

疫霉菌及其研究技术

郑小波 编著

中国农业出版社

疫霉菌及其研究技术

郑小波 编著

中国农业出版社

样书

疫霉菌及其研究技术

郑小波 编著

* * *

责任编辑 伏月华

中国农业出版社出版(北京市朝阳区农展馆北路2号)
新华书店北京发行所发行 北京市密云县印刷厂印刷

787×1092mm16 开本 8.5 印张 183 千字
1997 年 3 月第 1 版 1997 年 3 月北京第 1 次印刷
印数 1—1,000 册 定价 22.00 元

ISBN 7-109-04415-7/S·2740

前 言

疫霉属真菌是一群重要的植物病原菌，寄主范围广，对寄主植物有很大的危害性和破坏性，常导致农作物生产的严重损失，因而由它所致的植物病害通称“疫病”。多年来，对植物疫病的控制一直是农业科研与生产部门的难题。近年来，随着我国农业生产结构的改变，花卉、果树、蔬菜等经济作物及设施农业大量发展，植物疫病对农业生产发展的威胁日益严重，对提高疫霉菌及所致病害的科研和教学水平的需求日益突出。

在我国，对疫霉菌及所致病害的研究仍较薄弱。研究疫霉菌及植物疫病，不但要掌握疫霉菌的生物学及所致病害的基础理论，同时需要一套特殊的专门研究技术和方法。作者及所在实验室多年来从事疫霉菌及所致病害的研究，结合我国实际条件建立了一套较完整的实验技术，收集了大量国内外有关文献。本书综合作者及所在实验室的研究成果和国内外有关研究进展，就疫霉菌的分类与鉴定，中国常见疫霉种的特征与鉴别，疫霉菌的生物学、生态学，所致病害的病理生理学和分子生物学与分子病理学，植物疫病的防治措施和研究疫霉菌及所致病害的主要实验技术进行了较详细的叙述与介绍，对了解疫霉菌及所致病害的基础理论和掌握有关研究技术有帮助，可作为农业院校植保专业师生、植保科研部门专业研究人员和农业生产部门技术人员的参考书和工具书。

本书承南京农业大学植保系陆家云教授审阅并修改书稿。

疏漏不足之处，敬请指正。

郑小波

1995年4月

目 录

前 言

第一章 绪 论	1
一、生物学习性.....	1
二、对营养的要求.....	1
三、寄主范围.....	2
四、植物疫病主要症状与发病特点.....	2
五、致病性与致病力分化.....	2
六、生活史.....	3
七、细胞学特征.....	4
八、植物疫病的病害循环.....	5
第二章 疫霉属真菌的形态特征	7
一、营养体.....	7
二、孢子囊和游动孢子.....	8
三、厚垣孢子.....	8
四、藏卵器、卵孢子和雄器.....	8
第三章 疫霉菌的分类与鉴定	10
第一节 疫霉菌的分类与鉴定.....	10
一、疫霉属真菌的种及其分组.....	10
二、疫霉菌的分类依据.....	14
三、关于种的鉴定及对某些分类依据的评价.....	17
第二节 疫霉菌的种及种下类群分类变化.....	18
一、隐地疫霉与掘氏疫霉.....	18
二、掘氏疫霉与 <i>P. melonis</i> 和中国疫霉.....	19
三、烟草疫霉与寄生疫霉及其种下分类.....	19
四、棕榈疫霉及其相似种.....	20
五、大雄疫霉及其种下分类.....	20
六、樟疫霉.....	21

第四章 中国疫霉菌的种类与特征	22
第一节 中国疫霉菌属真菌分种检索表	22
第二节 中国重要疫霉菌的特征与寄主	23
一、苎麻疫霉	23
二、恶疫霉	24
三、辣椒疫霉	24
四、樟疫霉	25
五、柑桔生疫霉	25
六、柑桔褐腐疫霉	26
七、芋疫霉	26
八、掘氏疫霉	27
九、致病疫霉	27
十、大雄疫霉	28
十一、烟草疫霉	28
十二、棕榈疫霉	29
第五章 疫霉菌的有性生殖	30
第一节 疫霉菌的交配型与性分化	30
一、疫霉菌的交配型	30
二、疫霉菌的性征类型	32
三、交配型的分布	33
第二节 有性生殖过程	33
一、雄器围生(藏卵器穿雄生)的有性生殖过程	33
二、雄器侧生的有性生殖过程	34
第三节 疫霉菌的有性生殖行为	34
一、异宗配合疫霉菌的有性生殖行为	35
二、同宗配合疫霉菌的有性生殖行为	37
第四节 有性生殖生理	37
一、温度	37
二、光照	38
三、营养成分	38
四、空气	39
五、pH 值	39
第六章 疫霉菌的遗传与变异	40
第一节 同宗配合特性的遗传与变异	40
第二节 交配型的遗传与变异	41
一、交配型在无性繁殖条件下的遗传与变异	41

二、交配型在有性生殖后代的遗传与变异	43
三、控制交配型的遗传机制	44
第三节 生长速率的遗传与变异	46
一、生长速率在无性后代的遗传与变异	46
二、生长速率在有性生殖自交后代的遗传与变异	47
第四节 菌落形态的遗传与变异	47
第五节 致病力的遗传与变异	49
第六节 抗药性的遗传与变异	51
一、对抗生素的抗性遗传与变异	51
二、对甲霜灵的抗性遗传与变异	51
三、对氟苯丙氨酸、地茂散抗性的遗传与变异	53
第七节 其他生物学性状的遗传与变异	53
一、菌体形态的遗传与变异	53
二、在 35℃ 条件下菌丝生长能力的遗传与变异	54
三、产孢能力的遗传与变异	55
第七章 疫霉菌所致病害的组织细胞学与病理生理学	56
第一节 疫霉菌所致病害的组织与细胞学	56
一、感病互作条件下的组织学与细胞学变化	56
二、抗病互作条件下的组织学与细胞学变化	57
第二节 疫霉菌所致病害的病理生理	59
一、疫霉菌的致病机理	59
二、植物的抗病机理	60
三、马铃薯晚疫病的病理生理	61
四、大豆根腐病的病理生理	63
五、疫霉菌的植物抗毒素激发子	64
第三节 一些化学因素对病害发生影响的生理	66
一、施肥水平及土壤含盐度	67
二、氮素	67
三、磷	67
四、钾	67
五、pH	68
第八章 疫霉菌的存活	69
第一节 疫霉菌的存活结构与存活期	69
第二节 在土壤中存活的方式	72
第三节 影响存活的主要环境因素	72

第九章 疫霉菌的分子生物学	74
第一节 疫霉菌的 DNA 含量与倍体性	74
第二节 电泳核型	75
第三节 基因转导	75
第四节 双链 RNA	76
第五节 植物疫病的分子病理学	76
第六节 分子生物学技术在疫霉菌分类与系统发育研究中的应用	78
第十章 疫霉菌实验技术	81
第一节 常用培养基	81
一、利马豆培养基	81
二、V ₈ 培养基	81
三、V ₆ 培养基	82
四、胡萝卜培养基	82
五、燕麦培养基	82
六、玉米粉培养基	82
七、番茄培养基	82
八、大豆培养基	82
九、黑麦培养基	82
十、色氨酸培养基	83
十一、SLA 培养基	83
十二、S+L 培养基	83
十三、选择性培养基	83
第二节 分离与诱捕	84
一、分离	84
二、诱捕	84
第三节 孢子囊诱导产生与游动孢子悬浮液制备	85
一、诱导孢子囊产生	85
二、孢子囊的脱落性检测	86
三、游动孢子悬浮液的制备	86
第四节 厚垣孢子的诱导产生与检测	87
一、厚垣孢子的诱导产生	87
二、厚垣孢子的提纯与悬浮液制备	87
三、影响厚垣孢子产生的因素	88
四、分离、检测厚垣孢子的方法步骤	88
第五节 交配型测定与卵孢子产生	88
一、交配型测定	88
二、卵孢子的产生与计数	89

第六节 生长速率测定	90
第七节 菌丝生长温度测定	91
一、最低生长温度测定	91
二、最适生长温度测定	91
三、最高生长温度测定	91
第八节 单游动孢子无性系的建立	91
一、方法	92
二、主要影响因素	92
第九节 诱导卵孢子萌发与建立单卵孢株群体	92
一、诱导卵孢子萌发	92
二、单卵孢株群体的建立	95
第十节 致病性测定	95
一、致病性测定方法	95
二、主要影响因素	96
第十一节 菌体蛋白质电泳	97
一、蛋白质样品的制备	97
二、聚丙烯酰胺凝胶垂直平板电泳	97
三、染色与脱色	98
四、电泳图谱绘制与分析	98
第十二节 卵孢子在土壤中存活的测定	98
一、寄主植物测定	98
二、染色	99
三、培养基平板上萌发测定	99
第十三节 对药物的抗性与敏感性测定	100
一、杀菌剂室内毒力测定	100
二、两种杀菌剂复配后的毒力测定	100
三、抗药性诱变	101
四、抗药性遗传稳定性测定	101
第十四节 细胞核染色	102
一、无性结构的细胞核染色	102
二、卵孢子的细胞核染色	102
第十五节 固定与制片	103
一、浮载剂	103
二、玻片标本制作	103
第十六节 培养与菌种保藏	103
一、培养	103
二、菌种保藏	104

第十一章 植物疫病的防治	105
第一节 农业措施	105
一、减少病菌传播.....	106
二、控制田间湿度.....	106
三、轮作.....	106
四、田园卫生.....	107
五、施肥.....	107
六、调节播种期.....	108
七、其他农业措施.....	108
第二节 抗病品种	108
一、抗病育种.....	109
二、抗病品种与病害控制.....	110
第三节 生物防治	111
一、微生物颞颥原理.....	111
二、颞颥微生物群落.....	112
三、存在的问题与展望.....	116
第四节 植物检疫	117
第五节 化学防治	118
一、甲霜灵.....	119
二、乙磷铝.....	121
三、胺丙威与胺丙威 N	121
四、霜脲氰.....	122
主要参考文献	123

第一章 绪 论

疫霉属 (*Phytophthora* de Bary) 真菌, 通称疫霉菌, 隶属鞭毛菌亚门, 卵菌纲, 霜霉目, 腐霉科, 是一群重要的植物病原菌。由于疫霉菌对寄主植物的破坏性强, 危害性大, 往往导致农业生产的严重损失, 因而由疫霉菌所致的植物病害通常称为“疫病”。例如马铃薯晚疫病, 1847 年在爱尔兰曾因该病大发生使马铃薯歉收导致大饥荒, 近百万人饿死, 另有 200 多万人移民他乡。因此, 100 多年来, 世界各国的真菌学和植物病理学工作者对疫霉菌的分类、生态学、生物学、致病性及其所致病害的控制进行了大量研究。这些研究成果对植物病理学的产生、形成和发展起了重要的作用。

长期来, 对由疫霉菌所致的病害的控制一直较困难。近些年来, 随着我国农业生产结构的改变, 果树、蔬菜、花卉、中草药材以及设施农业的大量发展, 植物疫病对农业生产的威胁日趋严重。

一、生物学习性

疫霉菌为两栖性真菌, 可以生活在水中或潮湿土壤中, 高湿环境适合于它的生长与繁衍。主要无性繁殖结构是游动孢子囊, 每个成熟孢子囊可释放出几个至几十个游动孢子, 有的疫霉菌可以产生厚垣孢子。有性生殖产生卵孢子。疫霉菌孢子囊的萌发方式有 2 种: ① 间接萌发。即在有自由水的过饱和湿度条件下, 孢子囊以释放游动孢子的方式萌发。游动孢子可以借助鞭毛在水中游动, 有助于增加疫霉菌的侵染机会。游动孢子经一段时间游动后转变为休止孢, 再产生芽管萌发。疫霉菌的孢子囊多以这种方式萌发。② 直接萌发。即孢子囊直接产生芽管萌发而不释放游动孢子, 这时孢子囊的作用相当于分生孢子。通常, 在缺乏自由水和湿度较低条件下, 孢子囊以这种方式萌发。厚垣孢子和卵孢子是疫霉菌产生的、具有抵抗不良环境作用的结构。

绝大多数疫霉菌是兼性寄生, 是重要的植物寄生菌, 可侵染众多的经济作物并引起严重病害。在寄主植物休闲期间, 可随寄主植物残体在土壤中生活或产生休眠机构, 如卵孢子、厚垣孢子在土壤中长期存活, 成为下一生长季节病害的初侵染源。大多数疫霉菌可以在人工培养基上培养, 少数疫霉菌目前仍不能在人工培养基上生长。

二、对营养的要求

疫霉属是霜霉目真菌中营养方式由兼性寄生向专性寄生过渡的群体, 属内不同的种对营养的要求有较大差异, 如簇囊疫霉、樟疫霉等, 在营养成分较简单的培养基上可以生长, 而致病疫霉、草莓疫霉对营养条件要求较高, 人工与培养保存较困难。

蔗糖、葡萄糖是疫霉菌生长最理想的碳源, 其次是果糖、麦芽糖和淀粉。一些疫霉菌在含糖量高的培养基上可以生长, 如致病疫霉可以在含 15% 蔗糖的培养基上生长, 但通常

1%~3%的糖分就可以满足疫霉菌对碳源的要求。培养基含量高可以增加疫霉菌菌丝干重,但糖的有效利用率下降。脂类物质如脂肪、脂肪酸等也可以作为疫霉菌生长的理想碳源。有机酸不适合作为疫霉菌生长的唯一碳源,但是在含碳水化合物培养基中补充有机酸可以促进疫霉菌的生长。有机酸可以为疫霉菌代谢提供碳架,同时起着调节和缓冲培养环境的作用。在各种维生素中,疫霉菌仅对维生素 B₁ 有特殊要求,但需要量很低,在培养基中补充 12~25μg/L 的维生素 B₁ 即可满足疫霉菌生长的需要。

大多数疫霉菌可以利用无机氮源如硝酸盐为氮源,但有机氮源更适合疫霉菌的生长。少数疫霉菌如草莓疫霉、致病疫霉等不能利用无机氮源,必需提供有机氮源才能满足它们生长的营养要求。

硫和磷是疫霉菌生长必需的元素。无机硫化合物如硫酸钠、硫代硫酸钠均可以被疫霉菌利用,满足疫霉菌对硫的需求。有机磷及无机磷化合物如卵磷脂、磷酸二氢钠等可以作为疫霉菌的营养,为疫霉菌提供所需的磷元素。

在金属离子中,钾、镁离子对疫霉菌的生长是必需的。不同疫霉菌对钙的需求有一定差异,钙对许多疫霉菌的生长不是必需的,但在培养基中补充少量的钙(50~100mg/L)可以促进疫霉菌的生长。疫霉菌对一些微量元素的需求了解不多,已知疫霉菌的生长需要铁离子,在培养基中加入 0.1~1.0mg/L 可以大大促进疫霉菌的生长。对致病疫霉,二价铁离子比三价铁离子更适合它的生长需要。疫霉菌的生长可能还需要锌、铜和锰等,但需求量很小,只需补充锌 1mg/L、铜 50μg/L 和锰 50μg/L 就可以满足需要。

三、寄主范围

疫霉属真菌的寄主范围很广,主要侵害林木、果树、蔬菜、花卉、棉、麻、油料和中草药材等上万种植物,其中包括具重要经济价值、与国计民生关系重大的经济作物。但是就不同种的疫霉菌而言,其寄主范围差异很大。已知樟疫霉、烟草疫霉等 7 种疫霉菌的寄主范围很广,可以侵害数百种乃至上千种植物;苎麻疫霉、簇囊疫霉等的寄主范围较窄,通常仅侵染有限的几种至几十种植物;莎草疫霉、鳞莎草疫霉等则仅侵染 1 种寄主植物。一些疫霉种的寄主范围大小见表 1。

四、植物疫病主要症状与发病特点

疫霉菌所致植物病害的常见症状包括叶斑、猝倒、茎溃疡、枝枯、果腐、根腐、心腐及其他营养器官的腐烂等,严重时导致全株死亡。所致病害的主要特点是:在潮湿条件下病部常呈水渍状,扩展快,发病组织迅速死亡。常见的病征有:在高湿条件下病部表面出现霜状霉层至不发达的白色棉絮状霉层,尤其是病菌侵染地上部组织如叶片、果实等,严重发病后病征较为明显。挑取病部霉层于载玻片上,可镜检到疫霉菌的菌丝体和孢子囊等结构。

植物疫病的发生特点:病害通常在潮湿、多雨天气条件下发病重,病害潜育期短,再侵染次数多,传播与蔓延迅速,寄主植物常成片死亡。对发生在地下部的植物疫病,在排水不良和积水的地段发病较重。

五、致病性与致病力分化

已证明绝大多数疫霉菌都是植物病原菌,对寄主植物具有致病性。但是,对同一个疫霉菌种内不同菌株间的致病力分化,目前研究较清楚的不多。已知大雄疫霉(*P.*

megasperma) 种下包含 3 个专化型, 各专化型的菌株分别对三叶草、苜蓿和大豆具致病性, 其中, 大豆专化型下至少可划分为 25 个以上的小种; 烟草黑胫病菌 (*P. nicotianae*) 至少可划分为 3 个小种, 马铃薯晚疫病菌 (*P. infestans*) 至少包含 16 个小种, 而且随着植物抗病基因的不断发现, 小种数量有不断增加的趋势。然而, 引起我国棉花疫病的苾麻疫霉 (*P. boehmeriae*) 种内菌株间没有明显的寄主专化性分化, 对棉花品种的致病力虽有一定差异, 但分化不明显。

表 1 一些疫霉种 (*Phytophthora species*) 的寄主范围

寄主范围很广的种	寄主范围较窄的种	只有一个寄主的种
恶疫霉 (<i>P. cactorum</i>)	苾麻疫霉 (<i>P. boehmeriae</i>)	莎草疫霉 (<i>P. cyperi</i>)
樟疫霉 (<i>P. cinnamomi</i>)	簇囊疫霉 (<i>P. botryosa</i>)	鳞莎草疫霉 (<i>P. cyperi-bulbosi</i>)
隐地疫霉 (<i>P. cryptogea</i>)	栗黑水疫霉 (<i>P. cambivora</i>)	肿囊疫霉 (<i>P. inflata</i>)
掘氏疫霉 (<i>P. drechsleri</i>)	辣椒疫霉 (<i>P. capsici</i>)	蒲草疫霉 (<i>P. lepironiae</i>)
大雄疫霉 (<i>P. megasperma</i>)	柑桔生疫霉 (<i>P. citricola</i>)	墨西哥疫霉 (<i>P. mexicana</i>)
烟草疫霉 (<i>P. nicotianae</i>)	桔桔褐腐疫霉 (<i>P. citrophthora</i>)	菜豆疫霉 (<i>P. phaseoli</i>)
棕榈疫霉 (<i>P. palmivora</i>)	芋疫霉 (<i>P. colocasiae</i>)	马蹄莲疫霉 (<i>P. richardiae</i>)
	红腐疫霉 (<i>P. erythroseptica</i>)	豇豆疫霉 (<i>P. vignae</i>)
	草莓疫霉 (<i>P. fragariae</i>)	
	节水霉状疫霉 (<i>P. gonapodyides</i>)	
	橡胶疫霉 (<i>P. heveae</i>)	
	致病疫霉 (<i>P. infestans</i>)	
	侧生疫霉 (<i>P. lateralis</i>)	
	蜜色疫霉 (<i>P. meadii</i>)	
	葱疫霉 (<i>P. porri</i>)	
	报春疫霉 (<i>P. primulae</i>)	
	丁香疫霉 (<i>P. syringae</i>)	
	疣孢疫霉 (<i>P. verrucosa</i>)	

六、生活史

现以致病疫霉为例, 叙述疫霉菌的典型生活史过程 (图 1)。

(一) 无性阶段 无隔多核的菌丝体经过一定时期的营养生长, 部分菌丝分化出孢囊梗并在顶端产生孢子囊。孢子囊萌发释放出游动孢子。游动孢子经一定时期的游动, 休止, 鞭毛脱落并形成细胞壁, 转变为休止孢。休止孢萌发后产生芽管, 发育形成新的菌丝体。

(二) 有性阶段 当 A₁ 和 A₂ 两个不同交配型菌株接触时, 相互诱导使 A₁ 和 A₂ 菌株的

部分菌丝顶端分化出藏卵器和雄器。产生藏卵器的菌丝穿过逐渐膨大的雄器后（穿雄生），顶端膨大发育成藏卵器。藏卵器和雄器在发育过程中，其中的细胞核发生减数分裂，产生单倍体细胞核，这是疫霉菌生活史中唯一的单倍体阶段。随后雌、雄配子体很快进行交配，雄器内的单倍体细胞核进入藏卵器，在藏卵器内核配并发育出卵孢子。卵孢子经过一定时期的休眠后萌发，发育出新的菌体。

象其他真菌一样，疫霉菌的生活史也具有多样性。对一些有性阶段不常发生的异宗配合疫霉菌，通常以无性阶段来完成它的生活史。对同宗配合疫霉菌，由于它自身可以自我诱导分化出雌、雄配子体并交配产生卵孢子，因而其有性阶段经常可见，在一个生长季节中，无性阶段和有性阶段并存。

象其他卵菌一样，疫霉菌的营养体为二倍体，因此，在其生活史中，它的细胞核倍体性变化与其他单倍体真菌有明显差异。疫霉菌在无性繁殖过程中，菌丝体及无性繁殖所形成的各种结构均为二倍体，减数分裂仅发生在发育过程中的藏卵器和雄器内，因此单倍体阶段仅出现在少数形成雌、雄配子体的菌丝的末端，一旦交配完成，很快又恢复成二倍体。卵孢子是疫霉菌核配的场所，卵孢子内包含的雌、雄单倍体细胞核很快进行核配或保持独立，直至卵孢子萌发前才进行核配。因此，疫霉菌的整个生活史是以二倍体阶段为主，单倍体阶段很短，称疫霉菌的生活史类型为二倍体型生活史。

七、细胞学特征

采用电镜技术和染色技术，以菌丝、游动孢子、卵孢子为材料，对疫霉菌的细胞学进行研究。疫霉菌的细胞壁主要成份为纤维素，在电镜下观察时缺乏明显的层次结构。其细胞内主要包括细胞质膜、细胞质、细胞核、高尔基体、内质网、线粒体、微管、微体、各种液泡及脂肪体等。

疫霉菌的细胞核膜厚薄不均匀，核孔数量较多。在无性繁殖过程中，细胞核进行与高等植物相类似的有丝分裂。进行有性生殖时，雌、雄配子体内的细胞核解体，仅留下中央的1个核。在雌、雄配子体发育过程中，留下的1个细胞核各自进行减数分裂，形成的4个单倍体核有3个消失。雄器产生授精管进入藏卵器，雄核沿授精管进入藏卵器，并与雌核

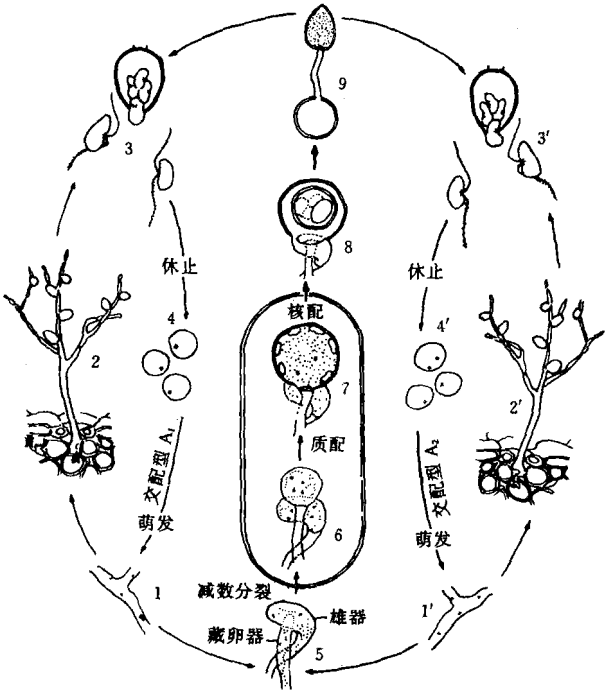


图 1 致病疫霉 (*Phytophthora infestans*) 的生活史
1. 营养菌丝 2. 孢囊梗 3. 孢子囊释出游动孢子 4. 休止孢 5、6. 发育中的藏卵器和雄器 7. 质核、核配 8. 卵孢子 9. 卵孢子萌发形成芽孢子囊 (1' 营养菌丝 2' 孢囊梗 3' 孢子囊释出游动孢子 4' 休止孢)

融合。大多数疫霉菌的细胞内含有 9~12 条染色体，个别疫霉菌变种的染色体多达 22~33 条，是一种多倍体。在细胞质中还包含有大量的线粒体，大小多为 $0.5 \times 1.0 \mu\text{m}$ ，具双层膜包被，常具指状内脊，在菌丝中有时可见到长达 $10 \mu\text{m}$ 的长型线粒体。在一个游动孢子中，通常包含 3~4 个大的、有内脊的和 19~23 个小的、无内脊的线粒体。疫霉菌的高尔基体形态与绿色植物的相似。

此外，在一些疫霉菌如致病疫霉、掘氏疫霉等的细胞核中，还观察到类似病毒颗粒。在致病疫霉细胞核的超薄切片中，曾观察到 2 种类型的类似病毒颗粒：I 型类似病毒颗粒由鞘和核心组成，单个或聚集，外径 41.6 nm ；II 型类似病毒颗粒直径 54 nm 。这些类似病毒颗粒仅存在于生长缓慢的菌株中，并引起这些菌株的培养性状持续地发生变异。最近，又发现一些致病疫霉菌株携带有 ds-RNA，可导致宿主菌株的致病力增强，菌丝干重增加。

八、植物疫病的病害循环

(一) **初侵染源** 主要是在土壤中存活的疫霉菌。疫霉菌在土壤中存活时间长短，主要与疫霉菌不同的种的特性、疫霉菌在土壤中存活的形态结构及土壤温、湿度等有关。不同疫霉菌的种在土壤中存活的能力不同。大多数疫霉菌在土壤中腐生能力不强，在土壤中腐生期间，其群体数量随时间的延长而下降。少数疫霉菌种，如樟疫霉、恶疫霉等，在土壤中具有较强的腐生能力。疫霉菌形成的各种形态结构中，菌丝体、孢子囊和游动孢子在土壤中存活的时间较短，在没有寄主残体提供营养的情况下，通常只能存活几天至 1~2 个月，而厚垣孢子、卵孢子等休眠结构则可以在土壤中存活相当长的时期。例如，我国长江流域及北方棉区，棉花疫病菌 (*P. boehmeriae*) 的菌丝体在没有寄主残体存在的情况下，在土壤中不能越冬，而卵孢子可以在土壤中越冬存活并成为次年病害的初侵染源。但在寄主植物残体中，疫霉菌的菌丝体可以存活较长时间，例如在土壤中腐生能力较弱的马铃薯晚疫病菌 (*P. infestans*)，在病薯中的菌丝体可以长期存活并成为下一生长季节病害的主要初侵染源。较低的土壤温度有利于疫霉菌的存活，例如，恶疫霉在土壤中的菌丝体在 29°C 下 3 天后就开始消解，而在 4°C 下可存活 45 天以上。土壤湿度对疫霉菌存活的影响较复杂。潮湿条件有利于腐生能力较强的疫霉菌的存活，例如樟疫霉在潮湿土壤中 (20°C) 可以存活 6 年以上。对于那些在土壤中腐生能力不强的疫霉菌，由于潮湿环境有利于其他腐生菌的繁衍，加速了病组织残体的分解，因此，相对低的土壤湿度有利于延长它们在土壤中的存活时间。但是，干燥的土壤条件不利疫霉菌的存活。

对于多年生作物，上年老病灶中存活的疫霉菌也可以成为翌年病害的初侵染源。例如，橡胶条溃疡病老病灶中越冬存活的病菌，在次年春季可以产生新的繁殖体进行传播。

(二) **侵染过程** 疫霉菌以直接侵入的方式为主侵入寄主。这里以游动孢子为例说明疫霉菌的一个典型侵染过程：游动孢子在寄主植物表面形成休止孢，萌发产生芽管，芽管顶端与植物表面接触时形成附着胞，在附着胞下方形成侵染钉，依靠酶的消解和机械压力穿过寄主表皮进入寄主体内。疫霉菌的菌丝在寄主组织内扩展时，菌丝产生分枝进入寄主细胞内形成吸器，从寄主细胞内吸取养分。疫霉菌的吸器形态变异很大，从指状、柱状至球状，有分枝或不分枝。例如，马铃薯晚疫病菌 (*P. infestans*) 的吸器呈棍棒状，卷曲或螺旋形，直径 $1 \sim 2 \mu\text{m}$ ；恶疫霉的吸器为球形；棕榈疫霉的吸器为指状，有分枝。

(三) **再侵染** 造成再侵染的主要结构是病菌的孢子囊和游动孢子。病菌的主要传播途

径是风和雨水，带病种苗、土壤及灌溉水。在合适条件下，疫霉菌侵入寄主植物后通常在几天后就可以在病部表面产生大量孢子囊并释放游动孢子，成为再侵染源。例如，在土壤中的棉花疫病菌（*P. boehmeriae*）经雨水击溅至棉铃并侵入后，在病棉铃表面产生大量的孢子囊和游动孢子，这些接种体随风、雨传播引起再侵染，再侵染形成的病斑在很短的时间内（几天内）又产生新的孢子囊和游动孢子进一步传播，使病菌的接种体数量在短时间内迅速上升，温、湿度适宜时病害迅速发展蔓延。

第二章 疫霉属真菌的形态特征

疫霉属 (*Phytophthora*) 是由著名真菌学家狄巴利 (de Bary) 于 1876 年建立的, 模式种为致病疫霉 (*P. infestans*) (图 2)。

疫霉属的主要形态特征是: 营养体为无隔菌丝体, 有的种可以形成菌丝膨大体。无性繁殖产生游动孢子囊, 呈近球形、梨形、椭圆形, 着生在具一定分化的孢囊梗上; 有的种可产生球形厚垣孢子; 游动孢子在孢子囊内形成, 孢子囊萌发时从顶部排孢孔释放出游动孢子。同宗配合或异宗配合。有性生殖产生藏卵器、卵孢子和雄器, 藏卵器球形, 内含 1 个球形、厚壁的卵孢子; 雄器单细胞, 无色透明, 近球形至短圆筒形, 围生或侧生。

在形态上与疫霉属较相近的是腐霉属 (*Pythium*)。两者的主要区别是: 疫霉菌孢子囊萌发时不产生或偶尔产生孢囊, 游动孢子在孢子囊内分化形成; 孢子囊不呈丝状, 着生在具分化程度不等的孢囊梗上; 大多异宗配合, 部分种为同宗配合, 雄器围生或侧生; 生长较慢, 生长速率一般小于 10mm/天。腐霉菌的游动孢子在孢囊内分化形成, 孢子囊萌发时先形成逸出管, 孢子囊内的原生质经逸出管进入顶端膨大的孢囊内, 再分化形成游动孢子; 孢子囊丝状、球形至椭圆形, 着生在未分化的菌丝上; 绝大多数为同宗配合的, 极少数种为异宗配合的; 雄器均侧生; 生长速率大多较快, 常在 36~48 小时内长满直径 9cm 的培养基平板。

一、营养体

为无隔、多核的菌丝体、无色透明、分枝多而短, 主干常不明显, 直径 4~10 μ m, 多为 4~8 μ m。老龄的菌丝体有时在局部出现少数不定型隔膜。细胞壁的主要成份为纤维素。菌丝体的常见变态结构是菌丝膨大体, 由菌丝局部膨大形成, 膨大体与相联接的菌丝间无隔膜, 通常呈椭圆形、近球形、球形或不规则形, 大多间生, 少数顶生、

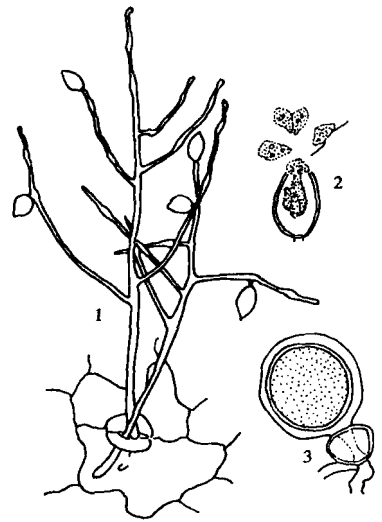


图 2 疫霉属模式种致病疫霉的形态

1. 孢囊梗与孢子囊 2. 孢子囊释放游动孢子 3. 藏卵器、卵孢子和围生雄器

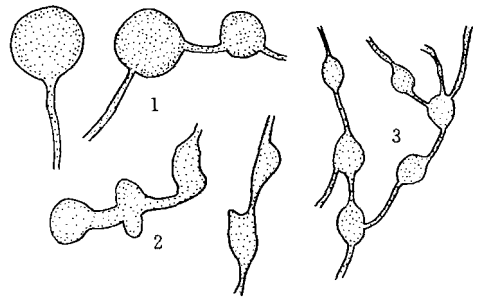


图 3 疫霉菌的菌丝膨大体

1. 球形的菌丝膨大体 2. 不规则形的菌丝膨大体 3. 近球形至椭圆形的串生菌丝膨大体