

植物侵染性病害原理

下 册

埃·高又曼 著

农 业 出 版 社

植物侵染性病害原理

(下 册)

埃·高 又 曼 著

曾 士 迈 等譯

裘 維 蕃 校訂

农 業 出 版 社

內 容 提 要

本書系根據瑞士埃·高又曼博士所著“植物侵染性病害原理”一書的第二版俄譯本和初版英譯本譯出，并按德文原版校訂。主要內容是論述植物對侵染性病害的抗病性問題，包括侵染、侵染鏈、病原物的寄生適應性、寄主的感病性、發病、植物侵染性病害的防治等。可供植物保護工作者、植物病理學研究工作、農業科學工作者及農業高等院校師生參考。

參加本書翻譯工作的為北京農業大學曾士迈、李季倫、宋大康、章一華、徐孝華、陳貴雲、秋原渤、梁平彥、吳克陽、褚菊征、徐錫琳、林伯蒼、朱慧貞、李學書、朱之墀等同志（以上姓氏按工作量排列）；校訂者為北京農業大學裴維蕃教授。

PFLANZLICHE INFEKTIONSLEHRE EHRBUCH
DER ALLGEMEINEN PFLANZENPATHOLOGIE FÜR
BIOLOGEN, LANDWIRTE, FÖRSTER
UND PFLANZENZÜCHTER

VON

ERNST GÄUMANN

O. PROFESSOR FÜR SPEZIELLE BOTANIK
AN DER EIDG. TECHN. HOCHSCHULE IN ZÜRICH

Mit 467 Abbildungen und 107 Tabellen im Text

Zweite, umgearbeitete Auflage

VERLAG BIRKHAUSER, BASEL

植物侵染性病害原理(下册)

〔瑞士〕埃·高又曼著

曾 士 迈 等譯

裴 維 蕃 校訂

*

農業出版社出版

(北京西總布胡同7號)

北京市書刊出版業營業許可證出字第106號

中華書局上海印刷廠印刷 新華書店發行

*

850×1130 1/32 113/4 印張 續頁4頁 231,000字

1958年10月第1版

1958年10月上海第1次印刷

印數：1-3,100 定價：(10) 2.20元

統一書號：13144.36 58.9.京登

下 册 目 录

第四章 寄主的感病性

(一) 寄主的先天感病性	394
I 拒受性的物質因素	398
第一節 抗侵襲力	399
一、縮短感病組織暴露的時間是抗侵襲力的因素	399
二、縮短感病器官暴露的時間是抗侵襲力的因素	402
三、植物的生長習性是抗侵襲力的因素	405
第二節 抗侵入力	406
一、表皮層的結構是抗侵入力的因素	407
二、氣孔的構造是抗侵入力的因素	408
第三節 植物的抗擴展力	409
一、細胞壁的一般抗擴展力	410
二、栓櫟組織是抗擴展力的因素	413
三、組織內營養物質含量不足是抗擴展力的因素	416
四、寄主細胞內生長素含量不足是抗擴展力的因素	418
五、細胞液的酸度是抗擴展力的因素	421
六、細胞汁液的滲透壓是抗擴展力的因素	423
七、細胞中的抗菌物質是抗擴展力的因素	425
第四節 植物的抗毒力	433
II 寄主的保護反應	434
第一節 嚴格意義的保護反應	436
一、抗侵染的保護反應	437

1. 自动的抗侵染保护反应	438
(1) 原生质的保护反应(439) (2) 坏死的或早死的保护反应(452)	
2. 诱导的抗侵染保护反应	476
(1) 在病原物本身的影响下寄主的敏化作用 (与侵染相联系的保护反应)(477) (2) 在病原物新陈代谢产物影响下的寄主的敏化作用(488)	
3. 抗侵染保护反应的机制	495
(1) 获得性凝集素是抗侵染保护的因素(497) (2) 获得性溶素是抗侵染保护的因素(499) (3) 获得性噬菌体是抗侵染保护的因素(499) (4) 获得性病毒抗体是抗侵染保护的因素(501)	
二、抗毒素保护反应	503
1. 组织限制反应是抗毒素保护的因素	507
2. 流胶的限制是一种抗毒素保护因素	519
三、诱发的耐病性	523
第二節 被动免疫	533
第三節 保护反应和免疫性	533
Ⅲ 感病性的遗传	539
(二) 外界环境引致的感病性的改变(寄主的诱病因质)	543
第一節 寄主感病性在个体发育中的改变	548
第二節 生活力对于寄主感病性的影响	566
第三節 营养对寄主感病性的影响	572
第四節 环境温度对于寄主感病性的影响	584
第五節 水分对于寄主感病性的影响	601
第六節 光线对于寄主感病性的影响	609
第七節 空气中二氧化碳含量对于寄主感病性的影响	615
第八節 土壤的性质对寄主感病性的影响	618
第九節 嫁接对寄主感病性的影响	620
第十節 初次发病对于寄主感病性的影响	625

第十一節 伤损对寄主感病性的影响	634
------------------	-----

第五章 發 病

第一節 概述	648
一、有症狀和無症狀的發病	649
二、侵染和發病的範圍	651
三、病原物和寄主在症狀形成中的重要性	658
四、環境對於症狀和發病過程的影響	664
第二節 發病在形態-解剖上的表現	667
一、寄主在生長和形態上的擾亂(畸形學)	667
二、寄主在解剖組織上的擾亂(病理解剖學)	685
第三節 發病的生理表現(病生理學)	689
一、能量代謝的擾亂	694
二、碳水化合物代謝的擾亂	703
三、蛋白質代謝的擾亂	708
四、礦物質代謝的擾亂	712
五、水分平衡的擾亂	712
六、細胞化學的擾亂	720

第六章 植物侵染性病害的防治

第一節 侵染的預防措施	724
第二節 誘病因質的預防	729
第三節 治療措施	730
引述文獻	733

原书缺页

原书缺页

原书缺页

第四章 寄主的感病性

任何一个植物有机体都是在一个沾染微生物的环境中成長起来的。因此，它經常是和致病微生物相接触的。植物及其与微生物之間的相互作用是一种原始的系統發育上的要求，最主要的部分是生理化学代謝作用上的要求。如果植物能在病原物的威胁下保衛自己，那么这个个体就能繼續生存下去。

但是，为什么在病原物經常威胁下，而大部分植物能繼續存在呢？在前一章中已从病原物方面說明了建立寄生关系所需要的条件，現在，將从寄主方面来研究这种关系。病原物的寄生特性与寄主方面相似的或相反的特性是相应的（像鉛板对于紙型或鑰匙对于鎖那样）。因此，病原物反应寄主的刺激的能力与寄主發出刺激的能力是相适应的，依此类推。

因此，正如病原物要求一个相宜的寄主一样，作为一个寄主的首要条件便是对于相宜病原物应具有一种亲和力。只有当真菌孢子获得了落在亲和性植物上的机会而萌發后，才有侵入以至定殖的可能。只有在这种場合，某种植物才有感病性及抗病性的問題。那些無亲和性的植物对这种萌發中的病原物來說是沒有意义的。我們不能說山毛櫸对于小麦銹病是“抗病”的，因为它对这种真菌的生存來說，就像一塊石头一样。

假如侵入成功并“建立”了侵染，那么我們就把这有关的个体叫做感受侵染的，或对病原物來說叫做接受的。如果侵染导致到遍發状态，那么我們把这一寄主叫做遍受性的 (Generalization)；如果导

致了病害的發生，我們把這一個體叫做感病的 (Krankheitsanfällig) 或受病的 (Krankheitsbereit)；在潛伏 (隱蔽的，無症狀的) 侵染的場合 (例如在 *Melilotus officinalis* 上的烟草環斑花葉病毒) 寄主植物只有侵染感受性及遍受性，但是沒有感病性。這樣的植物對於這種病原物是耐病的 (Tolerant)。

在同樣的條件下其他個體可以發病，而這一病原物不能定殖，那末我們稱之為不感病的、不敏感的、抗病的或反抗的。這兩個否定，“不感病性”和“不敏感性”，是異名同義詞，而“抗病性”這一名詞並不帶有其確切的意義。“感病性”基本上是被動狀態，“抗病性”有主動的保衛的意義。再者對某一病菌的感病性或抗病性不是植物的兩個交替性狀，而是植物反應的兩個極端。在高度感病的一端，病原物毫無阻礙地侵入寄主，寄主好像是一個中性的被動的基物。在高度抗病的另一端，病原物完全不能發展。在上述的兩個極端中，具有一系列或多或少感病的中間類型，在這一範圍中病原物的生長達不到最適點。

在產毒的病原物方面應該進一步區分植物對病原物本身的感病性及對它的毒素的敏感程度①。

下述諸例可以作為衡量不同感病程度的標準。

1. 病害的症狀，侵染類型，反應類型或感病類型。根據 Stakman 和 Levine (1922) 最初的資料，很多植物侵染性病害的寄主反應可以按一定的數目字分成等級，現時這種分級方法已為國際上所承認 (圖 265)。當然每一個病害的定級標準的擬訂應不斷地修正和改善，但下述的例子對分級法將提供一個一般性的概念。

類型 i —— 免疫型或不受侵襲型。不引起植物的侵染，組織保持健全，外表沒有表現任何反應或變色的痕跡。“免疫”這一名詞也用來表示最高度抗病的類型。

① И. И. Мечников 第一個很詳細地論證了這種情況。參考“傳染病的不受病性”，СПБ, 1903。——俄譯本校者注

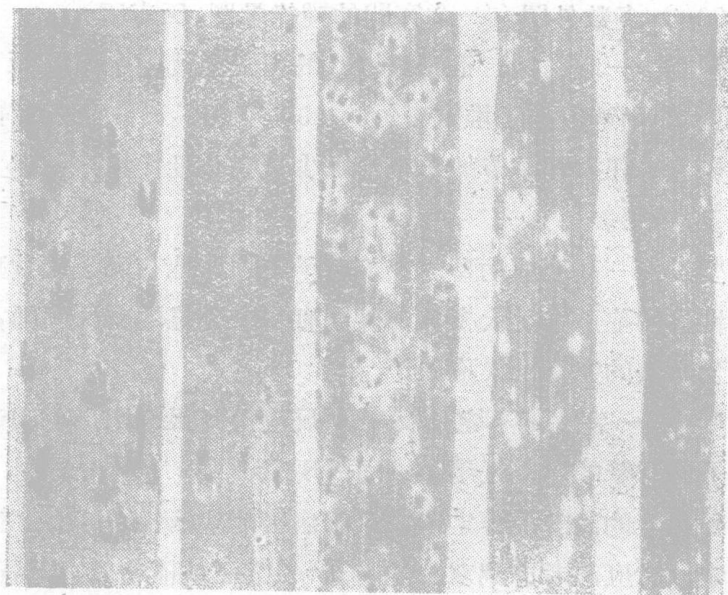


圖 265 叶銹病菌 (*Puccinia triticina* Erikss.) 对于不同小麦品种的反应类型。用作小麦感病性的标准,在原文中有說明。放大 3 倍。(根据 Mains 和 Jackson, 1926)

类型 0 —— 高度抗病型。在植物上建立了侵染,誘發了褪綠或坏死性斑点,但在斑点中病原物并不形成繁殖体,(它与重侵染不同,称之为輕微侵染 Subinfektion)寄生物不能繁殖,因此受侵植物沒有傳染性。在此类型中可划分为以下的亞类。00: 在显微镜下才能看到的斑点; 0a: 小的坏死性褐色斑点,中間不凹陷; 0b: 直徑 2 毫米的斑点,中央凹陷,依此类推。

类型 1 —— 抗病型。在侵染区中,形成了小量的子实体;但沒有完全世代:在銹菌中为極小的夏孢子堆,在白粉菌中为小型的粉孢子層。其中分为两个亞类: 1a 为 0a 类型的侵染斑点; 1b 为 0b 类型的侵染斑点。

类型 2 —— 弱感病型。这一病型的不完全世代比类型 1 發育得較好,但仍沒有达到应有的大小(例如,夏孢子堆的直徑应有

150—300 μ),多数外圈有一个寬闊的褪綠暈圈(反应圈)。

类型 3——感病型。不完全世代的孢子堆發育中等以至强烈,大小中等,例如銹菌孢子堆寬度約为 250—500 μ ,叶片上具有褪綠坏死性的变色。在生長季节的末期形成少量完全世代的孢子堆(例如銹菌的冬孢子)。

类型 4——高度感病型。全部叶子上均匀地布滿了大量巨大的不完全世代的孢子堆。大多数在外圍有一个褪綠的弱反应圈,生長末期發生大量的完全世代孢子。

类型 x——寄主的不定型反应。反应类型很不明确,因为病原物單孢子所誘發的反应区屬於不同的反应类型。

这种定級的設計是鑒定寄主对于病害的感病性的最精密的标准。在定級时應該考虑到双方的特点:一方面是植物病害过程,包括着寄主的敏感程度(Sensitivity)及病原物的侵入能力,这种能力是以孢子形成的强度来測定的。但是,这样的等級仅仅在病菌和寄主的配合有高度的分化时才能适用,而且只有在純系生理小种侵染下才能适用。因此,在寄主的反应不很明确和多种生理小种混合侵染的条件下,更簡要的标准使用来确定植物的感病性。

2. 侵染数限。如果为了誘發 Jenkins Club 小麦使 60% 受腥黑穗病,則每一个植株上需要 5,000 个左右的孢子,那么在同样条件下,Marquis 小麦需要 100,000 个左右的孢子,即比前者大 20 倍(圖 57)。由此可見,前一种品种比后者更为感病。

3. 病原物孢子形成的强度。在黑穗茶藨子(*Ribes nigrum* 的每一平方厘米叶面上,能形成 2,600,000 个銹菌的孢子,而在 *Ribes lacustre* 叶上每平方厘米只形成 45,000 个孢子,因此 *Ribes nigrum* 比 *Ribes lacustre* 更为感病。

4. 病原物孢子形成的时期。紫草科植物 (*Echium vulgare* L.) 对白粉病菌 [*Erysiphe horridula* (Wallr.) Lév. f. sp. *echii-myosotidis*

Blumer, 1933] 最为感病, 因为在这种植物上病菌侵入后 6 天, 即大量产生孢子 (不仅是几个不成熟的孢子!) 在琉璃草 [*Omphalodes linifolia* (L.) Moench.] 上经过 9 天后形成孢子, 而在 *Cerinth* 属植物上需要经过 25 天, 在母忘草 (*Myosotis*) 上要经过 4 星期。在一个马铃薯品种上, 晚疫病菌 [*Phytophthora infestans* (Mont.) de By.] 经过 2—3 天便形成孢子, 它比另一个需要经过 7—11 天形成孢子的品种更为感病, 两种环境条件却同样地适合于病原物的发育。

5. 病害过程的严重程度。在温暖气候的条件下, 番茄和烟草受导管细菌 *Pseudomonas solanacearum* 侵染后几天, 植株即死亡, 它们比野生茄科杂草更容易感染这种病害, 而杂草上 [輔助寄主 (Nebenwirt)] 即使在同样的条件下, 也只引起轻微而缓慢的病害。

6. 产量的降低。一个马铃薯品种由于受到晚疫病的侵染而减产 50%, 它在同样条件下产量仅损失 20% 的另一个马铃薯品种更为感病。

7. 病情指数的算法 (disease index)。估计植物受病性的方法是將各种不同质的病症统一起来, 也就是说, 把它们划一为共同的单位, 因此可以用一个数值来表示受病程度的总量 (Greaney, 1938; 無名氏, 1948)^①。估计禾谷类作物莖基腐病侵染的程度, 初生根 (P), 次生根 (S), 莖基 (H), 可以互不相关地按照下列公式分級:

0 = 健康的 [見圖 250 (1)]

1 = 顏色發黃

2 = 顏色由黃變褐, 个别發生褐色条紋和斑点 [見圖 250 (3) 的次生根]

3 = 深褐色, 局部粉腐 [見圖 250 (2) 的主莖]

^① 这一公式的形成目前形式, 在 1948 年以前已由麥維蕃加以完成, 全文在 1947 年曾在美国植病年会 (芝加哥) 上宣讀, 可参考 *Journal of Agricultural Research*, 78(12): 589—615, 1949。因此, 1948 年無名氏發表这一公式可以說是不相联系的偶同。——中譯本校者注

4 = 死亡[見圖 250 (2)的初生根]

按照下列公式計算病情指数(K):

$$K\% = \frac{P + S + H \text{ 的总数} \times \left(\frac{\text{每种受病程度}}{\text{样本的数目}} \times \text{受病程度} \right)}{12 \times \text{調查植株的总数}} \times 100$$

当植物全部健康时病情指数等于零,在植物全部死亡时,病情指数为 100%,例如,按照以上公式,已經計算出表 44 中所列的植物的受病程度。

这种关于寄主誘病因質的資料,只有对植物个别器官或部分来說是正确的,而对个别植物种或品种却不是这样。例如,馬鈴薯塊莖对晚疫病的感病性經常比莖叶的感病性为高,在 Flave 品种內,莖叶比塊莖更感病,而 Ackersegen 品种,恰恰相反,塊莖比莖叶更感病,在 Bintje 品种里,莖叶和塊莖是同样感病的。禾本科作物受到銹病、条紋病及其他病害的侵染时,叶、莖、穗的感病性亦表現类似的差別。由此可見,对于某一个寄生物的小系来說,植物并不表現某一品种或个体的总体的感病性,而不同的部分或器官却表現不同程度的特有的感病性。在这种場合選擇栽培品种时,首先应注意品种的这种优劣特点。

再者,差不多在所有的資料中,植物的感病性都存在着一定的相对性:这些資料并不是絕对的,同时只有在它所获得的条件下才能正确,因为無論是病原物或寄主,在一定的环境条件下都能改变其誘病因質。

植物病症的分級的标准越是精細,它对于外界条件的影响亦越敏感。例如上述銹菌生理小种等的分級設計,只有在严格控制的相同的試驗条件下才可能产生可以比較的和可以重复的数值。因此,为了評定新品种的感病性(以及新化学葯剂等的效率等等),試驗的方法必須尽可能严格地調整到与过去試驗时一样的外界条件,并且采用同一小系的病原物。

为了使从实验室中用这种方法获得的结果能直接应用到大田的栽培上，我們力求將試驗的条件与实际的条件尽可能地相接近。但是，这种目的仅仅在一定范围内才可能实现，因为不止一次地發現一个受試的品种在实验室的条件下能發病，而在某种栽培地区不能發病，或相反。因此，在鑒定品种的感病性时，实验室內的試驗不能代替实际的田間試驗，因为田間試驗是在不同栽培地区的气候和土壤条件下进行的。

每一种植物所能感染的病害的数目是不同的。所有的植物都受到侵染性病害的侵襲，并且对于某种病原物是能够接受的。但是，不同寄主植物所能接受的寄生物的幅度是有差別的。例如，禾谷类作物和馬鈴薯各受到几百种病原物的侵染；相反的，毛栗子 (*Aesculus hippocastanum* L.) 山毛櫸 (*Fagus silvatica* L.) 和苔蘚仅能被極少数种类的病原物所侵染。由此可見，前者的感病譜 (Anfälligkeitspektrum) 的幅度較寬，而后者則較窄。

在寄主植物中誘病因質和植物系統發育的亲緣正和某种病原物的侵襲力与它之間的关系相反，在某些場合根本不存在这种关系。因此，最近的亲緣(例如禾谷类作物各品种)并不表示它們具有相同的感病性，相反，在另一种情况下，在某些目、科、屬或种、变种及系等之間存在着分类系統很密切的感病性的相互关系。例如，在中欧 *Taphrina* 屬真菌仅能侵染蕨类、山毛櫸科 (*Querciflorae*) 和薔薇科。銹菌只能侵染小麦 (*Triticum*) 而不侵染水稻 (*Oryza*)，虽然这两种作物都是栽培的一年生植物。由于如此，病原物对寄主的选择性越益精細，寄主感病性的程度亦相应地区分得更为細致。

在許多植物群中感病性發展到最高时 (例如苹果各品种对瘡痂病的感病性，禾谷类作物对銹病的感病性)，比之人类的感病性有着更高度的專化性。因为在人类中感病性很少有种族上的区别 (很可能黑种人对于牛痘比白种人获得較弱而短的免疫性)，但在植物界

中,遺傳因子所制約的寄主感病遺傳特性,即使在它后代的远枝中还是与病原物的生理小种的專化性是平行的。

这一章將研究各种植物感病性的本質及其基础,它分成二部分:

(一)先天的感病性。其中包括遺傳的、基因型的寄主感病或抗病的先天条件。

(二)周圍环境影响下感病性的改变,也就是在个体發育过程中植物感病性的改变,这里包括感病性可以获得及可以改变的部分。

严格地說,植物由于受病而获得的免疫性應該列入誘病因質,因为它不是先天的,而是在个体發育过程中获得的。其中屬於先天的部分便是一种發展出免疫反应的能力。然而,这种免疫反应的实質和免疫性根本不同于受到外界环境影响而改变的感病性,可是一般也把这种感病性称为“誘病因質”(Disposition)。事实上,植物对于一种病害的免疫的抗病力是由另外一种特殊的方式获得的,是由植物有机体对病原物本身反应的結果,而誘病因質的意义不过指在温度、营养等外界因素影响下一般感病性的改变。

(一) 寄主的先天感病性

一个侵染物的命运决定于两个基本条件:第一,病原物應該在寄主有机体中获得其本身發育所絕對需要的条件,如果缺少这些条件时,病菌將被迫轉为休眠状态。第二个条件是病原物和寄主机能的相互作用,在兩者相互作用的过程中,寄主企圖排挤及消除侵入的微生物。因此,先天的感病性取决于两种因素:

1. 有机体作为一个寄主的适应性,即它供应寄生物寄居和寄食的能力。

2. 有机体作为寄主的“傾向性”,即它的机能保护能力。因此,所有的温血动物在某种情况下“傾向于”作为微生物的寄主。这已經