

参考资料

植物病理学

第一辑

(小麦全蚀病)

科学技术文献出版社重庆分社

植 物 病 理 学

第 一 辑 (小麦全蚀病)

宁 夏 农 学 院

中国科学技术情报研究所重庆分所

科学技术文献出版社重庆分社

重庆市市中区胜利路91号

新 华 书 店 重 庆 发 行 所

科学技术文献出版社重庆分社印刷厂

编 辑

出 版

发 行

印 刷

开本: 787×1092毫米1/16 印张: 10 字数: 25万

1978年8月第1版

1978年8月第1次印刷

印数: 8800

书号: 16176·39

定价 1.05 元

目 录

综 述

禾本科的全蚀病：最近工作综述.....	(1)
作物残茬，氮肥和植物病害.....	(20)
禾谷类集约种植中的病害问题.....	(24)

病 原 菌

禾本科小麦全蚀病菌及拟瓶霉属真菌发芽的瓶梗分生孢子.....	(27)
小麦全蚀病菌的可溶性蛋白质及同功酶的电泳层析谱.....	(31)
全蚀病菌分离物的毒力和纤维素分解酶的活性.....	(36)
小麦根腐病的纤维素分解率和在麦秸上的腐生定殖.....	(38)
氮素对纤维素分解率和一些禾谷类根腐病菌在土壤中腐生存活的影响.....	(43)
全蚀病菌体中的类病毒粒子.....	(49)

方 法

在小麦残茬上测定小麦全蚀病菌.....	(57)
研究抑制小麦全蚀病菌在大田土壤中的寄生活动性的技术.....	(59)
测定土壤中小麦全蚀病菌群体的方法.....	(60)

肥 料 与 病 害 的 关 系

施用氮肥对冬小麦全蚀病的影响.....	(67)
有机改良剂和氮肥对小麦全蚀病的影响.....	(69)
小麦全蚀病与施用氨态氮和硝态氮的土壤根际酸碱度之间的关系.....	(72)
氮肥春施和秋施与春小麦的全蚀病.....	(73)
在盆栽中，氨态氮和硝态氮对小麦全蚀病的效应.....	(75)

全 蚀 病 的 衰 退

禾谷类单作时的全蚀病衰退.....	(79)
全蚀病衰退土壤中一个可传递的因子降低了全蚀病.....	(88)
华盛顿州东部土壤中抑制小麦全蚀病的生物因子的产生和传递.....	(88)
麦田土壤对小麦全蚀病菌接种物的影响与全蚀病衰退的关系.....	(95)
连续种植感染全蚀病的禾谷类作物的土壤中的微生物群体和氮肥.....	(101)

农 业 防 治

筛选大麦品种对全蚀病的抗病性.....	(108)
鹅冠草属及黑麦属对全蚀病的抗病性及其在小麦育种工作中的潜在意义.....	(113)
冬小麦对全蚀病抗病性的品种差异.....	(120)
冬小麦直播对全蚀病和眼斑病的影响.....	(124)
种植在不同作物序列中的小麦全蚀病发病率和谷粒产量.....	(130)

生 物 防 治

对小麦根部全蚀病菌与微生物间相互作用的扫描电子显微镜研究.....	(136)
<i>Gaeumannomyces graminis</i> var. <i>graminis</i> 对小麦及燕麦全蚀病菌的 .	
交互保护作用.....	(137)
根瓶霉和类似真菌对全蚀病的生物防治.....	(142)
以菌丝密度判断小麦全蚀病菌在麦根上的抑制.....	(150)
用抑制性土壤生物防治小麦全蚀病菌时细菌的作用.....	(152)

禾本科的全蚀病：最新工作综述

J. Walker

1975年是自从 Saccardo (1875) 描述真菌 *Rhaphidophora graminis* 的一百周年，该菌得自意大利北部，生长在被认为是狗牙根属 (*Cynodon*) 或冰草属 (*Agropyron*) 的禾本科杂草腐烂茎秆的基部。在它被描述以来的一世纪里，这个种通称为 *Ophiobolus graminis* (Sacc.) Sacc., 照 Prillieux (1897) 及 Prillieux 和 Delacroix (1890) 的意见，一直被认为是小麦全蚀病的病原菌。关于这个病原物及禾谷类全蚀病的各方面文献已发表一千篇以上。

近15年内，全蚀病生态学方面和有关病菌分类学的深入研究已经有大量新的资料发表，这些资料增进了我们对这类病害为什么发生的理解。这篇综述将集中于这一阶段的工作和由这些工作形成的概念。大部分早期的工作已由 Garrett (1942), Butler (1961) 和 Nilsson (1969) 作过详尽的评述。

病 菌

1. *Gaeumannomyces grainis* 的分类

此菌最初定名为 *Rhaphidophora graminis* Saccardo (1875)，在 Roumeguère 和 Saccardo (1881) 的著作中更改为 *Ophiobolus* 属，学名为 *O. graminis* (Sacc.) Sacc., 因为属名 *Rhaphidophora* 先前已用于显花植物的一个属，不能再以其它意义应用。Prillieux (1897) 及 Prillieux 和 Delacroix (1890) 研究小麦全蚀病菌 (Wheat take-all fungus 以下简称 WTAF)，由于其与 Saccardo 的种极为相似，特别是子囊和子囊孢子的性状相似，他们就决定 *O. graminis* 是小麦全蚀病的病原菌，从那以

后这个学名即被广泛用于这个病害的病菌。1940年，Turner (1940) 发现一种子囊孢子较长的近似菌在威尔斯引起燕麦的严重全蚀病，将其定名为 *O. graminis* var. *avenae*。这样，她就自然地将 *O. graminis* (Sacc.) Sacc. 的定名模式种成立为变种 *O. graminis* var. *graminis* (国际植物命名法规，1972，第26条)，此变种的学名有时用于 WTAF (Hansen, 1964; Skou, 1968)。

Arx 和 Olivier (1952) 为 WTAF 建立了 *Gaeumannomyces* 的新属名，构成新学名 *G. graminis* (Sacc.) Arx & Olivier。他们指出 WTAF 是腐皮壳目 (Diaporthales) 的成员，不能保留在多孢菌科的 (Pleosporaceae) *Ophiobolus* 属中。Dennis (1960) 随后把 *O. graminis* var. *avenae* 改为 *Gaeumannomyces* 属，成为 *G. graminis* var. *avenae* (E.M. Turner) Dennis。

Walker (1972) 重新检查了 Saccardo 的模式标本，并将其与 WTAF 及其他禾本科上的分离菌作了比较，他发现 WTAF 与 *G. graminis* var. *graminis* (Saccardo 的模式) 不是同一种菌，在菌丝附着枝 (hyphopodia) 方面它们有区别。附着枝是附着和侵入的器官，在多种寄生真菌的菌丝上均可找到，在 *Gaeumannomyces* 上，它们在蒙在罹病茎基的菌丝体上，或者用病菌的培养菌进行实验性接种时在禾谷类幼苗的胚芽鞘上，产生很多。WTAF 只有简单不分叉的附着枝，而 *G. graminis* var. *graminis* 则既有透明到灰褐色的简单不分叉的附着枝，还有褐色分叉的附着枝。这两种菌在子囊壳、子囊和子囊孢子性状上不能区别。由于 WTAF 先前没有确切的名字，因而将其命名为 *G. graminis*

var. *tritici* Walker. *G. graminis* var. *avenae* 也只有简单不分叉的附着枝,但可由其子囊孢子较长,以及典型小种在燕麦和小麦上都引起严重病害而与其它两个变种相区别。

在水稻上, *Ophiobolus oryzinus* Sacc. 曾于菲律宾有过记载 (Saccardo, 1916)。发现这个种既有透明到灰褐色的简单不分叉的附着枝,又有褐色分叉的附着枝,因而不能与原先将其包括在内的 *G. graminis* var. *graminis* 相区别 (Walker, 1972)。

屏弃种加词 “*Cariceti*” (根据 *Sphaeria cariceti* Berk. & Br.) 和反对 Petrak (1952) 将这类菌分类于 *Linocarpon* Sydow 属的理由已在别处申述 (Walker, 1972)。表1是对三个变种的命名和主要区分特点的详细归纳。它们的形态学详细描述已经发表 (Walker, 1973)。它们作为三个变种放在 *G. graminis* 种内的分类地位,说明它们分类学上的密切关系,这种关系在它们的生态学和它们所起的病害的许多方面也有反映。

2. *Phialophora radiculicola* Cain 及其它禾本科植物上的 *Phialophora* 近似菌

Gaeumannomyces graminis 的所有三个变种在培养中和从萌发的子囊孢子均能产生弯曲的新月形一直到经常是半月形的瓶梗孢子 (*Phialospora*) (Mangi, 1899; Nilsson, 1969; Walker, 1972, 1973)。这类孢子的功能仍不清楚,尽管 Gindrat (1968) 提出它们有受精作用。虽然有些工作者 (Lemaire & Ponchet, 1973; Simonsen, 1971) 宣布已对这类孢子作出萌发,但尚未发表过可靠的证据 (Brown & Hornby, 1971; Wong & Walker, 在付印中)。Lemaire 和 Ponchet (1963) 以及 Simonsen (1971) 都认为 *G. graminis* var. *tritici* 的弯曲的瓶梗孢子世代与加拿大 (McKeen, 1952) 玉米根部的一个致病性很弱的病原菌 *Phialophora radiculicola* Cain (1952) 是同一个菌,但他们没有研究过 Cain 的种,而有些事实

说明这两个种是有差别的。

在 *Gaeumannomyces graminis* 各变种的几个培养菌中和有些 *Phialophora* 近似菌 (*Phialophora*-like fungi) 中, Wong 和 Walker (在付印中) 已发现萌发的孢子。它们比先前已知的弯曲、不萌发的瓶梗孢子大而直,但由同样的瓶梗生出。它们至今只在培养中发现,其功能尚不清楚。它们提供了帮助这类菌分类的辅助性状。

目前,在文献中归在 *P. radiculicola* 这一名下的似乎至少有四种不同的菌,它们是:

(i) *P. radiculicola* Cain (1952)。这是从加拿大玉米根部获得经 Cain (1952) 和 McKeen (1952) 描述过的菌,是唯一正确名之为 *P. radiculicola* 的一个菌。

(ii) *P. radiculicola* sensu Messiaen, Lafon & Molot (1959)。这个菌从法国的玉米、高粱、谷子上分离到,有弯曲的不萌发的瓶梗孢子,在寄主胚轴上产生分叉的附着枝。这与 *G. graminis* var. *graminis* (Walker, 1972) 和 Deacon 从英格兰玉米上获得的 *G.* 分离菌 (Deacon, 1973c; Wong & Walker, 在付印中) 的分叉附着枝很相似。Messiaen 等 (1959) 的玉米上的分离菌在 Moreau (1963) 对几种 *Phialophora* spp. 的比较研究中被认为是 *Phialophora radiculicola* Cain; 然而,它在其附着枝分叉这一点上与 Cain (1952) 的菌截然不同。

(iii) *P. radiculicola* Sensu Lemaire & Ponchet (1963) and Simonsen (1972)。如上述,这些作者所有的菌是 *Gaeumannomyces graminis* 的弯曲的瓶梗孢子世代。

(iv) *P. radiculicola* sensu Scott (1970), Balis (1970) and Deacon (1973c)。这个菌在英格兰不同生长年龄的草地中,除了那些双子叶杂草多的草地外 (Deacon, 1973c), 在草根上普遍发生。它有几个性状与 *P. radiculicola* Cain 和 *G. graminis* var. *tritici* 相似,例如根上的外生生长习性,产生木质结节 (Scott, 1970),但在主要方面与后两

禾本科上的 *Gaeumannomyces graminis* 变种和 *Phialophora* 近似菌

表 1

现 名	异 名	病 害	子囊孢子	附 着 枝	瓶梗分生孢子发芽	弯曲的不发芽的瓶梗孢子
<i>Gaeumannomyces graminis</i> (Sacc.) Arx & Olivier var. <i>graminis</i>	<i>Rhaphidophora graminis</i> Sacc. <i>Ophiobolus graminis</i> (Sacc.) Sacc.	水稻根颈鞘腐病。杂草上常见, 特别在温暖地区, 但在瑞典小麦地也发现 (Nilsson, 1972)。	短	分叉和不分叉	*存在	存在
	<i>Ophiochaeta graminis</i> (Sacc.) K. Hara					
	<i>Ophiobolus oryzae</i> Sacc.					
	<i>Linocarpon oryzae</i> (Sacc.) Petrak					
var. <i>avenae</i> (E. M. Turner) Dennis	<i>Ophiobolus graminis</i> var. <i>avenae</i> E. M. Turner	燕麦和其他禾谷类作物全蚀病; 草皮 <i>Ophiobolus</i> 病片。许多禾本科牧草寄主。	长	不分叉	*存在	存在
var. <i>tritici</i> J. Walker	<i>Phialophora radiculicola</i> sensu Lemaire & Ponchet (1963)	小麦和其他禾谷类作物全蚀病。许多禾本科牧草寄主。	短	不分叉	*存在	存在
	<i>P. radiculicola</i> sensu Simonen (1971)	玉米褐根	未知	不分叉	*不存在	*存在
<i>Phialophora radiculicola</i> Cain	<i>Phialophora radiculicola</i> sensu Messiaen et al. (1959)	在法国玉米, 高粱和谷子根上。	未知	分叉	不存在	存在
<i>Phialophora</i> -like fungus of Messiaen et al. (1959)	<i>P. radiculicola</i> sensu Moreau (1963)					
	Deacon (1973c) 的 G。也可放于此	G。在英格兰玉米根上。				
<i>Phialophora</i> -like fungus of Scott (1970)	<i>Phialophora radiculicola</i> sensu Scott (1970) 及属于其他英国工作者的	在不列颠禾本科牧草根上。	未知	略分叉	存在	不存在

*Wong & Walker (在付印中)

者不同。它没有 *P. radiculicola* Cain(1952)的新月形,经常是半园形的瓶梗孢子,而是产生比较直而宽的孢子,这种孢子很容易萌发(Scott, 1970; Wong & Walker, 在付印中),并且在其附着枝和其它性状上也有差别(Wong & Walker, 在付印中)。Scott 的菌和 *G. graminis* var. *tritici* 都能够利用 NO_3N ,两者在无机N上生长都需要维生素 B_1 和促生素(Balis, 1970)。Scott菌的生长速率仅是 var. *tritici* 的三分之一到二分之一(Balis, 1970; Scott, 1970),它是一个更活跃的纤维素分解菌(Balis, 1970)。Deacon (1973c)根据在小麦根上形成的症状将 var. *tritici* 与 Scott 的 *Phialophora* 近似菌区分开。*G. graminis* var. *tritici* 造成维管束变色和在木质部导管中形成褐色沉淀物,而另一个菌则不引起维管束变色但在根皮层部发生带有色素的膨大细胞群。两者都有褐色的匍走菌丝。Scott 的菌在根表面作为 var. *tritici* 的竞争者的重要性将在下面论述。

P. radiculicola 在文献上所看到的概念归纳于表1中。提议把 *P. radiculicola* 保留给 Cain 的病菌;而 *Phialophora* 近似菌则用于描述禾本科上其他类似菌的合适名称,直到它们能被更正确地分类为止。

3. 分离培养性状

从土壤中直接分离 *G. graminis* 及其变种是困难的和很少得到的(Warcup, 1957; Hornby, 1969b; Nilsson, 1969),但在整体土壤中或有机病残筛出物中用感病的禾谷类幼苗将其引诱出来,然后将带有病斑的根作平面分离则已成功(Turner, 1940; Hornby, 1969 a, b)。同样的技术曾被 Scott 用于草地分离他的 *Phialophora* 近似菌。他在翻转的草皮中播种小麦种子,在数星期以后,将冲洗过的被侵染的根碎段在加有链霉素和金霉素各50ppm的水洋菜平面上作分离。当用病组织作平面分离时,表面消毒的技术能影响结果,升汞远不如硝酸银合乎要求(Davies,

1935)。对于 var. *tritici*, 组织表面消毒用3次氯酸钠和氧化丙烯(Nilsson, 1969),无菌的提取物和以受病的根中柱组织作平面分离得出很好的结果(Nilsson, 1969)。*G. graminis* 三个变种都很容易获得子囊孢子培养菌。

G. graminis 及其变种的培养菌在颜色、生长速率、气生菌丝体的量及其他性状上都有差异。在较幼龄的菌落上,边缘的菌丝都表现不同程度的反卷现象,这在有些 *Phialophora* 近似菌上也看到。对于 var. *tritici*, Nilsson (1969) 在瑞典的分离菌中描述了八个培养型(Cultural type);而 Willetts(1961)把威尔斯的 var. *avenae* 分离菌划分为四个培养型。var. *avenae* 的几个培养菌在 20—25℃ 生长最好(Willetts, 1961; Weste, 1970a)。var. *graminis* 的分离菌在生长速率上有差异,有几个从热带和温带地区分离的菌在PDA培养基上30℃生长良好,在25℃比许多 var. *tritici* 的分离菌生长快(Walker, 1972)。var. *graminis* 的一个瑞典分离菌当在8—10°, 15—16°, 20—22℃上作测定时, 15—16℃在小麦上引起最严重的感染(Nilsson, 1972)。据报导, *P. radiculicola* Cain (1952) 在洋菜基上12—33℃生长良好,约在30℃获得最大的径向生长(McKeen, 1952)。培养菌产生很少气生菌丝体、暗黑色的菌丝束、黑的菌丝岛和弯曲的瓶梗孢子。有些从禾本科根分离到的其他 *Phialophora* 近似菌在培养性状上与 *G. graminis* 相似,虽然有些菌的生长速率较慢(Scott, 1970)。*G. graminis* 变种和 *Phialophora* 近似菌的有几个分离菌在生长速率、产生子座和瓶梗孢子、以及致病性等方面的变异已由 Hornby (1972) 作了研究。

洋菜基上的培养菌很容易丧失生活力和致病性(Chambers, 1970a),但能够用植株接种和再分离而得到延长。在脱脂牛乳中浸软的菌丝的真真空干燥已被推荐作为保藏培养基(Hornby, 1972)。Brown 和 Hammonds

(1973) 创造了一种各组成成分都含最低量的生长培养基, 在19℃时可以支持 *var. tritici* 的最大生长达7天之久。这种培养基避免了在营养较丰富的培养基中与腐败产物累积有关的问题。Gindrat (1968) 对 *var. tritici* 设计出了一种最适的组合培养基。他发现糊精和淀粉作为生长碳源比葡萄糖和蔗糖好, 还发现这个菌的培养生长对维生素 B₁ 完全依赖, 对促生素则是部分地依赖。Balis (1970) 也指出对维生素 B₁ 和促生素的这种依赖性。培养中的营养研究已由 Butler (1961), Nilsson (1969) 和 Weste (1970a) 作了概述。

G. graminis 的所有变种均已在人工培养中获得子囊壳, 然而还没有找出产生它们的固定不变的方法。对于 *var. tritici*, 有些分离菌的子囊壳在曝光情况下的人工培养中形成; 波长在390—450毫微米和光强度200呎烛光是最成功的 (Weste, 1970a)。Chambers和Flentje (1969) 报导, *var. tritici* 生长在三角瓶内的消毒土中, 当曝于光中时, 在玻璃和土的邻接处形成子囊壳。子囊壳常在砂培的病苗根部形成, 这在 *var. avenae* (Willetts, 1961) 和 *var. tritici* (Hornby, 1968; Hornby, 1969) 上均有报导。过量的C或N增加营养生长但减少子囊壳的形成, 用1%葡萄糖和0.2%天冬酰胺配成的C:N比11:8是最成功的 (Weste, 1970a)。Cindrate (1968) 通过将生长在固体组合培养基上的培养菌浸入水中获得 *var. tritici* 的子囊壳。他认为从产囊体发育成为子囊壳需要光和由浸水造成的较低的氧浓度。

子囊孢子可由强力排出 (Gregory & Steadman, 1958) 或成团溢出, 其大小可受基质的影响。有些分离菌, 曾发现由人工培养的子囊壳产生的子囊孢子比由寄主组织上子囊壳产生的要大 (Chambers & Flentje, 1967a), 然而, 必须注意, 要取同一成熟期的子囊孢子测得的尺度作比较, 可能时应应对已释放出的孢子作测定。在 *var. tritici* 上, 从人工

培养形成的子囊壳得出的子囊孢子培养菌只有50%是致病的, 而与之相对照的从活寄主上的子囊壳得出的则全部都致病 (Chambers & Flentje, 1967b)。致病性越弱的分离菌, 在寄主或人工培养基中产生的子囊壳也越少 (Chambers & Flentje, 1967b)。只有天然产生的子囊孢子才能得出致病力强的分离菌 (Chambers, 1970a), 这就说明致病力弱的分离菌可能存活的机会的也少。*var. tritici* 的子囊壳在4℃保存一年后仍得到活的子囊孢子 (Gerlagh, 1968)。这些菌的有些株系是同宗配合的 (Tullis, 1933; Saccas & Fernier, 1954; Gindrat, 1968)。

对 *var. tritici* 来说, 在有些分离菌间配对培养时, 可以产生相互抑制现象 (Nilsson, 1969)。Chambers和Flentje (1967a) 发现, 燕麦分离菌的菌丝不会与小麦的分离菌和燕麦的有些短孢子分离菌产生菌丝融合, 但在致病性近似的分离菌之间则发生菌丝融生现象。细胞核的分布, 在小麦和燕麦分离菌的菌丝上则是相似的 (Chambers & Flentje, 1967a)。

在人工培养中, 胱氨酸和半胱氨酸抑制 *var. avenae* 但刺激 *var. tritici*, 这被建议作为区别此两变种的简便的方法 (Turner, 1959, 1961)。另一些人则认为这种测定对有些分离菌是不准确的 (Chambers & Flentje, 1967a)。人工培养中和寄主组织中酶的产生已作过研究。在人工培养中 *var. avenae* 产生的果胶甲酯酶和纤维素酶比 *var. tritici* 多 (Weste, 1970b)。用荧光抗体染色法不可能把 *var. tritici* 跟 *var. avenae* 区分开 (Choo & Holland, 1970), 但抗原的免疫性电泳分析能在他们之间指示出一些差别 (Holland & Choo, 1970)。这些技术在辅助区分根上 *G. graminis* 变种的菌丝和其他真菌的菌丝方面表明了某种可能性, 虽然在制备专性抗血清上可能发生困难 (Choo & Holland, 1970; Govier & Hornby, 1970; Hornby & Govier, 1971)。*var. tritici* 的幼龄透

明的细胞中有1—2个细胞核，而在颜色较深的细胞中则有1—4个细胞核，这比许多其它禾谷类根病菌所含的细胞核小 (Chambers, 1970b)。

4. *G. graminis*中的类病毒质粒

曾报导类病毒质粒 (Virus-like particles以下简称VLP) 存在于某些*G. graminis* var. *tritici*分离菌的菌丝中，并可能影响其致病性 (Lapierre et al., 1970)。在法国，已发现有两类分离菌。致病性正常、在寄主或人工培养中形成子囊壳的那一类，不含VLP，但在致病力低和产生子囊壳差的分离菌中就发现有VLP (Lemaire et al., 1970)，Rawlinson等 (1973) 在一详细的研究中，在*tritici*和*avenae*两变种的培养菌丝中发现等距的、球径为35和27nm的VLP。从种植禾谷类作物2—12年的田中获得的145个分离菌一半以上含有这一种或那一种质粒，但从经过休闲或种植隔绝病害的不感病作物后，初种禾谷类作物的田间获得的11个分离菌没有发现35nm的质粒，只有两个分离菌含有27nm的质粒。VLP与从表现全蚀病衰退的土壤中得出的分离菌，或与致病力弱，或与形态或像溶菌现象一类培养不正常性之间，没有固定不变的相关性。然而，带有一种VLP的分离菌往往比不带质粒或带有两种质粒的分离菌致病性强。菌丝可以通过单子囊孢子分离或从生长于接近其致死温度(30℃)下达24天的培养菌截取菌丝尖端的方法变为不带VLP。质粒可以通过菌丝融合从一菌丝转移到另一菌丝。Baker和Cook (1974, 183页) 认为在华盛顿州东部小麦田土中病毒不像与全蚀病的降低有关系，因为从这些土壤中得到的分离菌当接种于能促使病害发生的土壤中时表现致病力很强。小麦全蚀病菌中的类病毒质粒的重要作用和作用尚需要进一步的研究。

5. 寄主范围

过去，*G. graminis*的三个变种之间始终没有相互区分得很准确，因而在发表寄主范

围时就不免会有一些误差，特别是涉及杂草寄主。这特别符合于*graminis*和*tritici*两变种的情况，它们仅在附着枝性状上能够区别。还要考虑到一种以上菌的混合侵染的可能性。为了判别菌丝体、附着枝类型跟一种特定子囊壳间的联系，在许多情况下必须用菌丝分离菌和子囊孢子分离菌 (如果有它时) 在小麦幼苗上作培养菌接种测定 (Walker, 1972)。如要准确鉴定这些真菌，就需用几种性状，而估价早期文献时，尤须牢记这一点。Nilsson (1969) 通过文献收集，对*avenae*和*tritici*两变种制订出了一个包罗很广的寄主范围名录，而Walker (1973) 则列出了此三变种的地理分布。

(i) *G. graminis* var. *graminis*

这个菌在热带和亚热带地区普遍发生于稻属 (*Oryza*)，在狼尾草 (*Pennisetum*)、钝叶草属 (*Stenotaphrum*) 和其他禾本科杂草上也有过记载。其它禾谷类作物和禾本科杂草可以人工感染 (Walker, 1972, 1973)。据说它可以在香蒲属 (*Typha*) 上发生 (Tullis, 1951)，还有在瑞典，Nilsson (1972) 从小麦田土壤中获得一个分离菌在接种试验时对小麦高度致病。它在各种禾本科杂草的根部、匍匐茎和根颈部可能是很普遍的，特别是在世界上比较温暖的地区。

(ii) *G. graminis* var. *avenae*

燕麦全蚀病菌主要发生于禾谷类作物燕麦属 (*avena*)、大麦属 (*Hordeum*) 和小麦属 (*Triticum*) 上以及发生在许多禾本科杂草上，特别是草皮草剪股颖属 (*Agrostis*) 的几个种上。它在其杂草寄主上，比*graminis*和*tritici*两变种的致病力强 (Turner, 1940; Walker, 1972)，草皮草上的分离菌通常对燕麦致病力很强 (Smith, J. D., 1956; Smith, A. M., 1969)。燕麦的根对 var. *tritici* 的抗病性和对 var. *avenae* 的感病性是由于含有燕麦素甙 (glucoside avenacin) 所致 (Turner, 1960)，此物质抑制 var. *tritici*，但可为 var. *avenae* 的许多分离菌产生的一

种酶(燕麦素酶)所破坏(Turner, 1961)。

禾谷类作物和禾本科杂草在其对 *var. avenae* 的反应上表现变化很大(Willetts, 1961; Hansen, 1964; Weste & Thrower, 1971a), 这个菌在很广的地理范围里被记载为草皮草和其它禾本科牧草的病原菌比记载为燕麦全蚀病的病原菌为多。在苏格兰和威尔斯, 有 *var. avenae* 和 *var. tritici* 一起发生在同一禾谷类作物上的报告(Dennis, 1944; Willetts, 1961)。Weste和 Thrower (1970) 用两变种混合接种, 发现在小麦根部发生的侵染是随机的。他们不能从同一长度的根上分离到这两个变种, 说明没有发生真正的混合侵染, 也说明在根的位置上可能存在某些竞争现象。不同禾本科牧草的种作为禾谷类下茬作物的接种体传带寄主(Carry-over-hort)的效率不同。在英国, Brooks(1965a)发现燕麦草(*Arrhenatherum elatius*)、多花黑麦草(*Lolium italicum*)和剪股颖属的几个种是有效的传带种。

(iii) *G. graminis var. tritici*

Nilsson (1969) 对 WTAF 已提供一个广泛的禾谷类作物和禾本科杂草的寄主范围。在禾谷类作物中, 小麦比大麦感病, 大麦比黑麦感病。在温室测定中, Christensen (1967) 发现, 致病力高的分离对黑麦比对大麦的损害大, 但致病力低的分离菌则得出相反的结果。尽管大多数小麦的栽培品种感病(Nilsson, 1969; Jorgensen & Jensen, 1970), 并且大多数工作者总结认为不存在有利用价值的抗病性(Batler, 1961), 可是有些栽培品种的确表现比其他栽培品种抗病(Nilsson, 1969, 1973; Jensen & Jorgensen, 1970), 这类品种在小麦育种计划中必须予以注意。Butler (1961) 引述 Citerri 发现一粒小麦(*Triticum monococcum*) 抗病程度很高, 接近于免疫, 但其他工作者发现这个麦种感病程度不等(Nilsson, 1969)。栽培品种之间对全蚀病不同反应, 部分原因可能是种子根的数目不同, 及根颈根的出现时间和产生

能力不同(Nilsson, 1969; Asher, 1972a)。在人工接种作抗病性测定中, 接种的时间和接种的部位也能影响所获得的结果(Nilsson, 1973)。

燕麦有时可被形态学上与 *var. tritici* 近似的分离菌侵害(Willetts, 1961; Chambers & Flentje, 1967a; Nilsson, 1969)。由此可见在 WTAF 中可能有各种生理小种。澳大利亚小麦和燕麦上的分离菌已由 Chambers 和 Flentje (1967a) 作了详细的研究。Christensen (1967) 和 Cunningham (1968) 均报导, 有几个分离菌在其原寄主种上比在其它种上致病力高, 专化性强。然而, Christensen (1967) 认为病原菌并未出现生理小种, 而是对感病作物连续栽培的生理学适应。玉米的根能被侵染, 能够给下茬作物传带接种体(Robinson & Lucas, 1967), 还有, 在赤道非洲, 高粱是报告过的寄主(Tarr, 1962)。

禾本科牧草在其对全蚀病的感病性上变化很大(Garrett, 1941b; du Plessis & Nortje, 1951; Brooks, 1965a; Nilsson, 1969), 在英格兰, 在鸭茅(*Dactylis glomerata*)和高羊茅(*Festuca Pratensis*)的留种栽培中看到过严重的全蚀病病片, 雀麦(*Bromus sterilis*)和黑麦草(*Lolium perenne*)也被侵害(Doling & Hepple, 1959)。Sprague & Halisky (1955) 记载了普通雀麦(*Bromus vulgaris*)以及其它几种禾本科牧草在美国遭到全蚀病的严重危害。禾本科牧草在其允许病菌存活和为下茬禾谷类作物建立侵染的能力方面也有不同(Garrett, 1941a; Walker, 1945; Brooks, 1965a; Chambers & Flentje, 1968; Gerlagh, 1968; Chambers, 1971b)。在英格兰, 长根茎的种如剪股颖的几个种和偃麦草(*Agropyron repens*)在小麦田曾帮助传带病菌(Walker, 1945)。为某些作者所作的关于一些禾本科牧草如梯牧草(*Phleum pratense*), 几种黑麦草和鸭茅的抗病性的报告得不到另一些工作者的支持(Butler, 1961)。似乎许多关于禾本科牧草罹严重全

蚀病的报告都与栽培条件(即留种栽培)有关,在天然和长期的草地中关于禾本科牧草严重罹病的报告相对地较少。

在美国华盛顿州, Sprague & Halisky (1955) 在临死的苔属 (*Carex*, 莎草科) 上记载过全蚀病的症状, 并将小花地杨梅 (*Luzula parviflora* (Ehr.) Des, 灯心草科) 列为“*Ophiobolus graminis*”的寄主。后一记载在对原始标本作了核对以后未予证实 (Walker, 1972)。然而, 在英国和欧洲, 苔属上有一类菌具有 *Gaeumannomyces* 的子囊壳还具有分叉附着枝的菌丝体, 但它的致病性, 它同禾本科上的 *G. graminis* 及其变种的关系, 目前尚一无所知。

在无菌条件下, 其它科包括许多双子叶植物的根部侵染和甚至在植株上形成子囊壳已有报导 (Müller-Kögler, 1938; Nilsson 的引述, 1969; Zogg, 1969), 并且有一些证据证明, 在田间这个病菌或许能够在某些这类寄主的根上存活和沿这些根传播, 而并不引起明显的病害 (Chambers, 1971a)。Zogg (1969) 在无菌条件下获得豌豆属 (*Pisum*) 上的根侵染和变色, 但在非无菌条件下则不能获得, 因而讨论到与寄主和非寄主的种有关的土壤微生物因子问题。他提出, 非寄主的根围微生物区系对该寄生物更具拮抗作用 (Zogg, 1969)。

(iv) *Phialophora radiculicola* Cain 及其它 *Phialophora* 近似菌

P. radiculicola Cain 的唯一肯定的寄主是玉米 (Cain, 1952; Mc Keen, 1952)。其它 *P. radiculicola* 名下记载的大多数归入 *Phialophora* 近似菌群的成员, 他们的正确鉴定需要进一步的研究 (Wong & Walker, 在付印中)。

Messiaen 等 (1959) 从法国描述的 *Phialophora* 近似菌发现于玉米、高粱、谷子的根部。在附着枝的分叉上它与 Deacon (1973c) 在英格兰从玉米根部发现的病菌 (分离菌 *G.*) 相似。法国的分离菌在玉米上引起根

的褐变 (Messiaen et al., 1959)。Deacon (1973c) 没有提到他的 *G.* 菌在玉米上的致病性, 只提到它对小麦有弱致病性和对燕麦无致病性。

Scott (1970) 的 *Phialophora* 近似菌在英格兰草地里普遍发生, 并在几种禾本科牧草的根上显然很普遍。虽然它侵染小麦的根 (Scott, 1970; Deacon, 1973c), 但它对小麦或燕麦是不致病的 (Deacon, 1973c)。

病 害

1. 田间引起的病害

(i) *G. graminis* var. *graminis*

这个在 *G. graminis* 已知变种中致病力最弱的菌, 引起水稻根颈鞘腐病 (Ou, 1972), 有时称之为褐色(或黑色)鞘腐病和阿肯色基腐病 (Arkansas foot rot)。侵染发生在基部的叶片和叶鞘, 以菌丝直接侵入或由附着枝侵入。植株从根颈至正好齐水面处发生叶鞘腐烂。虽则幼龄植株可以被害死亡 (Saccas & Fernier, 1954), 然而病害通常是在植株成熟期中发生, 很少引起严重损失。分蘖可以减少并时常只形成一个圆锥花序。可以发生倒伏、圆锥花序发育不全和谷粒不饱满等情况 (Tullis & Adair, 1947; Veeraraghavan, 1962)。被侵染分蘖的基部在叶鞘内侧和茎表面形成黑色的菌丝鞘。子囊壳形成于叶鞘内。水稻品种对病害的抗性不同 (Tullis & Adair, 1947; Ou, 1972)。在瑞典, Nilsson (1972) 从小麦田土中获得一个分离菌, 它在人工接种测定中对小麦、燕麦、大麦、黑麦和几种禾本科牧草高度致病。该菌和其它分离菌显然不同, 其它分离菌在禾谷类作物和禾本科牧草上不引起明显的病害 (Walker, 1972), 虽然在这些寄主上也发生侵染并形成菌丝鞘和子囊壳。这个病菌的分布比它在水稻上引起的和缓病害的分布要远为广泛得多, 可能普遍发生于热带、亚热带和温带几种禾本科杂草的根、匍匐茎、茎和叶鞘上,

这些杂草通常不表现明显的症状。在水稻上种子传播病害的可能性曾有一个报告 (Harris et al., 1962; Noble & Richardson, 1968)。

(ii) *G. graminis* var. *avenae*

这个变种在英国最先是作为燕麦全蚀或白穗病的病原描述的 (Turner, 1940), 它也引起小麦和其它禾谷类作物的全蚀病, 并有很广范围的禾本科杂草寄主, 还引起草皮草的 *Ophiobolus* 病害块片 (*Ophiobolus patch of turf*)。在禾谷类作物上的全蚀症状与下面描述的 *G. graminis* var. *tritici* 所引起的症状相似。

草皮 *Ophiobolus* 病害块片初为小而变白或褪绿的病害块片, 从初起时宽数吋扩大, 边缘带有病草变褐构成的环轮。病片病死的中心部分为禾本科杂草或其他较抗病的禾本科杂草所聚生。根腐烂, 匍匐茎和叶鞘上形成匍走菌丝和暗黑色的菌丝垫, 子囊壳常形成于叶鞘内 (Smith, 1952, 1956, 1965)。病害在秋冬季节最明显。此病可因施石灰而受到促进, 应用含汞的化合物 (Smith, 1956)、氯丹和硫铵 (Gould et al., 1966) 则得到成功的防治。在苏格兰曾怀疑随草籽而进行的种子传病 (Smith, 1960; Noble & Richardson, 1968)。

(iii) *G. graminis* var. *tritici*

这是引起小麦全蚀病的变种, 以前在文献中被认为是 *Ophiobolus graminis*。禾谷类作物和禾本科杂草的全蚀病英文名也叫 *deadheads* (死穗病) 或 *Whitehead* (白穗病), 法文名为 *piétin* (脚腐病) 和 *pied noir* (黑脚病), 德文名为 *Schwarzbeinigkeit* (黑腿病) 和 *Ophiobolus Fusskrankheit* 全蚀菌脚腐病, 荷兰文为 *Ophiobolus-voetziekt* (全蚀菌脚腐病), 以及其它名字。症状随土壤条件、季节、寄主和国家而变化。根腐在植株整个生长阶段都可以发生。幼苗和幼龄的植株可以成片枯死 (“全蚀”), 较大的发育不良的植株可以形成不整齐近园形的病片。分蘖通常减少并且被感染的植株近成熟时可表

现花序变白死亡 (“白穗”), 特别是在干热的条件下, 当根颈根的发育受到抑制和由于根的早期腐烂而引起的缺水严重的时候 (White, 1947)。在英格兰, 全蚀病严重罹病的危险冬播谷物比春播谷物尤甚 (Slope & Cox, 1966), 曾提出, 这可能部分是日照长度的作用 (Wilkinson, 1970)。然而, 当根颈根受侵染时, 春播和冬播作物上都可造成严重的损失 (Slope & Cox, 1966)。

较分散和普遍的感染引起产量的全面降低, 其重要性已得到确认, 有时甚至没有其他明显的症状也可以减产。在南澳大利亚, Stynes 和 Wallace (1974) 报导, 虽然 1972 年生长季没认为全蚀病是个问题, 也没有出现回枯和白穗的症状, 但该年平均减产仍在 9%。被侵染分蘖的基部因暗黑色菌丝鞘而变黑的现象经常存在, 但其发展程度随季节和气候而变化很大。变黑也可能由其它真菌引起 (Walker & Smith, 1972), 因此, 用它作为全蚀病的诊断特徵时必须注意。

(iv) *Phialophora radiculicola* 及其近似菌

在加拿大 *Phialophora radiculicola* Cain 引起玉米的轻缓根腐 (McKeen, 1952)。植株在苗期开始就可被害, 在根部可见到繁茂的具有隔膜的褐色匍走菌丝。透明的侧枝侵入根部并且常常形成木质结节 (*lignituber*)。根的皮层迅速布满菌丝体, 最后形成褐到黑色的细胞群和组织变色条。小根的基部往往发生坏死。病菌在生长季的任何时间都可以侵害玉米的根部, 虽然它是一个侵袭性的寄生物, 但它仍然是个致病力较弱的病原物。怀疑它在玉米根分解中的重要性是帮助紧密跟随它的真菌如 *Pythium arrhenomanes* Drechsler 和 *Fusarium* spp. 这样的菌造成根部更广范围的坏死。

以上讨论过的其它 *Phialophora* 近似菌好象都是各种禾本科植物根部的非致病寄生物。尚无它们引起严重病害的报告。Messaen 等在法国记述了玉米上的真菌在根部引起褐至黑色的条纹, 并且常常在根和茎的交

接处产生坏死斑。Deacon (1973c) 在英格兰从玉米上得到的 *G.* 分离菌好象同法国玉米上的病菌相同。

2、侵染

(i) 发展

以 *var. avenae* 和 *var. tritici* 作接种, 应用洋菜、麦秆、谷粒、玉米粉砂和土壤上的培养菌进行都获得成功, 所得结果因培养基和试验条件而变化很大。Nilsson (1969) 对接种技术作了详细探索。

一般认为, 子囊孢子在禾谷类作物全蚀病的传播中通常不起多大作用。Gregory 和 Stedman (1958) 发现, 至少 0.01 吋的雨量对子囊孢子的释放是必需的, 在田间两小时之内降雨量为 0.05 吋的情况下获得最高含量 3700 个孢子/立方米空气的结果。完熟的孢子 5 小时的保湿即可全部释放, 但是几天内又有另一组孢子成熟。从两个生长季的捕捉来看, 子囊孢子主要在秋季捕捉到 (Gregory & Henden, 1967)。由于微生物的竞争作用, 子囊孢子在未消毒的土壤中对禾谷类作物根的侵染好象不大可能发生 (Brooks, 1965b), 但在消毒的土壤中 (Garrett, 1939; Brooks, 1965b; Weste, 1972) 或暴露在土壤表面的种子根上 (Brooks, 1965b), 由于在这里微生物的竞争作用已被降到最低点因而可以发生侵染。在尼得兰, 在开垦的圩田内的谷类作物上发生侵染 (Brooks, 1965b; Gerlagh, 1968) 因为在新开垦的土壤中微生物的数量和活动都很低, 所提供的竞争作用很小。Gerlagh (1968) 充分证明了圩田里的侵染顺序, 先是侵染圩土里集生的杂草, 种上的复盖植物芦苇 (*Phragmites communis* L.), 继后就侵染禾谷类庄稼。

var. tritici 和 *var. avenae* 两个菌, 子囊孢子芽管从分生区侵入根毛和表皮 (Weste, 1972), 导致木质部的堵塞和根的死亡。中柱的侵入造成褐变和往往引起幼苗死亡 (Turner, 1961; Weste, 1972)。侵染可能发生在没有表现症状的植株根部并且病菌常

常在数月以后能从被侵染的根部分离出来 (Weste, 1970b)。

在田间, 土温 12—20℃ 有利于对根的侵染 (Butler, 1961)。在土中, 侵染单位或侵染碎片可能是带菌的寄主残片, 幼苗饵诱技术 (Seedling baiting technique) 已被用来测定它们的数量 (Hornby, 1969a; Hornby, 1971)。MacNish, Dodman 和 Flentje (1973) 以土壤钻取柱样 (Soil Core) 用小麦幼苗饵诱, 经过四周的生长以后每个柱样上幼苗根被侵染的百分率作为土壤中 *G. graminis var. tritici* 接种体的主要量度标准。柱样间的差异可由在全蚀病气内从植株残留物处钻取柱样而得到减少, 这就为实验工作提供了能够再现的、高菌量而又合理均一的接种体。在 Hornby 的观念中, 原本不企求计算出侵染碎片的数目, 而是把每一个柱样作为一个单位代表具备引起一定病害水平的接种强度。在柱样幼苗试验中混合土样引起病情的略为下降 (MacNish, 1973a), 大概是由于接种体为表土稀释所致。分级过筛 (筛目从 5 到 0.5 毫米) 明显逐级降低接种体的强度水平, 但是如果让测定植株生长到成熟的话, 较细的筛出物在这些植株上可以造成病情的增加 (MacNish, 1973a)。这可能是由于使根和较细的接种体碎片接触了较长的时间和这类接种体碎片的接种强度较低所致。这类病菌特别是与大于 420 微米 (Hornby, 1968) 的有机碎片 (Gams & Domsch, 1967, 1969) 结合在一起。由于这类病菌很容易扩展到它们寄主根系的整个表面, 即使是侵染碎片在土壤中的群体数量较低也能造成病害的严重发生, 这和土壤传染的病原物如 *Fusarium spp.* 和 *Thielaviopsis basicola* (Berk. & Br.) Ferraris 正相反, 后一场合下大量的接种体对严重发病是必要的 (Baker & Cook, 1974)。

类似的幼苗测定法被 MacNish (1973b) 用来检查小麦根茬中的 *G. graminis var. tritici*。在塑料管内将两粒种子放在根颈碎片上并用土复盖。以这个测定结果与肉眼评

定的根茬感染相比较,表明肉眼评定大大低估了感染水平。其他检查根茬感染的方法,如病菌的分离或子囊壳的产生都远不如幼苗生物测定理想。MacNish和Dodman(1973a)发现,用根茬幼苗生物测定比用土壤柱样幼苗生物测定测得的发病率更可靠。种子根和根颈根、根颈下的节间和胚芽鞘的侵染可由细的侵染丝(小型菌丝, Fellows, 1928)产生,这种细的侵染丝由较粗、颜色较深的匍走菌丝生出(Garrett, 1934; 大型菌丝, Fellows, 1928)。附着枝和平面菌丝在叶鞘、匍匐茎和茎秆上发展并引起大量侵染(Walker, 1972),它们也能够接种幼苗的胚芽鞘上繁茂地发展。在被侵染的细胞内,纤细的侵染丝通常被加厚的鞘环绕着(木质结节, Fellows, 1928)。木质结节也能够因各种其它菌的侵染而引起(Young, 1926, 如胼胝),因而不能作为全病蚀和相关病害的诊断性状。对于var. *tritici*来说,植株生长于短日照下,根中柱的侵染会加重(Wilkinson, 1970)。

在对var. *tritici*侵染根的早期阶段的研究中,应用埋片技术, Brown和Hornby(1971)观察到菌丝在根毛区反复分枝形成细胞簇。继之以纤细的侵染丝侵染根毛,此侵染丝是由根毛表面上类似附着胞的结构上发展而来的。五天后,许多根毛被侵染,并且菌丝有时从被侵染的根毛上穿出伸入土中。随后,种子根的根轴发生侵染,根毛区内被侵染的根毛和病菌的细胞簇溶解。九天后,差不多没有未溶解的细胞簇和根毛保留下来,匍走菌丝开始沿根的表面发展。二十五天后,它们已发育得很好。

应用自然感染的寄主组织作为接种体, Brown和Hornby(1971)发现,细胞簇的形成和根毛的侵染因带菌的寄主碎片大小的增加而减少。他们指出,根侵染发生以前, *G. graminis* var. *tritici*有一个短暂的供给营养的阶段,并指出,带有大量营养贮备的接种体,没有细胞簇的广泛发展和根毛的被侵染

也能够侵染根部。在没有寄主根存在的情况下,人工接种体中的活动菌丝体和活跃生长着的菌丝产生繁茂的瓶梗丛和瓶梗孢子。他们提出,侵入的细胞簇和瓶梗丛可能是同源的结构,发育成这个结构或那个结构的过程则取决于环境因素,特别是寄主的存在与否。

(ii) 侵染的测定

侵染是以发病率(被侵染植株的百分率)、严重度(每个植株被侵染的根的数目和百分率; Rothamsted Experimental Station Reports, 1962; Slope et al., 1973)、病情指数(Zogg, 1951; Nilsson, 1969)或根上匍走菌丝的生长量(Garrett, 1934, 1936)来测定的。病害对种子根、根颈、根颈下的节间和地上部的影响都应分别予以记录(Nilsson, 1969)。产量的最大损失好象与根颈的被害有关(Garrett, 1942; Rothamsted Report 1963—66)。Asher(1972 a, b)发现,在小麦和大麦上,种子根的侵染是同样严重的,降低了幼苗的干重、叶面积和水分含量,减少了分蘖的数目。同化产生的营养重新分配给根系未被损害的部分,特别是正在发育的根颈根,所以种子被侵染的植株比健康的植株产生更多的根颈根。这种影响对大麦尤为显著,这可以部分地说明所报告的大麦在田间对全蚀病的相对耐病性。在南澳大利亚, Stynes和Wallace(1974)发现,在干旱季节,小麦主要依靠它的种子根吸收水分,如果被var. *tritici*侵染,那么这些根的效率可能会大大降低。

谷物产量的降低与以根变色为根据的病害等级密切相关(Nilsson, 1969), Slope(1967)以及Rosser和Chadburn(1968)对谷物产量和植株感染率求出了显著的回归系数。应用发病率-产量回归, MacNish和Dodman(1973a)制作了表示南澳大利亚两个地点各试验区的*G. graminis* var. *tritici*估计水准线形图。他们用根残茬的幼苗生物测定法计算发病率。结果发现(MacNish &

Dodman, 1973b) 发病率-产量图线法让包在中等发病率地块里的那些分散的严重发病点漏计。在应用这个图线技术时, 很重要的是没有其它病原物的存在和所包括地区的土壤必须一致。Slope等(1973)指出对于有些全蚀病的土壤, 气候和土壤条件影响产量有时比病原物的影响更为严重。

3、土壤和栽培条件的影响

关于土壤和栽培条件对这类病害的影响, 大部分工作是在小麦全蚀病上进行的, 因而以下这一节主要是以这一病害为对象进行阐述的。虽然涉及到许多因子的相互作用, 且一个因子的改变能导致若干其他因子的改变, 但仍然作了分别讨论它们的尝试。

(i) 对病害的影响

(a) pH 小麦全蚀病通常在比较疏松的土壤中发生较重(Butler, 1961; Cook et al., 1968), 且一般随pH提高和肥力下降而加重(Garrett, 1942)。由 var. *avenae* 引起的草皮 *Ophiobolus* 病害块片可因施石灰而加重(Smith, 1965)。在关于各种氮源对土壤和根围 pH 以及对全蚀病发展的影响的详细研究中, Smiley和Cook(1973)发现, 应用高比率的 NH_4^+N ; NO_3^-N 全蚀病之得以减轻与根围 pH (rhizosphere pH, 以下简称 pHr) 下降有关, 而不是与大范围土壤的 pH 有关。在未消毒的土壤中, pHr7 以下病害的严重度降低, 在 pHr6.6 以下病害的严重度更是大大降低。在用溴甲烷熏蒸的土壤中, 病害只在 pHr5 以下降低。Smiley和Cook(1973)得出结论, pHr5 以下, pH 对病害有直接的抑制作用, 而 pH 在 5 到 6.6 之间, 在未消毒的土壤中, pH 的作用是间接的, 是生物因子限制了病害的发展。 NH_4^+N 的吸收降低 pHr, 而 NO_3^-N 则增加 pHr, NH_4^+N 对病害的防治作用可由土壤增施石灰而抵消。 NH_4^+N 增加根围中 *Pseudomonas putida* 的群体数量(Baker & Cook, 1974), 而根围的改变似乎不是有利于病原物就是有利于其拮抗体。Smiley 和 Cook(1972)详细记述了当测定和应用土壤

pH 时必须考虑到的一些因子。

(b) 温度 长期以来已知潮湿的土壤条件有利于全蚀病的发展, 特别是在下半个生长季(Butler, 1961; Price, 1970)。在美国太平洋西北岸, Cook 等(1967)报导全蚀病随灌溉小麦英亩数的增加而增加。这与不同湿度条件下病菌的生长有关(Cook, Papendick & Griffin, 1972)。他们发现, *G. graminis* var. *tritici* 在湿度水准最高时 (-1.2 到 -1.5 巴) 生长最好, 在 -20 巴时生长速度减半, 而在 -40 到 -50 巴时则生长停止。在有度量控制湿度水准的土壤中真菌沿麦秆的直线生长, 和在渗透压控制水分潜能的洋菜基上真菌的径向生长, 均同样表现这种关系。土壤和植物的水势能对根和土壤传染的病害的作用已由 Cook(1973) 以及 Cook 和 Papendick(1972) 作了详细讨论。

(c) 通气 Smith 和 Noble(1972) 在培养研究中对 *G. graminis* var. *graminis* 和 *G. graminis* var. *tritici* 作了比较, 发现两者均对低的氧分压耐力很强, 在氧分压降到 0.02 大气压前, 在洋菜基上的生长一直不受限制。他们得出结论认为像这种程度的缺氧似乎对这类真菌在土中的生长不会成为限制因子。甚至在水稻淹水灌溉的情况下, var. *graminis* 仍然能够获得来自大气通过叶部由植株转运而到达根及其周围的氧。

两个变种对二氧化碳似乎都非常敏感, 当 CO_2 的分压略微增加超过 0.0003 大气压时就会限制他们在洋菜基上的生长(Smith & Noble, 1972)。两个变种菌丝体的自溶分解发生在 $\text{O}_2:\text{CO}_2$ 逆增长的情况下, 在 0.13:0.08 大气压到 0.09:0.12 大气压的范围内最为显著(Smith & Noble, 1972)。其原因尚不清楚。如果这种情况发生于自然界, 即使 $\text{O}_2:\text{CO}_2$ 比率的轻微变动也可以限制敏感真菌的存活。Ferraz(1973)发现在未处理的土壤中、在用 1% 牧草粉改良的土壤中以及用牧草粉改良而土中的二氧化碳不断被碱性吸收剂除去的土壤中, 当 pH 在 5—8 的范

国内, *var. tritici* 在土中小麦根上的生长均可得到促进。在不存在碱性吸收剂的情况下, 在 pH 5—8 的范围内, 牧草粉的抑制作用一般增加, 所以这种情况是重碳酸根离子的作用, 而不是由于不溶解的二氧化碳所致。然而, 在 pH 5—8 的范围内重碳酸根离子的活性增加还是不能超过增加 pH 值而对真菌生长有利的其它因素的作用。因而这两方面的作用似乎是完全没有联系的, Ferraz (1973) 于是修改了 Garrett (1936) 的假设, Garratt 的假设是将两者联系在一起的。

(d) 肥料 Garrett (1948) 研究了禾谷类作物的营养与避病和抗病之间的相互作用。应用大麦作试验, 他发现全蚀病在根上的侵染可因施 N (硫酸铵) 和施 NPK 全肥而减轻。然而, 在对病菌极为有利的条件下, NPK 也可得出高的发病等级, 而 $PK \frac{1}{3}N$ 则又可使其降低。他得出结论, N 的作用是双重的: (i) 它增加了个别根对侵染的内在感病性; 和 (ii) 它由刺激新的根颈的产生而促进了避病。

近年, 发表了一些关于肥料, 特别是氮肥的作用的论文。Huber 等 (1965) 在关于作物残体、氮和作物病害的一般综述中, 指出氮源以及硝化循环的重要性。Smiley 和 Cook (1973) 发现全蚀病可因高的 NH_4^+N : NO_3^-N 比而减轻, 特别是在硝化作用由于应用 2-氯-6- (三氯一甲基) 吡啶 (氮肥增效剂 24, N-Serve 24) 而减慢的情况下尤其如此。Huber 等 (1968) 应用 NH_4^+N (硫酸铵) 降低冬小麦的全蚀病, 秋施要比春施对病害的降低更为显著。然而, Huber (1972) 在春小麦上发现, 春施 NH_4^+N (硫酸铵) 降低全蚀病, 而秋施反而促进了病害。他对这些结果解释为可能是硝化作用速率不同所致。在冬季, 硝化作用的速率较低, 氮保留在 NH_4^+ 状态的时间较长, 因而降低了全蚀病。而对春小麦来说, 土温比较高, 硝化作用比

较迅速, 结果使秋施的 NH_4^+N 转化为 NO_3^-N , 因而对全蚀病的作用较小。Huber 和 Watson (1972) 指出, 虽则在灌溉的小麦上全蚀病可因 NH_4^+N 而减轻, 但施用的时间很重要, 由于秋施 NH_4^+N 容易被硝化。然而, 在干燥旱田缺氮条件下, 晚秋增施 NH_4^+N 却可使全蚀病减轻, 由于低温已使硝化作用的速度降低。施用氮肥增效剂可使硝化作用的速度保持在较低水平 (Smiley & Cook, 1973), 从而获得全蚀病的实际防治 (Huber & Watson, 1972)。病害的防治效果可能由多种因子联合所致, 包括增加根的生长、增加了寄主的抗病性、改变了病原菌的致病性、以及改变了土壤微生物的区系 (Huber & Watson, 1972)。 NH_4^+N 的作用之一似乎是使寄主的抗病性有所增加, 表现在被侵染的组织较少, 而 NO_3^-N 则似乎增加对 *vay. tritici* 的感病性 (Huber & Watson, 1972)。肥料对禾谷类根的解剖学上的可能作用已由 Nilsson (1969) 加以论述。

NH_4^+N : NO_3^-N 比率与其它肥料间关系的重要性已作过研究。Hornby 和 Goring (1972) 用冲洗过的砂壤土作盆栽试验, 土中的硝化作用用氮肥增效剂抑制, 当与无营养的处理相比, 发现不管加 NH_4^+N 或加 NO_3^-N 都降低全蚀病和根变色。在缺 Mg 的情况下, 施 NH_4^+N 的植株全蚀病很少, 但当加入 Mg 时, 全蚀病和根病斑以施 NH_4^+N 的最严重, 施 NO_3^-N 的介乎中间, 混用两种形态 N 的则最轻。增施像厩肥这样的氮肥, 好多种土型中的侵染都增加 (Amelung et al., 1971)。

寄主种之间的差别也有过记载。在丹麦, $Ca(NO_3)_2$ 以 124 公斤/公顷用量在冬小麦上施用加重了全蚀病, 而当 77.5 公斤/公顷用量时则无作用 (Stetter, 1971a)。一个近似的用量 (70 公斤/公顷) 在大麦上减轻了全蚀病。Stetter (1971a) 还报导, 在冬小麦上施过磷酸盐 P 肥 (20 公斤/公顷) 和 K