

# 植物病原生态学与 生物防治研究进展

北京农业大学植物病害生物防治研究室编译



北京农业大学出版社

# 植物病原生态学与生物 防治研究进展

北京农业大学植物病害生物防治研究室编译

北京农业大学出版社

1988

责任编辑：赵玉琴  
简小鹰  
封面设计：雷克敬  
绘图：郑川

**植物病原生态学与生物防治研究进展**  
北京农业大学植物病害生物防治研究室编译

北京农业大学出版社出版  
(北京海淀区圆明园西路二号)  
北京昌平北七家印刷厂印刷  
新华书店首都发行所发行

787×1092毫米16开本 19.375印张 480千字  
1988年5月第1版 1988年5月北京第1次印刷  
印数： 10,000

ISBN 7-81002-042-0/S·40

定 价： 5.20元

## 前 言

七十年代以来,植物病害微生物生态学和生物防治的研究与应用以及这方面的学术交流迅猛发展。北京农业大学植物病害生物防治研究室于1979年正式成立以来,曾先后组织翻译有关植物病害生态学与生物防治研究方法的文章和专著多册,近百万字,对推动当前工作起了积极作用。1984年陈延熙教授率先为研究生开设《植物生态病理学》新课,系统讲授并指出了植物病理学发展的新方向。1986年我室又正式为大学本科生开设了《植物病害生物防治学》。鉴于此课尚无正式教材,且参考文献主要是外文,因此又继续组织校内外有关老师和研究生选译、汇编成《植物病原生态学及生物防治研究进展》一书,以供教学参考。全书分为两部分:第一部分是植物土传病原生态学,主要译自有关镰刀菌、疫霉、腐霉和小麦全蚀病菌的专著;第二部分是生物防治进展,偏重综述性论著,而具体病害的生防较少。当前这方面的工作发展极快,新的信息不断增加,本书成稿至出书时间较长,内容上难免挂一漏万。

各部分译稿均经有关老师校译,全文最后请陈延熙教授审阅定稿。由于译者水平有限,错漏难免,敬希读者指正。

文中部分插图由董平同志绘制,特此致谢。

北京农业大学植物生态病理教研室

1988年7月

## 目 录

### 第一部分 植物病原菌的生态学

#### I、镰刀菌的生态学——译自 P.E.Nelson, T.A.Toussoun, and

J.R.Cook 1981; *Fusarium: Diseases, Biology and Taxonomy* 之11.

.....鲁素芸 丁友珍译 (1)

一、序言..... (1)

二、镰刀菌的一般生态学..... (2)

三、镰刀菌生物学中的水分关系..... (10)

四、镰刀菌的生态学——竞争..... (16)

五、镰刀菌厚垣孢子的形成及其存活..... (19)

六、一些土壤对于镰刀菌萎蔫病的微生物抑制..... (24)

七、非耕作土中镰刀菌的生态学..... (33)

#### II、疫霉菌的生态学——译自 D.C.ErWin, Bartnicki-Garcia and

P.H.Tsao 1983; *Phytophthora, its Biology, Taxonomy, Ecology*

and Pathology. 之14—19章..... (40)

一、物理因素在疫霉菌所致病害发展中的作用.....赵来顺译 (40)

二、化学因素在疫霉菌发展中的作用.....赵来顺译 (56)

三、微生物对疫霉菌的拮抗现象.....计平生译 (66)

四、影响从土壤中分离和定量检测疫霉菌的因素.....计平生译 (85)

五、疫霉菌的群体动力学与存活.....阮寿康译 (106)

六、不同疫霉菌种的接种体密度及其在不同寄主上与病害发生的关系.....计平生译 (130)

#### III、腐霉菌的生态学——译自 K.G.Mukerji, V.P.Agnihotri and

R.P. Singh 1984; *Progress in Microbial Ecology*. .... (143)

一、在寄主植物上和土壤中的腐霉.....段若兰译 (143)

二、腐霉侵染性传播体的形态、存活与萌发.....段若兰译 (166)

#### IV、全蚀病菌生态学——译自 M.J.C.Asher and P.J.Shipton

1981; *Biology and control of take-all* 之第三及六章..... (175)

一、小麦全蚀病菌和其它真菌的生态学关系——竞争和重复寄生现象.....王寿华译 (175)

二、*Gaeumanomyces* 和 *Phialophora* spp. 中的病毒.....孙严译 (187)

### 第二部分 病害生态学与生物防治

I、植物病原菌的生物防治综述.....刘英慧译 (200)

II、土传植物病原菌生物防治的概况.....刘宝康译 (214)

|                                                                 |                |
|-----------------------------------------------------------------|----------------|
| Ⅲ、利用拮抗菌保护种子、幼苗和伤口·····                                          | 陈厚德译 (221)     |
| Ⅳ、土传病害的生态学因素·····                                               | 李良译 (236)      |
| Ⅴ、根围微生物的生物学·····                                                | 李良译 (240)      |
| Ⅵ、关于植物叶面病害生物防治的可能性·····                                         | 徐树清译 (246)     |
| Ⅶ、检测及鉴定土传植物病原生物防治的策略·····                                       | 费玉珍译 (259)     |
| Ⅷ、甘薯枯萎病的生物防治——用不致病的尖孢镰刀菌进行交互保护·····                             | 杨金朝译 (267)     |
| Ⅸ、用木霉菌作为控制土传根部病原菌的生物因子·····                                     | 杨金朝译 (269)     |
| Ⅹ、原核生物作为植物病原物的生物防治因素·····                                       | 王兰珍译 (273)     |
| Ⅺ、引致根病的镰刀菌类生态学·····                                             | 鲁素芸、朱燕民译 (278) |
| Ⅻ、丝核菌生态学与种子侵染、种腐的关系·····                                        | 鲁素芸、朱燕民译 (295) |
| ⅩⅢ、用拮抗细菌制作种薯片包衣防治马铃薯黄萎病<br>( <i>Verticillium dahliae</i> )····· | 余国运译 (301)     |

# 第一部分

## 植物病原菌的生态学

### I、镰刀菌的生态学

#### 一、序 言

许多年以前，在生态学还没有象今天这样广为人们所知的时候，植物病理学家就已经意识到了生态学在全面了解微生物的生物学中的重要性。所以，当战后开始对土传真菌病害着手研究时，这类真菌的生态学就成了大家共注的主要目标。这方面的工作曾经长期集中在英国、美国西部和澳大利亚。镰刀菌在所研究的真菌中是处于领先地位的。我不可能将这些类似发现新大陆的研究工作和它所体现的开拓性意义在这里充分展示出来。这方面还有一些精辟的评述，其中有剑桥大学 S.D.Garrett 的一些专著；贝克和斯奈德的《土传病原物生态学——生防序幕》；D.M.Griffin 的《真菌生态学》，该书强调土壤生态学的物理因素；K.F.Baker 和 R.J.Cook 的《植物病原物的生物防治》。以上所列名书，只不过是关于世界各地研究机构对其生命力日益增强的一个学科研究的介绍。

本书将为读者提供迄今关于镰刀菌生态学的几个主要方面。例如库克谈到水份对于镰刀菌的生长、产孢、土中存活，以及致病过程的影响。这方面的土壤生态学问题提出较晚，并且很大程度上是源于 D.M.Griffin、J.R.Cook 及其同伴们的工作。他们之中应当提到的是 R.J.Pappendick，他曾用了长达14年之久的时间着重研究水份对于镰刀菌在土中生活的作用。因而，著作中有关这个问题的论述是有相当权威性的。R.Baker 谈到了营养竞争，它和水份作用不同是研究镰刀菌土壤影响中的一个首要问题。没有一个人能比得上 Tex Baker 对这个问题的论述，他不是月球上或者太空中设计而是在地球上测定镰刀菌厚壁孢子，即本书中偶尔被 Schippers 和 Van Ech 提到的器官，而这种孢子对于许多镰刀菌是关键性的土壤传播体。尽管本世纪初这个问题就曾引起 Burkholder 的注意，但是直到晚近人们才认识到它在生活循环中的重要性。这个问题也引起了人们认识上的根本改变，这就是：土壤中的真菌在被营养活化以前多数是不活动的，如果有了来自寄主的养份，病原物即被诱至侵染。因此，了解影响这些孢子的形成、萌发及其更新的因素是很关键的。当今，生物防治正探索涉及这些厚壁孢子并包括其它繁殖体在内的循环。Louvet, Alaboureff 和 Rouxel 的报告是关于以抑制性土壤形式出现的自然发生的生物防治。他们的工作基础是法国南部的土壤，在那里尽管连年种植感病作物，但始终没有镰刀菌萎蔫病。他们的试验很有意思，并且具有建设性，受到那些作为抑制性机理的评论者的密切关注。那里的大部分其他研究工作集中在溶菌细菌和放线菌的拮抗活性上。Louvet 和他的同事们认为，抑制性是土壤中原有的 *F.oxysporum* 和 *F.solani* 的腐生菌种群引起的。这是符合逻辑的，因为没有比腐生 *F.oxysporum* 和病原 *F.oxysporum* 更近的亲缘种群，



从而腐生 *F. oxysporum* 在同一条件下能更有效的争夺同一生态位；另一方面，*F. solani* 则能有效地阻止引致萎蔫病的尖孢镰刀菌 (*F. oxysporum*) 在寄主上建立寄生关系。

Stoner 的文章引导我们面向非耕作土壤，读者将会从阅读有关的总结性报告中注意到，镰刀菌确实是一类无所不在的土壤真菌。我已把第一篇 Burgess 的文章留到最后，因为他论及的镰刀菌生态学完全不同于其它人的方式。在此以前，生态学的研究曾集中在少数菌种（群）或者限于局部地区的特定病原物。而 Burgess 则涉及整个陆地的镰刀菌群落。他还强调空气扩散的重要性，即使在缺乏有性阶段的情况下也是如此。这点是很新颖的，因为迄今镰刀菌分生孢子仅仅被看作是水传，而厚壁孢子则被看作是土壤中植物病残组织内的不动孢子。Burgess 指出这是不符合事实的。相反，这些孢子的空气扩散是一种普遍的、重要的、而且完全被忽略了的传播方式。

鲁素芸译

## 二、镰刀菌的一般生态学

L. W. Burgess

镰刀菌广泛分布在土壤中、植物的地下及地上部、植物残体和其它有机体基质上。它们一般分布在热带和温带地区，但在以恶劣气候条件占优势的沙漠、高山和北极区也发现了镰刀菌。镰刀菌的许多种在肥沃的耕作土和山地土壤中较多，而森林土中相对较少。这些种有的属于虫生真菌，有的属于真菌寄生菌。由于镰刀菌在土壤存在较多，而且通常和植物的根相联系的寄生菌或腐生菌，因此常常被认为是土传真菌。然而，许多种却能在大气中主动或被动散布，并且一般能在植物体的地上部定殖，引起相当严重的经济病害。某些气传的镰刀菌种在土壤或根的分离中极为罕见。大多数镰刀菌群体分布广泛的原因大概归因于两个关键因素：即它们具有在范围宽广的基质上定殖的能力，以及它们在传播的时间和空间方面的有效机制。这两个因素有利于它们快速地适应于人类所创造的新的生态小生境。

我打算在本文中讨论上面概述过的三部分内容：生存方式；地理分布及人类活动的影响。所用的名称是根据 Snyder 和 Hansen 的并由 Toussoun 和 Nelson 作图解的那个九个种的系统。

### (一) 生存方式

对镰刀菌的种以及种以下的群体的习性的分析结果表明，镰刀菌具有三种基本的生存方式。其中两种可以用传统的术语来称呼，即土传镰刀菌和气传镰刀菌，而第三种是指那些在土壤中存在普遍、并具气流传播的有效机制的镰刀菌。无论是调查资料还是所做的常规分离都表明，许多镰刀菌可以在它们通常所能适应的范围之外的地方生存。反常的气候条件和人类的活动也许能为此现象作出解释。我将先对每一种生存方式下个定义，然后再讨论每一种镰刀菌生存方式中典型代表的生态学。

人们发现，大多数镰刀菌通常生存在土壤中或土壤上。它们是土壤内或接近于土表处（一般在100cm之内）的活的植物体或植物残体的定殖者。当缺少某种适宜的基质时，这些真菌则以具抗逆力的（休眠）菌丝，或者以分散的繁殖体，例如厚垣孢子和具抗逆力的分生孢子，在植物残体上长期地营寄生或腐生生活。虽然，对于这些群体用土生真菌这个名字



称看来更为合适,但传统上它们则已被归为土传真菌这个类型。其典型代表是 *Fusarium oxysporum*, *F. solani*, *F. roseum* 'Culmorum', *F. roseum* 'Graminearum' 1组 and *F. roseum* 'Equiseti'。

许多镰刀菌通常生存在植物的地上部,它们是植物地上部的初生定殖者或次生定殖者。这适合于传统的气传真菌的定义。它们每个至少都具有一种有效的气传方法,即被动的风传,或者雨水冲溅传播,或者由子囊孢子主动传播。当缺乏适宜的基质时,它们则以具抗逆力的菌丝或者分生孢子,或者以未成熟的子囊壳,在植物体冠层中附着在健康枝条上的死的细枝和分枝上长期生存;或者在土表的残体上长期生存。这种生存方式是 *F. rigidiusculum*, *F. lateritium* 和 *F. roseum* 'Graminearum' 2组这些群体的特征。

除了传统的土传和气传真菌类型之外,我所指的第三种生存方式,其中心是着重于那些通常被归为土传真菌,但它们也适于在大气中传播,并一般地在植物的地上部定殖的群体。如 *Fusarium moniliforme* 和 *F. roseum* 'Semitectum' 就是好的例子。

1. 土传镰刀菌 虽然这些镰刀菌大量存在于土壤之中,而且通常与植物根部以及植物的较低部位有联系,但在植物的地上部位也能见到。它们也能存在于植物的地上部这并不奇怪,也不是与其它许多土生真菌的习性有所不同。这种情况有助于它们在大气中被动地传播,它们的这种能力对于利用范围宽广的基质以及当出现某些反常的环境条件时是有利的。这些真菌能够在大气中被动传播这个事实经常会被忽略,而且也没有很好地证实过。土传镰刀菌常常在基质上、土表上、或只在土表上形成分生孢子座。这些子实体中的孢子能够被雨水直接冲溅而散播,或者先被冲洗到土表然后再散播开来。在干旱的天气中,分生孢子座中的分生孢子可能不适合于风力传播,因为它们一般是粘在基质上的。有人提出这些镰刀菌的气流传播可能与尘土的颗粒有关,而且 Ooka 和 Kömmedahl 也已经证实分生孢子存在随尘土、风暴作长距离传播超过几百公里的现象。这种情况在含菌土壤正被翻耕或者庄稼正被收割时大概是可能的。昆虫在土传镰刀菌的气流传播中的作用尚未详细研究,但是在某些情况下可能是有意义的。由于大气中存在这些真菌,其中的一些接种体就会沉积到植物地上部的表面,在那里可能保持静止状态,或当条件合适时,便在其上萌发并由此定殖或者部分地定殖。这样的定殖在性质上可以是寄生或者腐生。

*Fusarium oxysporum* 是一种最普遍的土传镰刀菌。这个高度易变的真菌“种”以下的某些群体致病力是非常强的,能引起植物萎蔫以及根颈和根的腐烂。而其它的一些“种”则表现为具有较强的腐生性,它们一般是衰老的植物或者受损害过的植物组织的定殖者。它是从根和根颈上分离到的最普通的镰刀菌中的一种,能在广阔的环境条件中活动。这个种很容易形成厚垣孢子,因而很适于在土中长期生存。*Fusarium oxysporum* 也能够以菌丝在有机体的残体上生存。所以,采用轮作或者长期休闲的方法来清除受污染土壤中这个种的致病成员是特别困难的。由于它们对于非感病的植物种也有定殖能力,因而要清除某些枯萎镰刀菌则更为困难。虽然, *F. oxysporum* 已从空气中分离到,但它并非很适合于气流传播,它在大气中存在可能是因为风吹送土壤或有机残体的结果。感染了枯萎镰刀菌的植株的茎上能形成大量的分生孢子座,这为雨水冲溅引起的局限性传播提供了接种体来源。还不知道 *Fusarium oxysporum* 能否形成子囊壳,我尚未见过它与植物体的地上部的局部性病害有关的任何报道,就连 Booth 也没有提及过。然而,在某些情况下,气流传播在真菌的生态学中是重要的。例如,Rowe 等曾经提到引起番茄根颈和根部腐烂的 *F. oxysporum* f. sp.

*radicis-lycopersici* 的气传小型分生孢子能够在温室中经过蒸汽消毒过的土壤上重新定殖的现象。估计这些气传的小型分生孢子是来源于温室外受感染的番茄植株残体。

*F. solani* 在温带地区也是一种普遍的土传真菌，其中包括寄生和腐生两类。某些寄生的成员是引起根和根颈腐烂的重要病原物，而另一些则可以引起几种硬木树组织的溃疡。当缺乏适宜的基质时，该真菌主要是以厚垣孢子存活。厚垣孢子的重要性是由 Burkholder 首先提出，后来又被 Nash 等及其他人所证实。Schroth 和 Hendrix 研究的资料指出：由于非感病植物及作物残体的渗出液提供了暂时营养，增加了农田中 *F. solani* f. sp. *phaseoli* 的残存量。这种渗出液所提供的营养能促进该真菌的生长并形成新的厚垣孢子。由于某些植物及作物残体的渗出液的作用，*F. solani* 中的其它成员的残存量也有可能增加。在温带地区，从空气中偶尔也能分离到 *Fusarium solani*，这可能是由于土壤或者组织残体被风吹送，或者是雨水冲溅分生孢子座中的分生孢子的结果。但是，在温带地区，*F. solani* 的子囊壳是很罕见的，它一般不是该地区植物地上部的定殖者。相反，在热带地区，这种真菌不仅在土壤中分布很丰富，而且也常常能从植物的地上部位分离到。它既是一种表面定殖者，又是与嫩枝的枯萎、溃疡及叶斑有关的病原物 (L.W. Burgess, 未发表的资料)。我认为，在这些地区 *F. solani* 可以算作大气孢子中的一个成员，因此能均匀地沉积到植物的地上部。气传接种体来源于两个方面，首先是由于大量的降雨与形成分生孢子座相配合，为雨水冲溅分生孢子提供了来源；其次，在热带地区，该真菌能在植物地上部位及植物残体上形成大量的子囊壳，因而在大气中能主动放射子囊孢子。*Fusarium solani* 是环境能够改变某种镰刀菌的生存方式的极好例子。

*Fusarium roseum* 'Equiseti' 在土中或土表分布也极普遍，它是一种强腐生菌，能以厚垣孢子或菌丝片断在土壤基质中或在土内和土表的有机物残体上残存 (L.W. Burgess, 未发表的资料)。它分布很广，在温带和亚热带地区分布尤为丰富。*F. roseum* 'Equiseti' 通常是以腐生方式生存，偶尔也会引起病害问题。它是开始衰老的小麦和玉米组织的一种普通的定殖者，因而很容易从那里分离到。由于它在土壤中分布极为普遍，因此，毫不奇怪，它能从那些被认为与风吹送土壤颗粒有关地区的大气中分离到 (P.E. Nelson, 私人通信)。该真菌也能在植物残体上的分生孢子座中形成分生孢子，被雨水冲溅而向外传播。雨水冲溅或者风力吹送土壤的传播方式，被解释为是它对于植物地上部位、尤其是接近土表部位的一种定殖能力。

实际上，*F. roseum* 'Equiseti' 的某些群体也是适于风传的。从澳大利亚新南威尔士州西部的半干旱地区分离到该菌的许多菌株，在培养时能从丛生小梗上形成大量的小型分生孢子 (L.W. Burgess, P.E. Nelson 和 T.A. Tousson, 未发表的资料)。在自然条件下，如果该菌在土壤表面的残体上也能产生这种孢子，则将会促进这种真菌的风力传播。

2. 气传镰刀菌 这些镰刀菌是植物地上部的定殖者，适合于在大气中主动或被动传播。它们在土壤中较罕见。这个组的许多代表是重要的病原物。例如，它们可以引起嫩枝的枯萎和溃疡、茎溃疡、根颈腐烂和花凋萎。虽然，在某些情况下，昆虫对于这些真菌的传播可能有一定作用，但雨水冲溅分生孢子的被动传播是主要的。那些在自然界能形成大量子囊壳的成员可以由子囊孢子进行主动传播。这些真菌在受感染的植物体上残留时，或继续侵袭植物，或落在土表。它们很少从土壤中分离到。虽然，我曾例外地从玉米地土壤中的残体上分离到过 *F. roseum* 'Graminearum' 2 组 (*Gibberella zeae*)，这可能是在耕作时将其混杂到土壤

中去的。

在澳大利亚新南威尔士州的悉尼地区，引起观赏桑树嫩枝枯萎和顶枯的 *F.lateritium* 群体是一种典型的气传镰刀菌。在春季潮湿的条件下，这个真菌以子囊孢子作为初次接种体来源主动地寄生在寄主上。它以分生孢子座和子囊壳在死亡的嫩枝上发展渡过春季；然后，再以子囊孢子那样由雨水冲溅分生孢子的方式进行传播。该菌是从子囊壳在树冠内的死亡嫩枝上或在土表越冬。偶尔，在气候相当暖和的冬末，我曾发现在死亡嫩枝上邻近子囊壳的地方有存活的分生孢子。在潮湿的春季，凡是树冠中死亡的受感染嫩枝上子囊壳较多的树，其嫩枝的感染就较为严重。这是因为在这种情况下，接种体来源离新鲜的基物（嫩枝）较近而造成了严重的侵染。我还尚未从受感染树下的土壤中分离到过这种真菌。

*Fusarium lateritium* 'Stilboides' 这种真菌能引起 Storey 的树皮病害，导致咖啡的鳞皮和根颈腐烂。它与桑树上的 *F.lateritium* 有亲缘关系，并且也适合于在大气中传播。然而，在自然界还未观察到 *F.lateritium* 'Stilboides' 形成子囊壳。Siddiqi 和 Corbett 在马拉维的详细研究指出，该菌主要是由雨水冲溅分生孢子的方式传播的。分生孢子是在分生孢子座中形成的，子座形成的数量与病斑有关。在马拉维，这种真菌以菌丝体在老病斑中渡过干旱季节，一旦有潮湿的天气它就开始产孢。*F.lateritium* 的分生孢子不是由风力传播的。上述的作者们偶尔从某些昆虫体壁上分离到过这种真菌，并且发现这种真菌极少存在于土壤中。

*Fusarium rigidiusculum* 是一个热带的种，已经从植物的地上部普遍地分离到。它定殖在植物体的地上部，营寄生或腐生生活。偏巧没有关于这个种传播方面的研究资料。在自然条件下，它能形成大量的子囊壳。在培养时，它能在分生孢子座中产生大型分生孢子和串生小型分生孢子。因此，它表现为既适合于子囊孢子进行的主动传播，又适合于雨水冲溅，或者风力吹送分生孢子的被动传播两种方式。该真菌培养时不形成厚垣孢子，也无发生在土壤中的迹象。

3. 地下和地上生境中的镰刀菌 这些镰刀菌不仅普遍定殖在植物的地下部及土壤中的残体上，而且也普遍定殖在土表的植物地上部及残体上。传统上，它们是被归属于土传真菌这一类型。

这一类型的典型代表是 *F.moniliforme*。它是一种广泛分布于热带和温带地区的镰刀菌，在土壤中存在普遍，也能从禾本科、豆科和其它科作物的根部分离到。*Fusarium moniliforme* 也是植物地上部位的常见的初生和次生定殖者。例如，它引起玉米的茎腐和高粱的穗腐、糖蔗的茎和顶端腐烂（'Pokkan boeng'病）和香蕉的花和果的腐烂。从耕作土和山地土中常常也能分离到它。这类真菌显然是以菌丝体在土壤或土表的植物残体上残存。在培养时或在土壤中均未发现 *F.moniliforme* 形成厚垣孢子。

由于 *Fusarium moniliforme* 能在分生孢子座上形成大型分生孢子，在干燥的粉团中形成串生的小型分生孢子，因此，不管是干燥还是潮湿的天气，都很适合于其在大气中传播。Ooka 和 Kommedahl 根据该菌在玉米地中传播的研究结果判断：分生孢子能够被风或雨水冲溅而移动和传播，但传播情况不尽相同，推测小型分生孢子主要是由风力传播，但小型分生孢子和大型分生孢子两者都能被雨水冲溅传播。Ooka 和 Kommedahl 还指出，该菌也能混在风吹送的土粒和受感染的作物残体的碎屑中被传播。虽有报道该真菌能在死植物体上产生子囊壳，但尚未证明子囊孢子对此菌的传播具显著作用（L.W.Burgess，未发

表的资料)。

*Fusarium moniliforme* 'Subglutinans' 也包括在这一类型中。它能从土壤中定期地分离到,也是植物地上部的一个普通的定殖者。例如,人们早就知道它是引起玉米穗轴和籽粒腐烂的病原物。最近的研究结果表明,它又是引起美国南部松树树脂状溃疡和巴西凤梨的果实腐烂的病原物。植物的地上部分受侵染可能是由于空气中传播的分生孢子所造成的结果。然而,*F. moniliforme* 'Subglutinans' 在自然条件下是可以产生子囊壳的,这样,子囊孢子在某些情况下也可以帮助传播。虽然,缺少有关该菌的分生孢子传播方式方向的研究资料,但已知道它能在分生孢子座中形成大型分生孢子,并在假头(false-heads)上形成小型分生孢子。雨水冲溅这些孢子的传播是局部气流传播一种有效方式。

*Fusarium roseum* 'Semitectum' 是土壤中普遍存在的另一种镰刀菌。它也适于在大气中传播,也是植物地上部的定殖者。它分布广泛,在热带和亚热带地区尤为普遍。一般认为,它是这些地区植物组织上的次生定殖者。它通常能从土壤中分离到,而且可能是以菌丝体或者厚垣孢子在土壤中的残体上生存。虽然,尚未证实该菌在土壤中是否能形成厚垣孢子,但在培养时,却已发现它能形成厚垣孢子。Lukezic 和 Kaiser 研究了 *F. roseum* 'Semitectum' 在洪都拉斯一个香蕉种植园中的传播(这些作者未采用此名称,而用 *F. roseum* 'Gibbosum' 这个名称,但已证实它就是 *F. roseum* 'Semitectum' (F. L. Lukezic, 私人通信))。他们发现,形成在气生的分生孢子梗上的分生孢子,在风速为每小时2.4公里这样低的气流中很容易被风移动而传播,并且发现在无雨天的下午,空气中的孢子浓度最高,因而确定其为孢子的发生高峰。发生高峰的时间是在一场小雨之后,有时高峰发生在大雨期间,这意味着孢子被雨水冲溅传播。Lukezic 和 Kaiser 在实验室观测中发现,香蕉果实上的分生孢子座所形成的分生孢子不能被气流疾风所移动,因此,自然条件雨水冲溅分生孢子是主要的传播方式。

虽然,那些传统的生态类型——土传和气传能够适用于大多数镰刀菌,但是有迹象表明,某些镰刀菌群体也可以在其可接受的生境之外的基物上定殖。对此现象所作的一种简单解释是,这些镰刀菌并不是只具有极少的或唯一的特征,因此,这些镰刀菌就能无处不在地分布。

4. 与生境有关的变异 在确定某种镰刀菌的生存方式时,应该记住它可以是由每种或更多种形态上类似,但生存方式和生理特性却不同的群体所组成。例如,在 *F. roseum* 'Graminearum' 内就存在有1组和2组两个群体。区别它们的依据是在培养时是否产生子囊壳。培养时,两个组群的典型代表都形成相类似的大型分生孢子,但在马铃薯——葡萄糖——琼脂培养基上形成形态上和生长速率上稍有不同的菌落。1组的成员培养时不形成子囊壳,因此在自然界中非常稀少,一般与禾谷类及禾本科植物的根颈部、根部的腐烂有关。相反,2组的成员在培养时或在自然界中都能形成大量的子囊壳,它们一般与植物地上部的病害有关,是植物地上部的初生及次生定殖者。它们所引起的病害有:小麦、大麦和燕麦穗部的赤霉病;玉米和珍珠粟的茎腐和穗腐,以及香石竹的残稍回枯。

1组的成员在自然界是以菌丝存活在土壤中或土表的残体中,至少能存活1—2年。它们在土壤中不产生厚垣孢子。植株被1组成员侵染可能是由于植物体和受感染的病残体直接接触所造成的结果。然而,这种真菌在潮湿的条件下,在染病而引起根颈腐烂的禾谷类和禾本科植物的叶鞘上形成大量的分生孢子座。人们认为雨水冲溅使这些孢子传播,是造成由1组成员所引起的禾谷类和禾本科植物花器偶然侵染(穗部赤霉)的接种体来源。

2组的成员以子囊壳和菌丝分别在残体上或残体内存活。子囊壳在合适的条件下主动发射出子囊孢子，子囊孢子的作用是作为植物地上部侵染的接种体来源。有限数量的侵染可能是雨水冲溅大型分生孢子，或者植株受感染的残体直接接触引起的。

尽管两个组群可在大部分地区大致上都存在，但是由于优势的环境条件和（或）特定寄主的存在，总是有一个组数量更大一些，1组的成员通常在较干旱的地区分布较普遍，这可能是干旱条件有利于其在残体中生存。由1组成员所引起的小麦及其它禾本科植物的冠腐病，当被侵染的植株受到干旱条件的影响时，病情则较为严重。干燥这个因素可能也有利于增加该菌的发生率。然而，众所周知，在合适的土壤湿度条件下，1组成员也能在无症状的小麦植株上广泛地定殖。

2组成员在具备合适的基质时，一般是在全年中至少有一部分时间是温暖而潮湿的地区普遍发生。这种条件有利于子囊壳的形成和子囊孢子的放射，因而也有利于它在植物地上部侵染和定殖。

苗枯在两种环境条件下均可发生。在潮湿地区，大多数是由感染了赤霉病而造成种子内外传带的2组接种体所引起的；在干旱地区，死苗通常是很少的，但在干旱期也能发生死苗，这一般是由1组的土传接种体所引起的。

当不正常的环境条件占优势时，人们发现两组成员都能占领相同的生态小生境。例如，两组成员有时都能从受感染麦穗的邻近组织分离到。这种情况在澳大利亚新南威尔士州的北方小麦地带已被注意到了。当作物的开花期，潮湿的环境条件占优势时，这些地区小麦植株基部常被1组成员广泛地定殖，而在这些作物的残体上却具有2组成员的子囊壳。子囊孢子可能是由2组引起的穗部赤霉的接种体，而1组所引起的赤霉可能是由雨水冲溅的大型分生孢子所引起的。

区分象 *F. roseum* 'Graminearum' 1组和2组这样的群体是重要的。两者都是植物的重要病原物，而且在选择防治措施方面一定程度上是受它们各自的生存方式所支配的。这样的群体，在其它镰刀菌的种内也可能存在（例如：*F. lateritium*, *F. solani*）。

## （二）地理分布

在描述不同气候带的不同季节中镰刀菌的分布情况和相对丰富程度时必须谨慎。首先，要对具有与某种特殊基质有关的或与不同气候带的土壤有关的镰刀菌进行广泛而系统的调查；其次，要比较不同工作者所作的调查资料是困难的，因为各自所采用的技术变化较大。从土壤中分离到的镰刀菌的范围及频率是受到分离者的方法和取样时间的影响的，同样，从植物材料上分离到的镰刀菌的菌谱和频率也受所选择的技術的影响；第三，对于不同工作者所获得的资料所作的解释，也会由于采用不同的分类系统而使某些群体界线和性质混淆而变得复杂化；最后，对于镰刀菌的丰富程度的客观测量也是困难的，因为还没有特别的类似于测量高等植物和动物那样简单而准确的测量方法。从土壤或植物材料上分离得到的频率是衡量该菌相对丰富程度的一个正常参数。然而，一种镰刀菌的分离频率并不是必然反映该菌在土壤或植物体上的实际存在的生物量，因为在土壤或植物分离培养皿上，该镰刀菌的菌落可以来源于菌丝体或者孢子（分散或丛生）。而镰刀菌的菌落（菌丝体）在大小上是不定的，其孢子生成在种与种之间也是变化的，因此，对分离结果的解释要十分谨慎。同各个环境条件，例如温度、降雨、基质或土壤类型有关的影响分离频率上的差异是复杂的，因为这些因

素均相互关联。

1. 温度和降雨对于分布的影响 除了上述的局限性外, 还可能做一些关于温度和降雨对镰刀菌分布影响的综述。大多数镰刀菌分布广泛, 在各种气候带都有发生。然而, 某些镰刀菌则表现为局限于某一气候带, 而在别的气候带就极为罕见。例如, 至少有两个种 *F. rigidiusculum* 和 *F. roseum* 'Longipes' 在热带和亚热带地区分布相对较为普遍, 而在温带地区却极难见到 (L.W. Burgess, 未发表的资料)。相反, *F. roseum* 'Sambucinum' 一般分布在寒温带以及高山土壤中, 而不分布在热带 (L.W. Burgess, 未发表的资料)。同样地, 与禾本科植物有关的 *F. nivale* 的成员已从许多寒温带和温带地区分离到了, 但却还未从热带分离到。

调查资料表明, 许多分布广泛的镰刀菌在某些地区存在较普遍。*Fusarium roseum* 'Equiseti' 和 *F. roseum* 'Achminatum' 分布都很广泛, 但前者一般从暖温带和亚热带地区分离到的机率较多; 而后者则从温带和寒温带地区分离到的机率较多。据我的经验, *F. roseum* 'Equiseti' 在较干旱的地区比在降雨多的地区分布更为普遍, 而且, 它在澳大利亚东部的半干旱山地土壤中的残体上也比较多 (L.W. Burgess, 未发表的资料)。

*Fusarium moniliforme* 和 *F. moniliforme* 'Subglutinans' 分布也都很广泛, 但从亚热带和温带地区的植物、土壤和种子中分离到 *F. moniliforme* 的机率要比 *F. moniliforme* 'Subglutinans' 的高。相反, *F. moniliforme* 'Subglutinans' 则一般从温带和寒温带地区分离得的机率更大。

虽然, *F. solani* 在热带和温带地区是广泛传播的, 但它有在较温暖的地区存在更为普遍的倾向, 并对降雨多的地区或土壤灌溉的地区具有一种亲和性 (L.W. Burgess, 未发表的资料)。

2. 与气候有关的变化 在某些镰刀菌群体中, 一些菌株倾向于在某些特殊气候区中存在更为普遍。例如, 产生非常长的孢子的 *F. roseum* 'semitectum' 菌株从热带地区比从澳大利亚东部的温带地区分离到的机率要高 (L.W. Brugess, 未发表的资料)。形成特长的大型分生孢子和大量的小型分生孢子的 *F. roseum* 'Equiseti' 的菌株, 从新南威尔士州西部的半干旱山地土壤中比从新南威尔士州东部降雨较多地区分离到的机率要高 (L.W. Brugess, 未发表的资料)。那个半干旱地区的平均温度显著高于潮湿地区的平均温度。气候对于 *F. roseum* 'Graminearum' 中 1 组和 2 组这两个群体的相对丰富程度的影响前面已讨论过。

### (三) 人类活动的影响

调查资料和试验结果表明: 土壤中镰刀菌的相对富集程度和种群范围, 与气候、植被、土壤湿度、土壤类型和肥力有关。从植物中分离到的镰刀菌的机率和范围, 也与环境因素有关。因此, 人类活动能影响某一特定场所生存的镰刀菌的相对富集程度和范围是毫不奇怪的。人类活动对镰刀菌的影响是通过改变基质的性质和有效性来影响其在时间和空间上的扩散, 也可以通过改变环境来影响镰刀菌。

每当一种牧草或者作物的轮作制度发生变革的时候, 基质的性质和有效性就会发生变化。例如, Snyder 和 Nash 发现, 在英国的 Rothamsted 试验区长期种植禾谷类作物的小区中 *F. roseum* 'Culmorum' 存在非常普遍。反之, 在同一地区长期种植阔叶植物的小区中

本区中却非常稀少。所有的土地都是耕作土。某种寄主作物的抗性品种的应用也可以导致相应的病原物群体的变化。这种变化在对于枯萎镰刀菌的讨论中早已被证实了。

要评价未开垦牧场和森林土壤中栽培对于镰刀菌的影响是较困难的。因为这通常伴随有基物的性质和有效性，以及肥料的利用方面等的突然变化。将耕作过的土壤中的镰刀菌与相邻的未开垦土壤中的镰刀菌作比较，结果表明耕作以及土壤中栽培的作物都能显著地影响到土壤中镰刀菌的富集程度和可能在某种条件下回收到的镰刀菌种群范围。例如，Windels 和 Kemmedahl 发现从未开垦的草原土中分离到的镰刀菌的回收量显著不同于相类似的、耕种过玉米的土壤中的镰刀菌。他们的结果指出，耕作和玉米生产明显增加了 *F. roseum* 和 *F. moniliforme* 的数量，而其它的种群则一般不受影响。

开垦森林或树林而引起土中镰刀菌数量上的变化是相当明显的，这不足为奇。因为调查的资料表明，镰刀菌在耕作过的土壤中是普遍存在的，但是在森林及树林土中却一般少得多。所提供的一个恰当例子，是在澳大利亚昆士兰州北部 Atherton 高原上耕作、种植和生产牧草等对镰刀菌的影响。这块高原地处热带，开垦之前的上个世纪曾被雨林复盖，镰刀菌在该高原的耕作过的土壤和牧草土壤中普遍存在，*Fusarium roseum* 'Graminearum' 2 组成为玉米茎、开始衰老的禾本科植物的茎以及土表植物残体上一个非常普遍的定殖者。然而，这个真菌却从未从该高原的雨林土中或植物残体中分离到过。的确，从这些雨林土壤中回收到的镰刀菌的量一般是相当低的 (L.W. Burgess, 未发表的资料)。Warren 和 Kemmedahl 已经指出，保留残体也能影响土壤中各种镰刀菌的水平。

人类活动还能改变镰刀菌的空间传播，从而改变这些真菌的分布方式。通过受污染的种子、土壤、繁殖材料，以及耕作引起的尘埃的转移也会增加镰刀菌的传播。这对于那些世界性分布的镰刀菌的作用是微不足道的，但对那些分布并不广泛的病原物的传播却非常重要。

镰刀菌在作物残体中的存活（及时散布）取决于这些残体是被烧掉，是被保留在土表，还是被翻耕入土中。遗憾的是缺乏关于其存活方面的资料。大家知道，被 *F. roseum* 'Graminearum' 2 组 (*Gibberella zeae*) 定殖的玉米残体保留在土表将会增加其子囊壳的存活量 (L.W. Burgess, 未发表的资料)。如果这样的残体被耕翻混入土中，则子囊壳将会被机械地破坏、分解，或者不能将子囊孢子释放到大气中去。因此，保留土表上受感染的残体将会增加其传播和以后定殖新基质的能力。现在需要有关残体对于镰刀菌存活量的影响方面的详细研究，这将涉及到镰刀菌的数量和病害严重程度的关系。

如早已讨论过的，镰刀菌以厚垣孢子的存活量可能受其所选择的作物种的影响。枯萎镰刀菌在非感病种内的存活量也将受人类所选择作物的影响。

人类活动导致物理环境的改变，也会显著地影响到镰刀菌的生态环境。例如，对一个干旱地区进行灌溉，基质的性质和有效性在允许范围内的变化以及物理环境的改变等几方面因素，都能影响镰刀菌的发生量。澳大利亚新南威尔士州的某些半干旱内陆地区，由于进行了灌溉，现在已能生产玉米，而且 *F. roseum* 'Graminearum' 2 组也已成功地定殖到这些玉米地中。然而，在相邻的未经过干扰的、也未灌溉过的山地中，则未被定殖 (L.W. Burgess, 未发表的资料)。

肥料，尤其是氮肥的应用关系到从土壤及植物中分离镰刀菌的机率。Butler 的研究也指出，土壤中氮的状态可能影响其腐生性存活。进一步研究土壤中氮素对于存活量的影响是有说服力的。



时截断面提供的例子已经说明，人类活动对于某些镰刀菌的分布及其数量的深刻影响。在某些事例中，这类活动还能使镰刀菌在那些通常不能允许它们活动的地区定居下来。

镰刀菌的生态学特性

#### (四) 结 束 语

尽管，对于镰刀菌的生存方式和地理分布作了一般性归纳，然而，现在急需更系统地调查研究，如在降雨、温度和其它环境因素等都不同的相邻气候区中，特定基物和土壤与镰刀菌的关系。并且还应有个适用于调查的标准化技术，以利于对不同工作者的调查结果进行比较。这种调查研究不仅提供了镰刀菌的生态学资料，而且也能保证为详细研究某一特定群体的特征提供丰富菌株。

丁友珍译

### 三、 镰刀菌生物学中的水分关系

R. James Cook

#### (一) 引 言

一般来说，镰刀菌的许多种在干土中十分活跃，而且生存得最好。因而，镰刀菌病害在干燥条件下通常也比在潮湿条件下更为严重。但是也有例外，维管萎蔫病就是在有利于寄主生长的潮湿土壤中更为严重，并且禾谷类的叶枯和顶枯也要求较高的湿度。总而言之，无论是土中，植株体内或是植物的地上部分，水分与真菌关系的支配原理都是相同的。本章对镰刀菌生物学中的水分关系原理，将从三方面来论述：(1)物理原理；(2)镰刀菌生长、存活与繁殖中的水分关系；(3)病害发展的水分关系。

#### (二) 物 理 学 原 理

1. 水势 (Water Potential) 水，无论是在土壤中，植物组织内，或是在空气中，最好是用它的位能 (即水势) 一词来表示。纯的自由液态水，其水势为零。而含有被溶解的溶质 (可渗透的) 或者通过粘附或粘结、被吸附到土粒、细胞衬质表面的水，其水势小于自由水而具有负位能。在100%相对湿度 (等于纯自由水的相对湿度) 的空气间隙中的水，其水势为零。在低于100%相对湿度空气中的水具有负的位能。水势单位可以用焦耳/公斤，巴 (bars) 或 Pa (Pascal) 来表示 ( $100 \text{ 焦耳/公斤} = 1 \text{ 巴} = 10^5 \text{ Pa}$ )。我在本文中用巴 (bars) 来表示水势。许多关于水势问题应用于真菌学和植物病理学方面的评述都是可靠的。

水分通过土壤→植物→空气形成的连续体而流动，是由以下功能引起的：(1)沿连续体的水势级差；(2)有效流动的水量；(3)沿着连续体的各种阻力。土壤水势通常是盐分上的由分别吸附到土粒和土壤溶液中基质和可渗透成分的细胞的水势，无论真菌还是植物细胞，则主要是由渗透和膨胀成分引起的。

真菌细胞的存在，通常可能和环境 (无论基质还是土壤) 相平衡或者近似的状态。这就是说，镰刀菌的细胞或菌丝从四周的空间吸取水分，不能达到足以降低四周水势的速度 [注：这是 Clark 原理的基础 (不同于高等植物) 不会争夺水分]。在土壤或植物残体中的

厚垣孢子或菌丝，均受到土壤或残体水势的影响。埋在土中的残体，可能（同一温度下的水势）与土壤是平衡的。如果水势的主要组成是基质，则残体水势的主要组成可能是渗透的。在活的寄主体内时，镰刀菌菌丝则受植物水势的影响。植物薄壁组织的水势大部分是可渗透的，但木质部多半是负膨压，并且只具有少量可渗透组分。在琼脂培养基中，镰刀菌受到培养基水势的影响，培养基多半是可渗透的。

2.含水量 (Water Content) 当一种土壤逐渐变得潮湿，土壤水势接近于零的时候，对于镰刀菌则变得不重要了，而充气孔隙的数量则成为重要的考虑因素。一种土壤的充气孔隙容积所占的百分比，是从水分饱和状态的零到达田间持水量（-0.3巴）的30—50%，并因土壤类型而异。

过于潮湿的土壤造成透气性差会引起下面后果：（1）由于氧气在土中的扩散速度降低而减少了氧气的有效性；（2）由于缺氧以及通过反硝化而减少硝酸盐，使大量低氧化还原电位的微小位点的总体积增大；（3）增强了兼性的和严格嫌气微生物的活性，从而增强了乙烯、亚硝酸氧化物、二氧化碳以及其它与嫌气作用有联系的产物的生成。乙烯的生成与镰刀菌和寄主双方有关，在饱和时达到最高峰，在-5巴时显著下降，而在-10到-15巴时则完全停止。

土壤含水量也能影响养分对于镰刀菌的有效性。例如，豌豆种子在萌芽时释放渗出物的数量就直接与土壤含水量成正相关，土壤含水量越低，渗出物的量越少。而豌豆根腐镰刀菌（*F. solani* f. sp. *pisi*）厚垣孢子萌发又和豌豆种子渗出物的数量成正相关。镰刀菌的孢子能够在水势低到-80巴或者更低的情况下萌发，这种在干燥土壤中寄主渗出物的有效性对孢子萌发所起的限制证明了一种机制，即镰刀菌只有在适宜的水势并且也只有适合寄主生长的湿度下才会有所反应。

### （三）生长、存活和繁殖中的水分关系

关于水势在镰刀菌结构方面的效应可以表示为降低的水势级别：（1）最适于生长和（或）繁殖的；（2）最低生长（真菌进入休眠）的；（3）损害甚至杀死休眠期中真菌的水势。

在琼脂培养基上，或者在用氯化钾或其它溶质以降低水势的改良土壤（系）中，曾经研究过特种镰刀菌的孢子萌发和菌丝生长所需的最适和最低渗透势。一般来说，许多镰刀菌的“种”在-5和-25巴之间生长最好，而在-100至-120巴以下时则完全不生长。雪腐镰刀菌似乎例外，它在用氯化钾调到-1至-2巴的琼脂培养基上生长最快，而在低于-50巴以下则很少或者完全不生长。一般实验室培养基，如PDA之类的渗透势是在-1.5和-3.0巴的范围内。

较低的水势（-1.3—-15巴）对于菌丝生长的刺激作用显然是通过渗透势而非衬质势所控制。例如 *F. roseum* ‘*Culmorum*’ 的菌丝生长在0—-0.3至-15巴渗透势范围的土壤中是增长的（用不同克分子浓度的氯化钾把土壤湿润到均一的含水量，由此达到不同渗透势），但是随着衬质势低于-0.3巴，菌丝生长又会减慢（简单地调节到不同含水量从而达到不同衬质势）。粉红镰刀菌（*F. roseum*）的分生孢子、厚垣孢子和子囊孢子的萌发，似乎没有显示出随渗透压下降的刺激作用。相反在-1.4和-20巴之间所有这三种孢子的萌发率均为最大；然后随每一增值下降到低于-20巴和接近较低限的-80巴时而萌发逐渐减少。