

植物与寄生物关系 的生化问题

[英] J. 弗兰德 D.R. 恩雷尔福尔 主编

科学出版社

植物与寄生物关系的生化问题

[英] J. 弗兰德 ~~D. R.~~ 思雷尔福尔 主编

科学出版社

1981

内 容 简 介

本书包括植物-寄生物关系的生物化学方面的有关文章 15 篇, 代表植物病理学上分子生物学的最新成就. 每章附有参考文献, 书末附有索引. 本书可供高等院校生物科学有关专业和植物保护专业师生及生物科学研究机构工作者参考.

J. Friend and D. R. Threlfall (ed.)

BIOCHEMICAL ASPECTS OF PLANT-PARASITE RELATIONSHIPS

Academic press, 1976

植物与寄生物关系的生化问题

[英] J. 弗兰德 D. R. 恩雷尔福尔 主编

鲁素芸 张元恩 徐孝华 译
狄原渤 黄河 陈乃用 宋大康

林传光 陈延熙 校

责任编辑 黄宗甄

科学出版社出版

北京朝阳门内大街 137 号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1981 年 12 月第 一 版 开本: 787×1092 1/16

1981 年 12 月第一次印刷 印张: 15 1/4

印数: 0001—3,530 字数: 345,000

统一书号: 15031·1741

本社书号: 2378·13—10

定价: 2.35 元

中 译 本 说 明

生物化学是现代各学科分子生物学的先驱。国际植物生物化学学会早在 1975 年 4 月,就举行了植物-寄生物关系的生物学方面讨论会,说明植物病理学在这方面已具有其代表性。

我感到十分荣幸接受科学出版社组织翻译这个讨论会论文集的任务。在这一工作中,使我们可以及时而较全面地了解国际上业务的重大发展,而有助于提高这方面的业务水平。

参加翻译的同志有中国科学院微生物研究所的黄河、陈乃用、宋大康和北京农业大学的狄原渤、鲁素芸、张元恩、徐孝华。由于水平的限制,缺点和错误在所难免,希望广大读者予以指正。

林传光

1979 年 4 月

序

近年来在植物病理学的研究中,日益强调应用生物化学方法和技术,因此目前已有可能对于一些植物病理现象提出生物化学的解释。

植物化学学会于 1975 年 4 月在赫尔举行的关于植物-寄生物关系的生物化学问题的学术报告会的组织者们,企图显示最近研究工作中较接近于生物化学的一些研究,特别是涉及病原体侵袭植物的机理、病害症状的产生以及涉及植物对侵袭微生物抗性的机理。

这本论文集中包括有关真菌-植物相互关系的遗传学以及侵染和抗病性两者的结构性状的论文。包括这些论文的原因,是生物化学家在他们的研究中有忽视结构和遗传方面问题的倾向,而实际上常常是通过对植物-寄生物相互关系的结构和遗传基础的理解,才能作出合理的生物化学解释。

由于各种原因,这本论文集不能像植物化学学会以往各卷会刊那样及时出版,但是作者们在不得不延迟的期间中修订了他们的文稿。

J. Friend
D. R. Threlfall
1976 年 10 月

目 录

中译本说明	i
序	ii
1. 在真菌侵染前期对叶片表面的一些观察 T. F. Preece	1
1.1 引言	1
1.2 叶部侵染的前期	1
1.3 孢子到达叶面	2
1.4 孢子粘附在叶面上	3
1.5 侵入以前的外部生长	4
1.6 雨水冲洗叶面	5
1.7 叶面上的花粉与侵染	5
参考文献	6
2. 植物、菌核真菌和其他微生物在土壤中的相互作用 J. R. Coley-Smith	8
2.1 引言	8
2.2 真菌菌核的性质	8
2.3 寄主刺激菌核萌发	9
2.4 真菌菌核对土壤微生物区系的影响	13
参考文献	16
3. 关于一些遗传控制系在研究寄主与寄生物相互作用中的发展与应用 ...R. Johnson	17
3.1 引言	17
3.2 寄主系	17
3.2.1 近似等基因系	17
3.2.2 染色体代换系	22
3.2.3 遗传上相异的寄主系	23
3.3 病原体系	23
3.4 结论	26
参考文献	26
4. 活体营养真菌侵染的结构研究D. S. Ingram J. A. Sargent I. C. Tommerup	28
4.1 引言	28
4.2 莴苣盘梗霉 (<i>Bremia lactucae</i>) 对莴苣的侵染	29
4.2.1 侵入以前	29
4.2.2 侵入	37
4.2.3 细胞内的侵染结构	39
4.3 讨论	50
4.3.1 寄主代谢作用的改变	50
4.3.2 分子交换	51

4.3.3 不亲和性	52
参考文献	55
5. 病原体对植物细胞壁的水解作用 D. F. Bateman	57
5.1 引言	57
5.2 植物的细胞壁: 一种通行的概念	58
5.3 分裂细胞壁多糖的酶	60
5.3.1 果胶酶	60
5.3.2 半纤维素酶和纤维素酶	61
5.4 病原体对产生多糖酶的调节	61
5.5 细胞壁的酶降解作用	63
5.5.1 离体细胞壁的分解	63
5.5.2 受侵染组织中寄主细胞壁的分解	65
5.6 组织浸软作用的酶基础及其后果	67
5.7 结论	69
参考文献	71
6. 原生质体的被杀死 R. K. S. Wood	75
6.1 引言	75
6.2 细胞分离与原生质体死亡的关系	75
6.3 果胶酶对薄壁组织的作用	76
6.4 其他酶对薄壁组织的作用	76
6.5 质壁分离的影响	77
6.6 果胶酶以外的其他酶的作用	77
6.7 果胶酶以外的因素对原生质体的杀害作用	78
6.8 原生质体死亡的其他原因	78
6.9 原生质体死亡的后果	80
参考文献	82
7. 寄主和寄生菌相互作用的代谢中的激素问题 J. M. Daly H. W. Knoche	83
7.1 引言	83
7.2 激素与病程	84
7.3 在活体营养生物引起的病害中激素的变化	86
7.3.1 呼吸作用与寄主的生长	86
7.3.2 吲哚乙酸脱羧作用与抗病性	87
7.3.3 过氧化物酶的变化	87
7.3.4 同功酶 9 的性质	89
7.3.5 细胞激动素与运输作用	89
7.3.6 其他激素	90
7.4 目前展望	90
参考文献	92
8. 植物病原细菌和真菌的毒素 Gary A. Strobel	95
8.1 引言	95

8.2	长蠕孢苷	95
8.3	一些其他的寄主专化性毒素	99
8.3.1	维多利亚长蠕孢 (<i>H. victoriae</i>) 毒素和旋卷黑团孢 (<i>P. circinata</i>) 毒素	100
8.3.2	菊地链格孢 (<i>A. kikuchiana</i>) 毒素	101
8.3.3	玉米圆斑病炭色长蠕孢 (<i>H. carbonum</i>) 毒素	101
8.3.4	玉米小斑病长蠕孢 (<i>H. maydis</i>) 毒素	101
8.3.5	玉米叶点霉 (<i>P. maydis</i>) 毒素	102
8.3.6	链格孢交酯 (alternariolide)	103
8.4	匍柄霉素	103
8.5	毒性糖肽和多糖	103
8.6	壳梭孢素	105
8.7	一些氨基酸衍生的细菌毒素	106
8.7.1	烟草毒素	106
8.7.2	菜豆毒素	107
8.7.3	根瘤菌毒素	107
8.7.4	丁香霉素	107
8.8	非寄主专化性链格孢毒素	107
8.9	总结评论	108
	参考文献	109
9.	植物病害的结构抗病性..... D. J. Royle	112
9.1	引言	112
9.2	接种体的着落	113
9.3	病原体的侵入	117
9.3.1	直接侵入	117
9.3.2	通过自然孔口的侵入	123
9.4	定殖和孢子形成	128
9.5	结论	130
	参考文献	131
10.	植物中原有抗微生物物质及其在抗病性中的作用..... J. C. Overeem	134
10.1	引言	134
10.2	郁金香素和郁金香苷	135
10.3	蚕豆酮	136
10.4	酚类化合物	136
10.4.1	焦儿茶酚和原茶儿酚酸	136
10.4.2	根皮苷和根皮素	136
10.5	木材中的抗真菌的化合物	138
10.6	禾本科植物的抗真菌化合物	139
10.7	总结讨论	141
	参考文献	141
11.	关于植物保卫素研究的当前展望..... B. J. Deverall	143

11.1	定义和一般问题	143
11.2	高等植物中的植物保卫素	144
11.2.1	已定性的化合物	144
11.2.2	新合成或从前体释放	150
11.2.3	局限于植物的一些科	150
11.3	植物保卫素在过敏性和病斑限制上的作用	152
11.4	植物保卫素形成的诱发	153
	参考文献	154
12.	类萜植物保卫素 J. Kuć W. W. Currier M. J. Shih	157
12.1	引言	157
12.2	受侵染马铃薯中产生的类萜化合物	157
12.3	类萜化合物的代谢与抗病性的关系	159
12.4	日齐素生物合成引发物的性质	162
12.5	在受侵染的马铃薯切片中产生的类萜化合物的稳定性	164
12.6	结论	164
	参考文献	165
13.	异类黄酮植物保卫素 H. D. Vanetten S. G. Pueppke	166
13.1	引言	166
13.2	异类黄酮植物保卫素的类型和来源	166
13.3	异类黄酮的生物合成	170
13.3.1	C ₁₅ 骨架的形成	170
13.3.2	类黄酮和异类黄酮生物合成之间的分歧点	171
13.3.3	各种异类黄酮之间生物合成上的关系	172
13.3.4	异类黄酮的羟基化、甲基化和异戊烯化	174
13.3.5	在高等植物中异类黄酮的翻转	175
13.4	诱发作用	175
13.4.1	诱发物	176
13.4.2	植物保卫素积累的局部化	178
13.4.3	诱发作用的机理	178
13.5	生物作用谱	180
13.5.1	抗真菌活性	180
13.5.2	抗其他生物的活性	182
13.6	对真菌的细胞学上和生理学上的影响	182
13.7	抗菌作用的结构条件	185
13.8	异类黄酮植物保卫素的真菌代谢	187
13.8.1	植物保卫素真菌代谢产物的鉴定	188
13.8.2	酶学	190
13.8.3	代谢作用与忍耐性	191
13.8.4	在体内异类黄酮植物保卫素的真菌代谢	194
13.9	异类黄酮植物保卫素与发病机理	195
13.9.1	差别的合成	195

13.9.2 差别的敏感性	196
13.9.3 其他的考虑	196
13.10 结论	197
参考文献	198
14. 受侵染组织的木质化	J. Friend 203
14.1 引言	203
14.2 茄科植物对真菌性侵染的木质化反应	204
14.2.1 马铃薯块茎对晚疫病菌的反应	204
14.2.2 块茎对晚疫病菌反应的特异性	205
14.2.3 叶片中的木质化	206
14.3 类似木质素物质的性质	208
14.4 酚酸的不溶性酯	209
14.4.1 抗真菌作用的机理	209
14.4.2 在植物界中的存在	210
参考文献	211
15. 活体营养寄生物侵染的核酸代谢	J. A. Callow 212
15.1 引言	212
15.2 在非恶性增生的锈病和白粉病中的核酸合成	212
15.2.1 关于总 RNA 和 DNA 合成的早期研究	212
15.2.2 特异性 RNA 分子的合成	214
15.3 在黑粉病菌引起的恶性增生组织中的核酸合成	218
15.3.1 RNA 的合成	218
15.3.2 DNA 的合成与内多倍性	223
15.3.3 基因的扩增或基因的利用	225
15.4 核糖核酸酶与病害	227
15.5 核酸的转移及 RNA 在寄主-寄生物专化性中的可能作用	227
参考文献	229
索引	231

1. 在真菌侵染前期对叶片表面的一些观察

T. F. Preece

1.1 引言

关于寄主和寄生物相互作用的巧妙而详细的基本研究，或许会涉及寄主植物原生质膜损伤和核酸变化。对于植物病理工作者来说，有时是难于看出它们同植物病害防治之间的关系。我个人完全接受 Moore (1949) 提出的关于植物病理学的定义，他认为植物病理工作者的任务就是“影响耕作的常规”。耕作是在大田、果园、林带以及商品园地里进行的。尽管有些保护性耕作是在温室中，或者诸如蘑菇窖这样的特殊建筑物内进行，但它不能在实验室里面搞。在田间观察病株，特别是对病害侵入前期在田间进行镜检，是让我们想到我们学科的要点的一种方法。这样的话，我们才能够了解病害和采取防治措施以前，对病害知道得更多一些。

但是，这并不是说当前生理的和生化的植物病理学研究，对于将来的发展不重要。那当然是重要的，尤有进者，某些寄主-寄生物相互作用的模型目前正处在一个激动人心的发展时期，本书的其他论文会证明这种看法。

1.2 叶部侵染的前期

几乎所有当代植物病理学的基本工作，都是关于寄生物侵入寄主以后的事物。在此病害能发生至后期之前，侵入前期必须是成功的。较早期的植物病理工作者，如 Marshall Ward (Large, 1940) 曾清楚地理解并阐明这个事实，即真菌孢子在到达、粘附并在叶片外面生长期间对于环境条件的改变，特别是对杀菌剂的作用，是十分敏感的。到达叶表面的病原，真菌孢子是个活的有机体。在真菌的生活史中，这个阶段是最脆弱的，为生存而斗争。它最后必须与寄主细胞膜接触，才有可能获得一个比较适合的、安全的环境；换句话说寄主基因型-真菌基因型的相互作用才能表现。

有什么因素在侵入以前的微观事物中起作用呢？叶片表面的情况与真菌孢子在人工表面上的早期生长是否有差别呢？我们作为良好的植物病理实验工作者，采用清洁的真菌孢子悬浮液和在严密控制的环境中生长出来的叶子。但是田间农作物的叶片是暴露在大气中的，比我们想像中的简单模型要“脏”得多 (Preece, 1963)。田间侵染过程，特别是侵入前期，是复杂的并且是难于用实验方法进行研究的。但是我们是否看见树木而忽视了森林呢？这是极端的说法。然而，强调侵染前期的工作如能促进观察，继以试验还是应该的。关于这方面的问题，我们的思想是有局限性的，有两件事特别促使我们觉得田间侵染的早期微观阶段，不需要进行现代研究：(1)“典型”侵染孢子的一般认识；(2)许多孢

子在玻片上的水滴中容易萌发。事实上,关于某些病害侵染的最早阶段-侵染前期,我们所了解的通常是根植物病理学论文中的简单绘图或显微照像。那些论文大都是早期的田间植物病理工作者,为了防治病害而匆忙地搞出来的。现在应当重新观察,在进行精致的研究以前,先要用光学显微镜观察田间条件下叶面侵染现象的详情。要对叶片表面各种环境因素,进行近代化的分析。同时要对叶面微生物组成进行更详细的研究,现已了解叶面微生物群是普遍存在的 (Last, 1971)。通过进一步的研究,我们会弄清楚迄今不甚了解的真菌病害侵入前生物学的型式。很可能有一般性的方式,或与特定类群的病害、寄主、寄生物或环境情况相联系共同型式。关于侵染早期的叶面情况,看来即将有很多发现。例如在最近一期的《应用生物学年报》上, Russell (1976) 报道小麦叶面上的部位与小麦条锈病菌 (*Puccinia striiformis*) 夏孢子的萌发有关,在小麦成株叶片正面,特别是叶尖部分,孢子萌发率高于叶片背面。

我受委托,在这里介绍我的研究生在叶面侵入前生物学方面所作的一些研究。在进行讨论时,我想着重指出,对于这方面的问题,我们不仅所知甚少,而且忽略了问题的全部。关于叶围 (phylloplane) 微生物区系与病原物之间的相互关系,已在别处讨论到了 (Preece 和 Dickinson, 1971; Dickinson 和 Preece, 1976)。光线对于叶面上孢子萌发的影响,需要进行单独评论;现在的迹象是,光线的重要性可能比以往想像的大得多。我们正在研究化学添加剂对叶面环境的影响,不论它们是偶然落下的(如污染物,尘埃等),还是故意施用的(如喷药、施肥等),目前尚难报道。叶面上比较显著,但很少研究的动物及其产物(如昆虫活动的微生物学上的影响)尚有待研究。有关病毒,细菌侵染和放线菌方面的问题,本文也略而不谈。

叶上如果要长出真菌性病害,先要有孢子来源和感病叶片。然后便是真菌在叶外生长的侵入前期。真菌一定要侵入植物体内,并在内部扩展。后来病斑上释放出孢子,病斑内部发生种种变化(包括真菌在叶内死亡)。我们对上述各侵染阶段了解的程度不同。我在本文中要讨论侵入以前的几个问题:(1)孢子到达叶面;(2)粘附于叶表面及经常发生的;(3)侵入以前的外部生长。这种外部生长往往可分为孢子膨胀,芽管生成,和附着胞形成等几个形态上可以划分的阶段,但有时也并不如此。我们要着重了解叶面上发生侵染的部位,每个阶段时间的长短,个别的环境条件。腐生微植物区系 (Preece 和 Dickinson, 1971, 1976) 是到达叶面的孢子的微观环境中的组成部分。除了这种微植物区系之外,可能还有预料不到的重要东西,如花粉粒 (Chou 和 Preece, 1968),也是病原物微观环境的一部分。

1.3 孢子到达叶面

据 Hirst (1952) 孢子捕捉器定量测定空中孢子的结果表明,叶片四周某些真菌气传孢子的数量因时间不同而差异极大。Meredith (1966) 记载过长蠕孢 (*Helminthosporium*) 的空气传染分生孢子,在病株上方每立方米不超过三个。而 Shanamuganathan 和 Arulpragasam (1966) 在茶园中,发现外担菌 (*Exobasidium*) 上的担孢子在茶树饼病(疱疫)病株上方达到每立方米一万个。Hirst (1953) 曾报道空中孢子日夜变化情况的初次定量记载,发现真菌种间的差异显著。例如可能有“干”、“湿”期间孢子类型之别。白粉菌 (*Erysiphe*)、

链格孢(*Alternaria*)和枝孢(*Cladosporium*)都是干气孢子;子囊孢子,如黑星菌(*Venturia*)、蛇孢腔菌(*Ophiobolus*)则属于湿气孢子类型。温室里的甜瓜球腔菌(*Mycosphaerella melonis*),当外面下雨时浓度最高(Fletcher 和 Preece, 1966)。

叶附近孢子浓度的变化过程是复杂的,并且了解得不多。Gregorg (1961)做过很多研究,并考虑到孢子在空中的移动,以及通过沉降和碰撞作用淀积到叶面上的问题。湍流是十分重要的,但是在流动非湍流的气流中,仍可能发生沉降(Chamberlain, 1976)。当非湍流气团流过作物上方,像锈菌孢子这样的颗粒就沉降到所有东西如叶片周围静空气的界面层上。于是有些孢子穿进界面层,有些则飘离了叶子。碰撞作用更为复杂。孢子降落到叶面上的效率随着孢子体积的减少而降低,并随着叶片宽度减小而增加。在干叶片上碰撞作用的效率不高。自然表面要比粘玻片或胶带“收集”孢子的效果好。Rishbeth (1959)发现在每一百平方厘米紧靠子实体的树桩表面上淀积的层孔菌(*Fomes*)孢子,每小时最多达到20个,通常仅为1—5个。Barnes (1969)在利兹,曾对红三叶草叶片表面上蓼白粉菌(*Erysiphe polygoni*)的孢子浓度作过比较。其方法是把三叶草植株和Hirst孢子捕捉器放在孢子来源附近24小时,然后加以观察。他发现“空气传染孢子”与“淀积孢子”的计数并不直接相关,还有很多问题有待于研究。当被捕捉到的白粉菌孢子数量高时,淀积到叶面上的往往是低的。根据连续12个月的研究,最高计数为每张叶片上一天有56个孢子,大多数在0—10之间。Barnes所观察到的一个显著现象是,叶面上的白粉菌分生孢子计数相对较高,而孢子器同时捕捉到的较低。在已经发病的植株,叶片捕捉到的孢子数直接与成熟的,产生孢子的病斑数量相关,坏损外担菌(*Exobasidium vexans*)侵染茶树的情况便是例证(Kerr 和 Rodrigo, 1967)。上述作者还报道感病茶树品种上淀积的孢子数量较大,对于这种现象尚未能作出解释。Bock (1962)证明咖啡驼孢锈菌(*Hemileia vastatrix*)的侵染圈夏孢子,在咖啡叶片的最终分布与每天降雨量有关。这说明,就孢子到达叶面而言,要对每一种寄主-寄生物-环境条件组合分别进行研究。同时还需了解,在田间条件下叶面上要有适量的活孢子紧靠在一起才能发生侵染。单个灰葡萄孢(*Botrytis cinerea*)孢子不能侵染菜豆叶片;它的正常“接种体阈”是一个小水滴中有160个分生孢子(Chou 和 Preece, 1968)。在某些情况下,接种体阈未能明确测定。原因不明,但不容忽视。它是不是一种营养现象呢?老的灰葡萄孢(*B. cinerea*) (即四周以上的)孢子,在菜豆叶片上,不能正常萌发(Chou 和 Preece, 1968)。只记录孢子淀积的数量是不够的,尽管这是困难的;因为我们还要知道它们是不是活的以及能否侵染。在这方面还要对许多病原物进行更详细的研究。

1.4 孢子粘附在叶面上

关于颗粒在自然表面上存留的问题还很少研究。孢子必须达到、而且必须粘在适当的位置。Kerling (1958)曾发现,大雨前后甜菜叶面上的孢子数量不同,雨后随即取样,孢子数量减少。但是苹果叶面的许多微生物似乎都牢固地粘着在叶面上,因多次用高碘酸-席夫染色和冲洗结合处理也去不掉(Preece, 1959)。Barners (1969)指出降雨、空气湍流和叶片的移动可去掉三叶草叶片表面上的白粉菌孢子。孢子产生的粘性物质有利于粘着,当孢子萌发时往往能看到周围有粘液。关于这种现象,灰葡萄孢(*B. cinerea*)分生孢子在

菜豆叶片上的萌发情况是个好例子 (Blackman 和 Welsford, 1916; McKeen, 1974)。有的孢子粘着极快,以致难于研究。苹果黑星菌 (*Venturia inaequalis*) 的子囊孢子,在配制悬浮液作接种试验时,很快就沉降到玻璃壁上,难以保持满意的悬浮状态。关于孢子粘附现象还需要进一步研究。

1.5 侵入以前的外部生长

Deverall (1969) 提出了一个孢子粘附以后情况的鸟瞰图。像锈病菌之类专性寄生菌的孢子,在萌发时不需寄主帮助。兼性寄生菌在具有糖和氨基酸等养料时萌发较好,这些养料可来自完整的或者受伤的植物体。孢子在叶片表面上,形成或不形成侵染结构或附着胞 (Emmett 和 Perbery, 1975), 侵入的位置可以非常严格。孢子的萌发可能受叶片表面上的“侵染水滴”的刺激或抑制。叶面的物理特性对孢子萌发可能也有影响 (Dickinson, 1974)。据我看来,只有用直接显微镜观察,才能消除对于侵染以前情况的严重错误的解释。例如苹果黑星菌 (*V. inaequalis*) 的子囊孢子在蒸馏水中,产生芽管,但当其侵染叶片时,并不产生芽管。如果先用酶将角质层剥下来,再用醋酸酚苯胺蓝染色,便可从镜检中看到真实情况 (Preece, 1962): 孢子的一侧长出一个小的圆锥形突起,并直接穿透角质层。其它菌,如蓼白粉菌 (*E. polygoni*) 分生孢子在红三叶草 (*Trifolium pratense*) 叶片上,产生芽管和附着胞两种结构。在产生附着胞时,只有在表皮细胞相互接合处才能侵入 (Preece 等, 1967)。但是十字花白粉菌 (*Erysiphe cruciferarium*) 的孢子在蔓青 (*Brassica napá*) 叶上长出芽管,并侵入表皮细胞的外平周壁,即不从接合处侵入 (Purnell, 1971a)。直接显微镜观察的方法很多 (Preece, 1971), 其中当然包括透射和扫描电子显微镜技术。Chou (1970) 从直射光显微镜检查,断定寄生霜霉 (*Peronospora parasitica*) 只在甘蓝 (*Brassica oleracea*) 表皮细胞交界上面形成附着胞并侵入。透射电镜 (T. E. M.) 的图像表明,真菌穿入表皮细胞间的角质层以后,又透过表皮细胞的垂周壁,这才真正地进入植物体内。Chou 认为这侵入处角质层的清楚裂痕面,好像说明侵入是一个物理程序。关于侵入机理是机械的还是化学的问题迄未解决。McKeen (1974) 发现在菜豆叶片上,灰葡萄孢 (*B. cinerea*) 的芽管尖端有酯酶活性,认为角质层裂面中的清楚导管通道,可能由于酶的作用所致。从初次在利兹运用电镜扫描 (S. E. M.) 技术,研究白粉菌 (*Erysiphe*) 在三叶草叶表面生长的实况以来 (Barnes 和 Neve, 1968), 采用临界点干燥法,已经使叶片侵染早期的显微照像大为改进。Royle 与 Thomes (1971) 提出的,葎草假霜霉 (*Pseudo-peronospora humuli*) 游动孢子的静止并且侵入啤酒花 (*Humulus lupulus*) 气孔的照像 (Royle 与 Thomes, 1971), 可能是迄今侵染研究中最好的扫描电镜照像。叶和根的表面不仅刺激像丝核菌 (*Rhizoctonia*) 这类真菌的生长,而且影响侵染结构的形态生成,这与寄主植物体表的渗出物有关。小麦胚芽鞘上的麦根腐长蠕孢 (*Helminthosporium sativum*) 侵染结构的形态,受寄主植物渗出液的某种化学特性的影响。这种现象可在覆盖渗出液的玻璃纸上出现;但不出现在覆盖蒸馏水的玻璃纸,或死表皮上 (Vllah 与 Preece, 1966)。

1.6 雨水冲洗叶面

叶面水膜对于发生早期侵染的必要性,是能够证明的。植物病理工作者在这方面的研究,大多瞩目于雨水的有利影响。叶面潮湿的持续时间可在田间记载,并可同时进行直接染色和显微镜检查,以确定发生侵染的时间(Preece, 1964)。但是,雨水在为侵染提供必要环境因素的同时,对叶面也有淋洗作用。这种洗掉叶面物质的消极作用,早已为人们所知道。我们曾用蔓菁叶上白粉菌分生孢子作试验材料(Purnell, 1971a),研究雨水淋洗对孢子萌发和生长的影响。雨水从叶面上冲走多少蜡质、碳水化合物、氨基酸、有机酸及其他物质是能够测定的。雨水冲洗对于侵染早期的影响,可借包括扫描电镜在内的各种显微技术来观察(Purnell, 1971b)。用白粉菌作试验材料,可使这种试验在干叶片上进行,这同其他真菌侵染需要水膜不同。试验中曾用人工降雨法,对叶片进行短期冲洗,其后随即接种,孢子产生初生菌丝和次生菌丝的数量显著下降。但如在冲洗后第5天进行接种,孢子产生菌丝,比未经冲洗的显著增加。如再晚一些,即5天以后接种,菌丝形成又显著减少。充分展开的叶片在冲洗后表面不再产生蜡质,但被冲走的碳水化合物,在7天之内大都又被新生的更替。测定淋洗作用对叶表生物活性的影响,采用灰葡萄孢(*B. cinerea*)孢子比较合适。有一种假说,解释雨水冲洗对于孢子萌发在不同时间看来相反的作用:蔓菁叶面上有两种物质影响孢子萌发,其作用相反,一为促进,另一为抑制。起促进作用的物质像是碳水化合物,在冲洗后5天重新由叶内排出,得到更新。抑制真菌生长的物质似乎更新较慢。这就足以说明在冲洗后过了5天,孢子萌发为何优于对照。

雨水本身含有一定量的钙、钠、镁和氮,但无碳水化合物(Carlisle 等, 1966)。叶面孢子萌发,受侵染水珠中所含物质种类及各别浓度的影响。侵染水珠中的物质主要由下列几种来组成:(1)孢子本身表面带有的;(2)雨水中的;(3)叶子里渗出来的;(4)孢子附近的叶表微生物扩散出来的促进的或抑制的物质。这四项中,前已指出以(3)项受雨水淋洗时间和长短的影响较大。第(4)项取决于叶表面微生物区系的有机及无机物质组份,及其在叶面的部位和时间。

1.7 叶面上的花粉与侵染

花粉粒是植物表面微生物区系中最普通的组份之一。Preece (1963) 和 Barnes (1969) 曾先后记载苹果和红三叶草叶面上的花粉粒数,分别为每平方厘米1,000和3,000粒。Barnes 还注意到田间三叶草叶面上的完整花药十分普遍。Jenkins (1974) 曾提出这种花药在大麦叶面上有助于葡萄孢(*Botrytis*)侵染的例证。我们(Chou 与 Preece, 1968; M. Chou, 1970)也曾证明,蚕豆叶面上和草莓花瓣与果实上的花粉粒,有助于葡萄孢(*Botrytis*)真菌的侵染。花粉粒对于侵染早期的促进作用,可以归结为以下几点:

- (1) 增加孢子萌发的速度;
- (2) 恢复老孢子的发芽能力和侵染能力;
- (3) 减少侵染阈值;
- (4) 增强侵染率和严重度;

(5) 增加葡萄孢 (*Botrytis*) 致病力。

花粉中能发挥上列活性的要素,是水溶性的、耐热的、而且属于阳离子部分。这种(或这类)物质的化学性质还不清楚。曾试过一些糖、氨基酸、维生素和有机酸、未发现它们能增强病原物的致病性。桔汁对葡萄孢 (*Botrytis*) 侵染的早期阶段有促进作用,和花粉粒的作用相同。冰冻过的花粉粒比新鲜的有效。花粉渗出物和花粉粒同样有效。当花粉粒的水提取液稀释到 1:10,000 时仍然有效。不同植物种的花粉粒作用相同。各种植物的花粉粒都有相似的作用。冰冻花粉粒比采集的新鲜花粉粒更有效。花序外渗于水中的物质同样有效,这种水提取液稀释到 1:10,000 仍然有效。Barnes (1969) 报道花粉粒在叶面的淀积点,在花粉粒脱落后,仍可扫描电镜识别出来。用这种方法观察红三叶草叶面微生物区系,他发现在萌发的腐生菌孢子中有 80% 靠近花粉粒或其淀积点上。

关于花粉对于孢子萌发的影响现已了解:花粉或整个花药对葡萄孢 (*Botrytis*) (Chou 与 Preece, 1968); 链格孢 (*Alternaria*) (Channon, 1970); 镰刀菌 (*Fusarium*) (Strange 与 Smith, 1971); 茎点霉 (*Phoma*) (Klarren, 1972) 和长蠕孢 (*Helminthosporium*) (Fokkema, 1971) 有明显的促进作用。锈菌和白粉菌以及苹果黑星病菌和马铃薯晚疫病病菌则不受影响。如果我们把杀菌剂视为“接种体减效剂”,那么在兼性寄生菌所致病害把花粉粒当作“接种体增效剂”是恰当的。Strange 等(1972)指出,小麦花药对镰刀菌 (*Fusarium*) 的高度感病性,可借甜菜碱和胆碱这两种化学生长刺激剂来解释。至于这些物质在花粉粒中是否有活性还不清楚。花粉可使灰葡萄孢 (*B. cinerea*) 克服受病豆叶中的一种抗菌产物蚕豆酸 (wyerone acid) 的抑制作用 (Mansfield 和 Deverall, 1971)。

Warnock (1972) 证明,正常大麦粒的内稃和外稃上以及在大麦颖果果皮内的许多真菌菌丝是来自花药,花药甚易受枝孢 (*Cladosporium*) 之类腐生真菌侵染。关于花粉粒对侵染的影响以及植物地上部表面上微生物学,还要做更多的工作。在特殊的栽培条件下,作物叶表可能还有同花粉类似的颗粒,迄今尚未发现。

参 考 文 献

- Barnes, G. (1969). "A micro-ecological study of fungi on the leaves of red clover". Ph. D. Thesis, University of Leeds.
- Barnes, G. and Neve, N. F. B. (1968). *Trans. Br. mycol. Soc.* 51, 811—812.
- Blackman, V. H. and Welsford, E. J. (1916). *Ann. Bot.* 30, 389—398.
- Boek, K. R. (1962). *Trans. Br. mycol. Soc.* 45, 63—74.
- Carlisle, A., Brown, A. H. F. and White, L. J. (1966). *J. Ecol.* 54, 87—98.
- Chamberlain, A. O. (1967). In "Airborne Microbes" (P. H. Gregory and J. L. Montheith, eds). Cambridge University Press, Cambridge and London.
- Channon, A. G. (1970). *Ann. appl. Biol.* 65, 481—487.
- Chou, C. K. (1970). *Ann. Bot. N.S.* 34, 189—204.
- Chou, M. (1970). "Biological interactions on the host surface influencing infection by *Botrytis cinerea* Fr. and other fungi: Pollen Grains". Ph. D. Thesis, University of Leeds.
- Chou, M. and Preece, T. F. (1968). *Ann. appl. Biol.* 62, 11—22.
- Deverall, B. J. (1969). "Fungal Parasitism". Edward Arnold, London.
- Dickinson, C. H. and Preece, T. F. (1976). "Microbiology of Aerial Plant Surfaces" Academic Press, London and New York.
- Dickinson, S. (1974). *Physiol. Pl. Path.* 4, 373—377.
- Emmett, R. W. and Parbery, D. G. (1975). *A. Rev. Phytopath.* 13, 147.
- Fletcher, J. T. and Preece, T. F. (1966). *Ann. appl. Biol.* 58, 423—430.
- Fokkema, N. J. (1971). In "Ecology of Leaf Surface Micro-organisms" (T. F. Preece and C. H. Dic-

- kinson, eds), p 278. Academic Press, London and New York.
- Gregory, P. H. (1961). "The Microbiology of the Atmosphere". Leonard Hill, London.
- Hirst, J. M. (1952). *Ann. appl. Biol.* 39, 257—265.
- Hirst, J. M. (1953). *Trans. Br. mycol. Soc.* 36, 375.
- Jenkins, J. E. E. (1974). *Pl. Path.* 23, 83—84.
- Kerling, L. C. P. (1958). *Tijdsch. Plziekt.* 64, 402—410.
- Kerr, A. and Rodrigo, W. R. F. (1967). *Trans. Br. mycol. Soc.* 50, 49—55.
- Large, E. C. (1940). "The Advance of the Fungi". Jonathan Cape, London.
- Last, F. T. (1971). In "Ecology of Leaf Surface Micro-organisms" (T. F. Preece and C. H. Dickinson, eds). Academic Press, London and New York.
- Mansfield, J. W. and Deverall, B. J. (1971). *Nature. Lond.* 232, 339.
- McKeen, W. E. (1974). *Phytopathology* 64, 461—467.
- Meredith, D. S. (1966). *Phytopathology* 56, 949—952.
- Moore, W. C. (1949). *Ann. appl. Biol.* 36, 295—306.
- Preece, T. F. (1959). *Pl. Path.* 8, 127—129.
- Preece, T. F. (1962). *Nature, Lond.* 193, 902—903.
- Preece, T. F. (1963). *Trans. Br. mycol. Soc.* 46, 523—529.
- Preece, T. F. (1964). *Pl. Path.* 13, 6—9.
- Preece, T. F. (1971). In "Ecology of Leaf Surface Micro-organisms" (T. F. Preece and C. H. Dickinson, eds). Academic Press, London and New York.
- Preece, T. F. and Dickinson, C. H. (1971). "Ecology of Leaf Surface Micro-organisms". Academic Press, London and New York.
- Preece, T. F., Barnes, G. and Jill M. Bayley (1967). *Pl. Path.* 16, 117—118.
- Purnell, T. J. (1971a). "Environmental and Physiological studies of leaf infection of swede (*Brassica napus*) by *Erysiphe cruciferarium*. Opiz ex Junell". Ph. D. Thesis, University of Leeds.
- Purnell, T. J. (1971b). In "Ecology of Leaf Surface Micro-organisms" (T. F. Preece and C. H. Dickinson, eds), pp. 269—275. Academic Press, London and New York.
- Rishbeth, J. (1959). *Trans. Br. mycol. Soc.* 42, 243—260.
- Russell, G. E. (1976). *Ann. appl. Biol.* 82, 71—78.
- Royle, D. J. and Thomas, G. G. (1971). *Physiol. Pl. Path.* 1, 345—349.
- Shanamuganathan, N. and Arulpragasam, P. V. (1966). *Trans. Br. mycol. Soc.* 49, 219—229.
- Strange, R. N. and Smith, H. (1971). *Physiol. Pl. Path.* 1, 141—150.
- Strange, R. N., Smith, H. and Majer, J. R. (1972). *Nature, Lond.* 238, 103—104.
- Ullah, A. K. M. O. and Preece, T. F. (1966). *Nature. Lond.* 210, 1369—1370.
- Warnock, D. W. (1972). "A study of the distribution and development of fungal mycelium in grains of barley, *Hordeum sativum*". Ph. D. Thesis. University of Leeds.
- Warren, R. C. (1972). *Neth. J. Pl. Path.* 78, 89—98.

[鲁素芸译; 陈延熙校]