的能力。Tulasne (见引用文献)认为它们是锈菌和黑粉菌中所特有的一种孢子并把它称做“小孢子(sporidia)。” DeBary (1887) 把黑粉菌萌发的冬孢子的产物采取 Tulasne 的命名法叫做先菌丝和小孢子,此后,这些名词得到了极其普遍的使用。

象将在第六章較詳細闡述的一样,許多黑粉菌在人工培养基上,或在寄主上从菌絲体产生无数次的次生孢子,这些孢子曾經有小孢子,次生孢子(secondary sporidia),芽殖細胞(sprout cells),芽殖分生孢子(sprout conidia)和分生孢子(conidia)等各种不同的名称。这些孢子的本質及生成方式与其他真菌类羣的分生孢子在一个特点上不同:除极少例子外,这些孢子都是单核和单性的細胞。在适宜的条件下,它們进行交配而形成一个双核的菌絲或侵染絲,其作用在于侵入寄主并发展成为寄生性的菌絲体。在黑粉菌科(Ustilaginaceae)的許多种中这些孢子不过是产生它們的先菌絲細胞的单元体无性繁殖单系分株而已。因此,我們虽然同意 Brefeld 的推論,即把先菌絲的孢子及其培养后代視作为分生孢子,但我們觉得最好还是把它們叫做小孢子,一方面是承訖长久以来的沿用叫法,一方面也是由于这个叫法似乎没有什么根本性的錯誤。Brefeld 碰巧不同意 DeBary 认为黑粉菌中小孢子的配合是一个有性的表現,并且他认为这种动作較許多真菌的菌絲体中經常观察到的相应菌絲融合的动作沒有更大的意义(見第五章)。

黑粉菌的分科 根据以上初步描述的黑粉菌基本形态的变化,我們把黑粉菌分成科、属、种和变种。

Tulasne (1847) 把黑粉菌分成两个科: **黑粉菌科(Ustilaginaceae)** 和 **腥黑粉菌科(Tilletiaceae)**。在黑粉菌科中,区分的主要根据是具有側生或頂生小孢子的分隔的先菌絲,而在腥黑粉菌科中是仅具頂生小孢子的,不分隔的先菌絲。常用的进一步的区分是黑粉菌科中冬孢子是間生的,而在腥黑粉菌科中冬孢子是頂生的。虽然由于对构成 Tulasne 的分类基础的那些种或更多的种愈来愈多地被研究过了,知道繼續采用这一分类方法已經变得愈来愈不实用了,但这两个科还是較普通地被大家所承訖了。正如 Cunningham (1924) 所指出,一些黑粉菌从正在萌发的冬孢子上并不产生先菌絲而直接形成菌絲体。一般放置在腥黑粉菌科里的某些黑粉菌的先菌絲也有分隔,并具側生小孢子。間生和頂生冬孢子的形成在这两个科的某些种中都會观察到。与科的亲緣关系相当易于訖識相反,除开这些反常情况而外必須同时注意到黑粉菌的許多种显然一直沒有看到过它們孢子萌发的事实,并且这些种的亲緣关系至多只能在同属的其他种所了解的基础上通过形象相似而加以推断。虽然許多黑粉菌的冬孢子能迅速引致萌发,可是許多其他黑粉菌种的冬孢子却不能。最后如果反对繼續承訖两个科的尝试还需要更多的論据的話,用老标本进行工作的学者的苦恼必須加以考虑。在任何真菌的类羣里,反复研究老标本常常是必要的。假如任何分类单位的訖識都根据孢子萌发,那就会使有意义的研究遭受阻障。虽然某些黑粉菌的冬孢子能保持活力到 15 年或更久(見第五章),但可能絕大多數菌的冬孢子是不行

的。这样,研究那些孢子不再有活力的标本就常常是必需的了。Van Tieghem (1893), Tubuef (1897), Cunningham (1924)和其他学者都曾經建議黑粉菌中只成立一个科,即**黑粉菌科 (Ustilaginaceae)**,它可以包括原来的两个科。从实用和方便的意义出发,我們同意在**黑粉菌目 (Ustilaginales)**中只成立一个科。

黑粉菌的属和种 Bisby 和 Ainsworth (1943)曾經說過:“自然造种,人們造属。”我們相信自然界創造了个体,而人創造了种和属。这就是說,为了滿足把他們四周的自然事物分类的天賦要求,人們把这些非生物和生物(但主要是生物)加以分类,并且給予它們名称。在这些活动中,黑粉菌也有它們的一分,并且象对其他生物类羣一样,关于如何构成一个种,或是一个属,和什么标准采用来进行这种分类的問題上意見是很紛歧的。在許多情況下,在不同的地区同一个种由不同的工作者曾經分別地进行了描述,当然他們不知道彼此間存在着重复,結果造成了一些异名,这些异名要到以后才会发现,有时要經過很長的时间才会发觉。

有些真菌学家利用生物統計作为划分种的基础,結果在不实用的形态差异上建立了种。另外一些学者受到真实的和証实的,有时只是假定的寄主专化性的影响而建立真菌的种,这样在种和种之間的形态差別很少或通常是沒有可用的形态差別。在种的划分上,这些分歧的观点曾經造成种名的重复和甚至一个菌有很多的种名。这种情况無論如何也不是黑粉菌所特有的,正如 Bisby 和 Ainsworth (見引用文献)所說:“許多真菌学家感到真菌的分类需要更大的綜合而不是更多的解析;并且需要对旧的属和种充分研究;从而删去許多的属和种。”

Fischer 和 Shaw (1953) 最近重审了黑粉菌的分类情况,并提出了一个主要以形态为基础分种的概念,而寄主端化性則限于寄主科的水平上。这样,任何两个或更多在形态上和症状上相似、寄生在同一个寄主的科,相同的或不同的种和属的植物上的黑粉菌将被視為属于一个或相同的种。同样地,任何两种或多种在形态上或症状上相似,但寄生在不同寄主科的植物上的黑粉菌将被認為是不同的种。这种为許多人所贊許的提議的目的似乎在太保守的形态种的概念和过于松弛的生理概念間起了一个折衷的作用。和其他类羣的菌相比,黑粉菌具有着較少的,可以作为分类依据的形态特征,而絕對形态概念的采用将在不够充分的理由下使許多种合并起来。例如,倘使采用一个完全以形态作分种依据的概念,那么就必須認為洋葱黑粉菌, *Urocystis colchici* (*U. cepulae*) 和小麦稈黑粉菌, *U. agropyri* (*U. tritici*) 是一个相同的种。

在种的認識方面,由于人的因素¹⁾,我們或許永远不会有世界上究竟有多少个

1) 人为的因素未必总是可以克服的,因为种是人們判断的結果,实际情况必然是在种的鉴定、标准的限制、它們的应用等方面恐怕永远不会有完全一致的意見,甚至本书的作者在这个問題上也是不一致的。

黑粉菌种。Bisby 和 Ainsworth (見引用文献)在它們估計真菌数目时指出有 700 个“可以成立的”种(即以稳定形态为根据)。在本章稍后的地方在依寄主科別登記黑粉菌种时,列有 1,162 个种。它們是已經消除了那些被不同学者証实属于异名的种的遺存种。毫无疑问,更多同物异名的关系尙待发现。

关于黑粉菌的属,也多少有着同样的情况,只在程度上較輕。在不充分的基础上許多属被描述了,然而經不起時間和注意力的考驗。黑粉菌中被描述过的属在 60 个以上。Bisby 和 Ainsworth(見引用文献)指出 34 个是“可以成立的”属而 29 个属則是异名。紧接着下面有一个分属的检索表和属的簡介,有 33 个属被承認。我們觉得甚至还有一些属是相当靠不住的。例如, *Tolyposporium*, *Glomosporium* 和 *Thecaphora* 等似乎差別很小。关于这一点, Hisschorn (1939a) 认为 *Sphacelotheca* 和 *Ustilago* 也有相同的情况,并建議把它們合并。可是, *Sphacelotheca* 具有显明真菌組織的包被和圍繞中軸向基部形成孢子等特点,而在 *Ustilago* 中沒有,由此这两个属是有足够的区別的,事实上,这种区别比其他一些属的情况更充分一些。

黑粉菌目分属的检索表¹⁾

1. 孢子堆具异型孢子,即具有两种类型的孢子:单細胞的呈褐色或灰色,两个細胞的呈褐色……*Mundkurella*
1. 孢子堆不具异型的孢子……………2
2. 孢子至少在完全成熟前由 2 个至許多孢子聚集成羣或成“球”²⁾ (*Urocystis* 每一孢子球可能只有一个真正的孢子,但具几个不育的周緣細胞)……………3
- 2 孢子成熟时单生,或至少不聚集成羣……………22
3. 孢子成对(在 *Ustacystis* 中也有 3 或 4 个的孢子羣),一些成对的偶尔分离成单一的孢子,如果单生,則无顏色較淡的、不育細胞組成的外皮……………4
3. 孢子成球,通常由几个到多个孢子組成,如果单生,則有不育細胞組成的外皮……………7
4. 孢子大多成对,或是 3 或 4 个……………*Ustacystis*
4. 孢子仅成对(偶尔也分离单生)……………5
5. 孢子堆在叶上(莎草科, *Cyperaceae*)形成粘集的綫形的斑点……………*Schizonella*
5. 孢子堆不在叶里,成熟时呈粉状……………6
6. 孢子堆在膨大的花梗内部呈黑色……………*Mycosyrinx*
6. 孢子堆在子房里,毁坏个别的种子……………*Schroeteria*
7. 孢子球具有一个一般浅色不育細胞組成的外皮……………8

1) 在黑粉菌目,属的分类上在某些程度上习惯使用孢子萌发的特征。当这样的特征被认为是形态的話,他們仅仅在研究活的材料中才有价值,因而实际上肯定減少它們的效用。一些标本常常在几年后不再是有活力的,除了較少的例子外,他們在常需反复研究十五年以上的老标本的时候不能使用。因此,我們试图不考虑它們的孢子萌发特征作为一个“人为”的属的检索表,因而也不考虑它們科的亲緣关系。这种情况被认为是一个更加实际而完善的方法。

2) 这里“孢子球”这一名詞不能同 *Tilletia* 和禾谷类作物上的 *Sphacelotheca* 及 *Ustilago* 的某些种的孢子堆相混淆,因为这种孢子堆(被改变的子房)普通称做“黑粉菌孢子球”,可是在这种“球”中,孢子是单个的。

7. 孢子球没有这样的外皮·····	12
8. 孢子球包含在菌膜内许多囊状的小腔里·····	<i>Polysaccopsis</i>
8. 孢子球不包含在那样的小腔里·····	9
9. 外皮细胞比孢子小,每孢子球的孢子少于20个,一般较少,孢子球的直径在60微米以下,一般较小·····	<i>Urocystis</i>
9. 外皮细胞和孢子一样大,或较孢子为大,每孢子球内孢子在20个以上,一般较多,通常孢子球的直径在60微米以上·····	10
10. 孢子堆外具有一个较厚菌丝组织的包被·····	11
10. 孢子堆外没有那样的包被,孢子球埋藏在寄主组织里(一般在叶肉内)·····	<i>Doassansia</i>
11. 孢子由夹杂着的拟薄壁组织粘集在一起,外皮细胞的大小比孢子约大两倍·····	<i>Zundelula</i>
11. 孢子不以这种方式聚在一起,只疏松联结,外皮细胞约为孢子大小的一半·····	<i>Dermatosorus</i>
12. 孢子球着生在具有坚硬革质膜的球形菌膜或孢内·····	<i>Pericladium</i>
12. 孢子球不是这样着生的·····	13
13. 孢子球成熟时是坚固而“永久的,”即不易分散成单个的孢子·····	14
13. 孢子球多少易散开或易分离成单个的孢子,特别在完全成熟的时候为然·····	21
14. 孢子球由黄褐色真菌细胞的拟薄壁组织贯穿其中成紧密的网状团·····	<i>Narasimhania</i>
14. 孢子球不象上述那样·····	15
15. 孢子球含有一层或多层孢子中部由不育菌丝体团或薄壁组织细胞组成,或在少数情况下,它们与孢子混合组成·····	16
15. 孢子球完全由孢子组成,或者至多具有一个不显著、无色菌丝碎片的外层(如 <i>Tubercinia</i>)·····	18
16. 孢子球牢固地埋藏在寄主组织内,一般在叶内,孢子无色至黄色·····	17
16. 孢子球着生在较粘着的孢子堆内,初期为一包被复盖,孢子暗黑色,不透明·····	<i>Testicularia</i>
17. 孢子球为一单一的孢子外层和一个大的不育菌丝中心网组成·····	<i>Tracya</i>
17. 孢子球一般是由一个以上的孢子外层和一个薄壁组织细胞中心团组成·····	<i>Burrillia</i>
18. 孢子球联合牢固,但孢子易碎,因此,当分离时,孢子不规则地带有邻近孢子的碎片·····	19
18. 孢子球与上相反·····	20
19. 小孢子在无隔的先菌丝上顶生·····	<i>Glomosporium</i> ¹⁾
19. 小孢子在有隔的先菌丝上侧生·····	<i>Tolyposporium</i> ¹⁾
20. 孢子堆黑色或近黑色,常常粘着,孢子球为相当显著无色菌丝碎片薄层所包围·····	<i>Tubercinia</i> ¹⁾
20. 孢子堆一般呈浓淡不均的褐色,或者如为黑色,则不粘着;孢子球不被任何菌丝碎片层所包围·····	<i>Thecaphora</i> ¹⁾
21. 孢子具有很厚(3—10微米)、常呈轮纹薄片状的壁;孢子球较不一定,孢子堆多少粘着·····	<i>Tolyposporella</i>
21. 孢子具薄壁(0.5—3微米),不呈轮纹薄片状;孢子球常呈一定的球形;孢子堆通常呈粉状或粒状·····	<i>Sorosporium</i>
22. 孢子堆黑色,圆柱形,粘着的圆柱长8—12毫米,多少为极小鳞状薄片包围,整个从寄主(莎草科, <i>Cyperaceae</i>)叶面上产生·····	<i>Cintractiella</i>
22. 孢子堆不是上述的那样·····	23
23. 孢子堆在寄主[莎草科(<i>Cyperaceae</i>)和灯心草科(<i>Juncaceae</i>)]的根部内呈球形或指状膨大物·····	<i>Entorrhiza</i>
23. 孢子堆不是上述那样·····	24
24. 孢子堆埋藏在寄主的组织内,一般在叶、叶柄或偶尔在其他部分上稍呈显著的斑点·····	<i>Entyloma</i>
24. 孢子堆较显著,表面生·····	25
25. 孢子堆成熟时呈粉状或粒状·····	26

- 1) 不借助于萌发特征,区分 *Tolyposporium*, *Glomosporium*, *Tubercinia* 和 *Thecaphora* 是很困难的。它们之间形态上的差异太少。*Glomosporium* 和 *Tubercinia* 的萌发孢子产生顶生的小孢子的先菌丝。而在 *Thecaphora* 和 *Tolyposporium* 中萌发的冬孢子产生侧生小孢子的先菌丝。