

综述评论

镰刀菌分类学的意义*

俞大绂

(华北农业大学植保系微生物教研组)

镰刀菌的生态适应性强,食性广,分布广阔,甚至存在于酷寒的北极地区和干旱炎热的沙漠内。它们中有的在动植物体上营寄生性生活,有的在动植物残骸上营腐生生活。它们对侵染诱发萎蔫、根腐以及各型腐烂,造成农作物减产。已收获的农产品如禾谷作物、果品、蔬菜等在贮藏运输中也会因镰刀菌引起腐烂,所受损失也很大。由于这些原因,人们一直在注意这类真菌。

查1900年前至1910年前后 Saccardo^[1]以及 Rabenhof^[2]对真菌记录的报道,镰刀菌有几百个种,加上其它刊物的记录,估计达到上千个种。菌种的描述和命名往往是根据它们所赖以生长的基质,而未详尽叙述其形态和培养性状。在那个时期,对镰刀菌的命名是极其混乱的,其原因可以认为是由于 Link^[3]建立镰刀菌属和 Fries^[4]改订的镰刀菌属所根据的性状不足。根据以后的研究结果证明其中有大量的同物异名的菌种,如 *Fusarium lateritium* 就有133个同物异名种。甚至应归在其它菌属(如 *Ramularia*、*Selenosporium*、*Cephalosporium*、*Stilbum*、*Lanosa*、*Botryosphaeria*、*Sclerotium*、*Cylindrocarpon* 等)的菌也被命名为镰刀菌属的菌种。这种现象至少有一部分是由于没有详细地研究菌的培养性状和不重视菌的变异性。有些人甚至认为以往命名镰刀菌新种的人,虽然描述菌种,却未看见菌种。又由于镰刀菌的分布广,群体相当大和有经济重要性,从植物或土壤分离真菌,没有镰刀菌存在的机会不多,既分离出来,就总得给它命名。此外,当时颇有狂热地描述新种的趋势,不只真菌,其它生物的分类也经历过这一阶段。

早在1910年,Appel和Wollenweber^[5]曾发表过镰刀菌分类的专著。其后Wollenweber^[6-9]又连续发表有若干篇镰刀菌分类的论文。美国曾

邀请他去帮助搞镰刀菌分类,如Sherbakoff,Reinking等人也都随Wollenweber工作过。Sherbakoff^[10]的《马铃薯镰刀菌》研究报告,Reinking和Wollenweber^[11]的《热带镰刀菌》都是根据Wollenweber^[12]的分类系统。Sherbakoff的报告虽然是历史性的参考文献,也很值得一读。在欧洲也有人如Jamalainen专门到Wollenweber的实验室去工作。Wollenweber和Reinking^[12]在1935年所刊出的《镰刀菌》丛书内提出了一个分类系统,这个系统一直是以后镰刀菌分类的基础。下面列有几个镰刀菌的分类系统(Wollenweber在1943年以后还发表过有关论文)。

镰刀菌属的各分类系统

发表年代	著者	组	种	变种	型种
1935—43	Wollenweber ^[12,13]	16	65	56	22
1940—45	Snyder & Hansen ^[14,15]		9		
1950	Райлло (Raiillo) ^[16]	17	55(10)	55	61
1968	Messiaen & Cassini ^[17]		9	9	
1970	Gerlach ^[18]	16	65	18	
1970	Билэй (Bilay) ^[19]	9	26	29	
1971	Booth ^[20]	12	44	7	
1974	Joffe ^[21]	13	33	14	

Wollenweber^[12,13]采用较多性状,以鉴定种和变种,包括(1)分生孢子:体积、形状、长宽比、分隔、顶细胞和脚细胞等;(2)培养性状:气菌丝、色素、孢子、孢子座、粘孢团、菌核及厚壁孢子的有无等。因此种的概念相当窄。Snyder和Hansen^[14,15]以及Raiillo^[16]都指出Wollenweber^[12]

本文于1977年2月27日收到。

* 中国科学院微生物研究所陈庆涛同志协助整理参考文献。

所采用供鉴定种的性状,似乎没有突出重点,许多性状是不稳定的,因而不可靠。问题在于对镰刀菌的变异性不够注意。

Snyder 和 Hansen^[14,15]特别指出了镰刀菌的变异性,认为镰刀菌分类必须用单孢分离的纯系。他们研究西瓜萎蔫病菌单孢分离的后代纯系,发现它们的病变性极大,如按 Wollenweber 和 Reinking^[12]的分类系统,有时可以把这些纯系菌归纳在不同组或不同种的菌种内。他们认为最可靠的鉴定性状,是大型分生孢子的形状补加小型分生孢子和厚垣孢子的存在与否。至于孢子的长和宽、分隔、厚垣孢子的位置、菌落色泽等性状都不可靠。他们的分类系统不采用组而直接用种,把 Wollenweber 的若干组合并或改订,提出镰刀菌 9 个种的分类系统,大量简化 Wollenweber 的分类系统。当前采用 9 个种分类系统的人并不多,因为把种的界限划得太宽,同样不切合实用。例如把 *Gibbosum*、*Roseum*、*Arthrosporiella* 和 *Discolor* 四个组合并成一个 *Roseum* 组就未被公认。虽然有的组似应合并。除少数人采用他们的分离系统外(如法国的 Messiaen 和 Casinii^[17]以及日本的松尾(1972)^[122]),许多镰刀菌分类工作者^[20,21]则部分采用 Snyder 和 Hansen 的分类系统,特别是 *Elegans* 和 *Martilla* 两个组的分类,并接受了他们的型种概念。所谓型种确实存在,而且在植物病理学方面尤为重要。与植物病害有关的最主要的是 *Elegans* 组内的 *Fusarium oxysporum* 和 *Martilla* 的 *F. solani*,若单凭孢子形态是难于区分它们是寄生菌或腐生菌的,自土壤分离镰刀菌的人都有这样的经验。总之, Snyder 和 Hansen^[14,15]的型种的概念还是可取的。因此,有人认为 Wollenweber 的系统^[12]及 Snyder、Hansen^[14,15]的系统,代表两个分类系统,至于其它分类系统则是以 Wollenweber 的为主,同时部分地接受了 Snyder 和 Hansen 的。实质上 Snyder 和 Hansen 的系统还是以 Wollenweber 的分类系统作为基础的。

Raillo^[16]差不多与 Snyder 和 Hansen 同时,感到 Wollenweber 的分类系统中种的概念有缺点。她也是采用大量单孢分离纯系作研究对象,并进行详细分析。她认为分类标准性状应该是大型分生孢子,至于其它的性状均不可靠。她认为鉴定菌种最基本的性状是孢子的弯曲度和顶细胞的性状。在她的镰刀菌专著(1950)^[16]中曾详细地

叙述孢子的弯曲度和顶细胞的形状。实际上这两个性状也不甚可靠,变异性相当大。由于这个或其它原因, Raillo 的种的概念仍然很窄,因此,她的分类系统^[16]并不比 Wollenweber 的简单,例如多出一个组,又在 55 个种内有 10 个亚种,在她以后的分类系统差不多没有人提出亚种,而是采用变种。

Wollenweber 所采用的许多分类性状虽然不可靠,但深入分析他们所制定的检索表可以看出,还是多少以大型分生孢子的型态为主的,只是没有特别强调而已。Wollenweber 为诱发菌产生各型器官如子座,菌核等,曾建议采用一套不同的基质如马铃薯斜面、苜蓿茎秆、蒸米等等培养菌。我们至今还采用蒸米作为产生菌核和比较色素的培养基。他原来的用意是专为培养镰刀菌供鉴定菌种用,而实际含有关于菌变异性的概念,认为菌在不同的基质上生长表现不同并有所差别。Wollenweber 也注意到了孢子的弯曲度以及镰刀菌的无性和有性世代的关系,他把 16 个组的 13 个与有性世代相联系。Snyder 和 Hansen 也着重镰刀菌的有性世代,Booth 亦复如此。我认为搞镰刀菌的分类,应该熟悉 Wollenweber 和 Reinking 的分类系统,以便了解后来的分类系统并作改订的根据基础要熟悉他们所采用的供作分类的各种性状。他们的分类系统内有许多值得研究的观点。据说 Wollenweber 在逝世以前曾向人提到对自己的分类系统并不满意,还待改进。

许多比较重要的早期分类系统在最近发表的分类专著中大都被省略,并且很少附有详细的检索表,不易作深入讨论。然而我们又非凭最近的资料不可,因为他们的观点,随着分类工作的深入而多少改变原有的看法。例如 Bilay^[19]在 1970 年发表的《镰刀菌属内菌种的实验形态和分类》与她在 1955 年所发表的专著《镰刀菌(生物学和分类)》^[122]就有些差别。她采用单孢分离的菌系,根据菌的形态以及环境因子和培养基的影响,还有大型、小型分生孢子的萌芽习性和寿命,讨论了用大型分生孢子、小型分生孢子和厚垣孢子作为分类性状的各个方面。我们知道这些性状是镰刀菌的重点性状。她的种的概念较 Wollenweber 和 Raillo 的为宽,种的划分比 Snyder 和 Hansen 较保守,结果,把镰刀菌划分为 9 个组、26 个种和 29 个变种。她把 *Roseum* 组和 *Arthrosporiella* 组合并为一个组即 *Roseum* 组。组内包括两个种 *F.*

avenaceum 和 *F. semitectum*, 减少了 Wollenweber 和 Rallo 所定的种的数目。这一合并是合理的。她把 *Gibbosum*、*Discolor*、*Lateritium* 和 *Trichothecioides* 四个组合并成 *Discolor* 组, 原因是根据大型分生孢子的形态及其萌芽性状和存在有大量厚垣孢子及其结构等均相似。这个合并很近似 Snyder 和 Hansen 的概念, 但我认为 *Gibbosum*、*Discolor* 和 *Lateritium* 还是可以区分的。当然各人的看法不同, 例如在 *Lateritium* 组内的 *F. udum*, *Subramanian* 认为应隶于 *Elegans* 组, 根据 Snyder 和 Hansen^[14] 的概念, 这个种是 *F. oxysporum*。她把 *Elegans* 组和 *Liseola* 组合并成一个组, 这也和 Snyder 和 Hansen 的分类系统相同。Bilay^[19,23] 的 *Elegans* 组包含 *F. oxysporum* 以及 *F. oxysporum* v. *orthoceras* 和 *F. moniliforme* 以及两个变种。根据我个人的研究, 豆科植物的镰刀菌, 变种 *Orthoceras* (Wollenweber 的种 *F. orthoceras*) 的性状, 特别是色素很不稳定。至于 *F. moniliforme* 是否可与 *F. oxysporum* 并列在 *Elegans* 组内, 我多少有些保留。*F. oxysporum* 按 Wollenweber 的分类系统原来是 *Elegans* 组的一部分, 其差异仅是不产生厚垣孢子。*F. moniliforme* 的大型分生孢子的形态, 既象 *Roseum* 组又象 *Elegans* 组的菌种。*F. moniliforme* 分布极广, 曾分离出大量菌种, 它们的大型分生孢子确实象 *F. oxysporum*, 但从没有发现厚垣孢子, 加上小型分生孢子为串生(有例外), 所以把这个菌种放在 *Liseola* 组内, 还是有所根据的。关于把 *Elegans* 组减到一个种(*F. moniliforme*) 和一个变种(*F. moniliforme* var. *subglutinans*) 是以形态性状为主的分类, 实际在自然条件下存在有需用生理性状或遗传性状才能区分的菌系, 后一点在镰刀菌遗传性内再谈。合并 Martiella 和 *Ventricosum*, 是根据前人^[19,20] 的看法, 确实有合并的理由。Wollenweber 和 Reinking^[12] 的 *Ventricosum* 组内仅列有一个菌种 *F. argillaceum*。根据其大型分生孢子的形状以及有性阶段, 归在 Martiella 组内较为合适。Bilay^[19,23] 把这个菌种作为 *F. solani* 的一个变种, 即 *F. solani* var. *argillaceum*, 其它变种还有变种 v. *redolens* 等四个变种。*F. merismoides* 也归纳在 Martiella 组内, 按 Wollenweber 和 Reinking^[12] 的分类系统, 它原归纳在 *Eupionnotes* 组内。对变种 *redolens*, 各人的看法不同, 有人^[20,21] 把它作为 *F. oxysporum* 的一个变种。*F. oxysporum* var.

redolens, 还有许多人认为是一个种, 如 Gordon^[24]。我们^[43]曾经观察由北京医学院第一附属医院 孙鹤龄^[44]大夫等送来的自人体足部 溃疡分离出的菌种, 它是 *F. redolens*, 但与 *F. oxysporum* 与 *F. solani* 各有相似的性状。我们也在其它的来源的菌株内遇到这个菌。国外也有报告^[25] 有作为人皮肤溃疡致病菌的 *F. redolens*, 倘使此菌可能在土壤内生存, 医学方面应引起注意。

Bilay^[19] 的分类同时根据形态和生理两方面提出有新的分类标准, 如孢子萌芽习性, 值得作详细和深入的研究, 然而迄今还没有包括有检索表的报告, 因此难于作具体的讨论。也如 Snyder 和 Hansen 的 9 个种的分类系统, 他们本人也没有发表有详尽的讨论和检索表, 不易作深入的探讨。至于 Toussoun 和 Nelson (1968)^[26] 所发表的 Snyder 和 Hansen 分类系统的图解很值得收藏。

Messiaen 和 Cassini 的分类系统(1968)^[17]原文载于法国的 *Ann. Epiphyt.*, 以后还发表过论文。他们是根据 Snyder 和 Hansen 的分类系统并作了修订^[20,27], 所采用分类性状以大型分生孢子为主, 辅以厚垣孢子的有无。他们用植物品种代替 Snyder 和 Hansen 的栽培品种。Snyder 和 Hansen 曾经把镰刀菌种的数目大为减少, 例如他们的 *F. roseum* 代表 4 个组的菌种, 为解决这个问题, 他们采用不是植物而是栽培品种名。例如 *F. solani* “Coeruleum”; *F. oxysporum* “Redolens”等。这些品种名称是为分开纯系类群而与种的分类无关。Messiaen 和 Cassini^[17] 采用植物品种代替栽培品种成为变种, 例如 *F. roseum* v. *avenaceum*, *Scirpi* 和 *Acuminatum* 则被归于 *F. roseum* v. *gibbosum* 之中。文献中还有这类品种名称, 但近来的分类学者都不采用, 因为似无此必要。

Gerlach^[18] 在西德主要研究 Wollenweber 所遗留下的标本。他基本根据 Wollenweber 的系统, 分为 16 个组, 并尽可能与有性世代联系。这种分类系统, 已有些过时, 但他为了区分哪些是真正的种和变种以及哪些种是可疑的, 所提出的菌种名单有一定的参考价值。

Booth^[20] 的分类系统也是根据 Wollenweber 的分类系统。他的专著有详尽的检索, 出版年份较近, 并总结了以往的分类系统(如 Gordon^[24])部分地接受 Snyder 和 Hansen 关于型种的概念。他重视菌的变异性, 也提出用单孢分离纯系、标准培养基和标准培养环境以进行比较鉴定菌种。他

接受 Snyder 和 Hansen 关于 *Elegans* 组的分类原则,即把 *Elegans* 组内原来所列的多个菌种合并成单个菌种,关于 *Martiella* 组与 *Ventricosum* 组合并,包括 4 个菌种,其中以 *F. solani* 和变种 *F. solani* v. *coeruleum* 较多。

Discolor 组包含为害禾谷作物的菌种: *F. culmorum*、*F. graminearum*、*F. sambucinum*、*F. heterosporum* 和 *F. sulphureum*。Snyder 和 Hansen 把这些菌种归并为一个种 *F. roseum* 并加上品种名,命名为 *F. roseum* 'Graminearum',至于寄生在禾谷作物的,命名为 *F. roseum* f. sp. *Cerealis* 'Graminearum'。Booth^[20] 不采用附加品种名称的命名原则,他把 *Roseum* 组归入 *Arthrosporiella* 组并承认 *Gibbosum* 组和 *Discolor* 组,大多数分类工作者一般取这种看法。

Lateritium 组,Booth^[20] 承认 4 个种和一个变种: *F. lateritium*、*F. lateritium* var. *buxi*、*F. udum*、*F. stilboides* 和 *F. xylarioides*。这个组是 Wollenweber 所建立的,着重大型分生孢子的位置和形状。Booth^[20] 根据小型分生孢子的形态及有无、大型分生孢子的长度和培养菌落的色素来区分菌种。*F. lateritium* 包含许多型种,我们分离出来的有 *F. lateritium* f. sp. *cerealis* 和 *F. lateritium* f. sp. *mori*,是根据所分离的寄主,并未进行接种试验。此外还从土壤和其它植物分离出这个菌种,看来变异性相当大,也可能有未经报道的型种,值得注意。

Sporotrichiella 组的分类,Booth^[20] 根据小型分生孢子梗把产生单小梗的 *F. sporotrichioides* 和 *F. fusarioides* 分开,极为切合实用。我们曾协助中国医学科学院的同志鉴定这类菌种,时常感到困难,如按 Booth 的分类性状就比较明确。

Booth^[20] 将 *Submicroceras* 组并入 *Arachnites* 组,以及将 *Pseudomicrocera* 和 *Macroconia* 两组并入 *Coccophilum* 组(新组)。这类菌主要寄生介壳虫,我们曾在浙江黄岩的柑桔园内看到这类菌及其子囊世代(*Nectria* 和 *Calonectria*)。

根据小型分生孢子梗的形态和产孢子性作为真菌分类的鉴定性状,在半知菌的分类中早已采用,如 Barnett^[23] 的《半知菌分类图解》。Booth 是把这个性状引至镰刀菌分类的第一个人。他尽可能采用这个性状。Booth 不承认 *Roseum* 组,将它归并入 *Arthrosporiella* 组,并改订 *Sporotrichiella*、*Arthrosporiella* 和 *Gibbosum* 组。*Sporotrichiella* 组

内产生多芽孢产孢细胞的种被转到 *Arthrosporiella* 组内,原来在 *Roseum* 组内产生简单小梗的种则转入 *Gibbosum* 组内。以往区分 *F. oxysporum* 和 *F. solani*,根据大型分生孢子的形态有时不易作判断,而根据分生孢子梗的形态则能立即并明确地作区分。*F. moniliforme* 与变种 *subglutinans*,根据小型分生孢子梗的形态是显然不同的。

Booth 也强调有性世代在镰刀菌分类中的重要性,然而也指出镰刀菌时常不易产生有性世代,实用性差。他经常进行杂交试验,在 *Lateritium* 组内,*F. lateritium* 与 *F. stilboides* 不能杂交。这两个种虽然相似但仍分为 2 个不同的种。

Booth^[20] 分类系统采用分生孢子梗和分生孢子的形态以及有性世代作为分类标准,性状虽然相当可靠,但为区分菌种还是很不够的。因此在 Booth 的检索表内,时常采用大型分生孢子体积和菌落色素作为鉴定菌种的性状。至于大型孢子的体积和菌落色素虽然变异性很大,但在变异中还是有相当的稳定性,如 *F. culmorum* 的大型分生孢子较宽。这类变异性状虽然大部分不是遗传性的,但在标准的环境下培养则能减少变异性。这是研究镰刀菌的人常遇到的问题。如这类性状到底应如何处理,当前还是依个人看法而定。

Joffe^[21] (1974) 提出一个最近的镰刀菌分类系统,他没有提出详细的检索表,以及还没有阅读他以往有关 *Elegans*, *Martiella* 和 *Liseola* 三个组分类论文原文,因此不能作全面分析。

他的分类系统中分为 13 个组,其中 9 组系根据 Wollenweber^[12] 的分类系统(*Arachnites*、*Eupionnotes*、*Spicarioides*、*Macroconia*、*Roseum*、*Arthrosporiella*、*Lateritium*、*Liseola*、*Discola*)。一个 *Elegans* 组是根据 Snyder 和 Hansen^[15] 的分类系统,载列一个种 *F. oxysporum* 和一个变种 *F. oxysporum* var. *redolens*,改订 Wollenweber 3 个组: *Sporotrichiella*、*Gibbosum* 和 *Martiella*。*Sporotrichiella* 组内有 *F. poae*、*F. sporotrichioides* 和其两个变种, v. *chlamydosporum* 和 v. *tricinctum*。Bilay 的 *Sporotrichiella* 组内仅有一个种, *F. sporotrichiella* 和其 4 个变种, v. *sporotrichioides*、v. *poae*、v. *tricinctum* 和 v. *anthophilum*。Booth^[20] 的 *Sporotrichiella* 组列入二个种 *F. poae* 和 *F. tricinctum* 无变种。区分种的性状是小型分生孢子和小梗的性状。他们关于此组分类的差别只是对种的水平看法不同,然而在实用方面

看来 Booth 的系统较明确。

Joffe^[12] 所改订的 *Gibbosum* 组的种, 和其它的晚近系统差别较大。这个组仅有一个种 *F. equiseti*, 附有 4 个变种 *v. acuminate*, *v. compactum*, *v. candidum* 和 *v. longipes*。Joffe 的种的概念比 Booth 的为宽。至于他改订的 Wollenweber 的 *Martiella* 组包括 *F. solani* 及其两个变种和 *F. javanicum*, 与 Bilal^[19] 的分类基本相同。但包括 *v. ventricosum*, 又与 Booth 的相近似, 因为 Booth 把 *Ventricosum* 组并入 *Martiella* 组列为一个种 *F. ventricosum*, 此外有 *F. illudens* 和 *F. tumidum*, 并把 *F. javanicum* 作为 *F. solani* 的同物异名种。

自 Wollenweber 以后, 各国的镰刀菌分类工作者曾提出各种分类的全面的或部分的系统。总的讲来, Wollenweber^[12] 开始时建立一个的分类系统, 以鉴定大量的镰刀菌。随后重视菌的变异性, 把许多是由于环境条件引起的变异种改成变种或同物异名的菌种, 这样的做法必然须排除不可靠或不甚可靠的鉴定性状并决定比较稳定的主要性状, 如 Snyder 和 Hansen^[15] 以及 Rallo^[16] 的分类系统, 结果是组的数目通常减少(除 Rallo^[16] 外)和种的数目大为减少。自此以后, 分类系统的改进, 大都在种的确定与归类, 仍然着重性状的运用。提出新的性状使分类系统的改订愈加具体和明确, 如采用分生孢子梗的形态。试图采用生理性状如孢子萌芽习性, 但成绩不大, 因为不同的现象相当局限。试用血清学反应也有限, 因为只能区分型种以下的分类单位即血清型。镰刀菌分类系统的研究已进行有 60 多年, 看来进展并不太明显, 似乎大都与 Wollenweber^[12] 所提出的相差不多。然而实际并非如此。搞分类工作的目的是认识和鉴定自然存在的实物, 确定菌种供人类利用、控制或改造, 并不是为分类而分类。因此, 我们必须确定菌种, 并尽量符合客观实际。当前有大部份菌种已被认为是可以确定的, 如 *F. nivale*, *F. solani*, *F. avenaceum*, *F. moniliforme*, *F. lateritium*, *F. oxysporum*, *F. culmorum*, *F. graminearum* 等菌种。我们必须有公认的种作为模式种, 并用它作起点, 才能有利于进行和统一分类工作。

Snyder 和 Hansen^[14, 15] 根据镰刀菌寄生专一性区别成型种。防治植物病害常遇到新的生理小种摧毁寄主的抗病性。现在我国以及许多国家采

用塑料篷栽培蔬菜作物, 由于地点比较固定, 适合土传病害的发展菌种常发生变异。例如在日本培育成抗黄瓜枯萎病镰刀菌型种 1 号和 2 号小种的黄瓜, 又发生 3 号小种为害。棉花枯萎病镰刀菌型种, 国际上报道有 5 个小种, 这不仅是一个生产问题, 也是一个理论问题。在国外, 如埃及发现抗病棉种内有病株, 进行分析曾发现新的小种。发现新的小种愈早, 造成的损失愈小。我们这类工作还做得很不够。

Armstrong 和 Armstrong^[29-31] 从本世纪 30 年代开始研究镰刀菌, 包括大豆, 豇豆, 三叶草, 棉花, 甘薯, 包心菜, 芹菜, 豌豆等的病原镰刀菌的生理分化现象。他们除指出研究镰刀菌的生理分化(型种)采用标准技术的重要性以外, 曾提出主要和次要寄主的概念。标准技术为采用: (a) 毒性强的单孢分离菌系; (b) 浓度足够的接种菌; (c) 适当发育阶段的纯寄主品种; (d) 为寄主生长用的适当的基质; (e) 温度 27—28℃。这些条件能使寄主呈现比较一致的外表症状。研究棉枯萎病的同志说棉花病后可能内部呈现剧烈程度不等的褐化, 而外表不呈现症状, 反之外表呈现明显的症状而内部症状轻微。为鉴定生理小种和研究变异性, 这是首要的工作。在国内为培育抗病品种而研究生理小种的机关, 似应建立起共同的接种标准技术和标准的记录(似应根据外表症状), 最好是采用相同的鉴定寄主。

主要寄主, 是指型种的毒性对一个寄主保持相当稳定而对另一寄主(次要寄主)则寄生性大幅度的降低或丧失。研究镰刀菌萎蔫病的人, 大概都有这一经验。

镰刀菌大都是兼性寄生菌, 而且大多数的菌种偏向于腐生性, 即为兼性腐生菌。在 *Martiella* 组的 *F. solani*, 除菜豆根腐菌型种外, 寄生性受环境因子的影响极大, 包括寄主的衰弱与其它微生物并发的作用。例如自果树和森林树木的病根分离的 *F. solani*, 若接种于健全的根, 很不容易引起侵染。这个菌一般不呈现生理分化现象, 而是多食性的兼性腐生菌。

镰刀菌可能由于线虫造成的伤口或寄主生活力的削弱而加强病情。当前相当重视线虫加强镰刀菌寄生力的作用。因此培育抗枯萎病的棉株同时培育其抗线虫病的能力。病毒病害也能助长镰刀菌所引起的病害, 由于这些原因, 在室内鉴定的抗病农作品种, 当在大田栽培时, 抗病性多少被削

弱,这些现象虽与镰刀菌分类没有直接关系,然而涉及镰刀菌的生态学和区系的问题,与分类还是多少有些关联的。

关于镰刀菌的遗传变异,工作还做得很不够,这是镰刀菌分类的一个重要部份。镰刀菌的分类工作者自 Snyder 和 Hansen^[14,15] 以及 Raillo^[16], 特别通过实验强调变异性。此外 Bouriquet^[32] (1939), Padwick^[33] (1940), Jamalain^[34] (1943), Prasad^[35] (1949), Gordon^[24,36-39] (1954—1960), Subramanian^[40] (1955) 等人均指出菌的变异性,以致供鉴定菌种的性状变异性极大。

镰刀菌在培养中表现变异,被认为是菌系不纯的缘故,然而自单孢分离的纯系后代不断呈现变异,不是菌的纯度问题。有的人认为,单孢后代在标准培养条件下发生变异,不能排除可能是由于产生了突变体。研究这个问题时所遇到的不明确现象是,突变体是否也与野生型同样易于发生变异呢?许多镰刀菌的孢子是单核细胞,而发生变异似表明核本身并不是纯化的。镰刀菌在自然或人工培养中,仅有较少的菌种产生有性世代。在 *Elegans* 组内的 *F. oxysporum*, 还没有报道过有性世代。看来它们的核不是来自有性杂交。当然这是半知菌的一个普遍现象,不限于镰刀菌。我们曾用蠕孢菌作材料研究这个问题,自单孢培养再继续作单孢培养,进行几十代,几乎每一代都发生变异。这个现象虽然国内外的工作者经常报道,然而似乎没有统一的认识。

异核现象是真菌赋有的一个特性,然而许多人认为在自然环境下镰刀菌很少是异核体,当然,也有人不同意这个看法。据了解豌豆萎蔫病菌肯定有异核体。我们^[41]研究水稻恶苗病菌 *F. moniliforme* (*F. fujikuroi*) 发现这个菌在自然环境下,确实是一个异核体,而且自各地所采的菌,经单菌丝分离,无例外地都产生 3 个不同的菌系(紫、红和白色)。它们除色素各异以外,一些培养性状以及致病力也表现不同。紫色菌系不产生大型分生孢子团,产生赤霉素量最大,红色菌系产生大量的大型分生孢子团及产生中等量的赤霉素和白色菌系无寄生力。这些菌系的单孢后代纯系能保持这些性状相当稳定,至少(以后待继续观察)没有发生变异。这个菌的单孢子是单核细胞,为什么不发生变异,看来是纯核菌系。那么为什么其它单核孢子的镰刀菌单孢分离的后代时常发生变异,其真正原因还不明了,值得深入研究。自

病株分离出紫色或白色菌系,如根据大型分生孢子团有无,色素,菌落形态等性状,就不太容易鉴定菌种。我们往往认为 Snyder 和 Hansen^[15] 的分类系统不切实用。然而,在具体实践工作中,关于种的概念宜宽还是宜狭,时常猜疑不定。有时难以决定某菌应该放在那个菌种内。如上面所提到的自人体足部溃疡分离出的镰刀菌,我们把它定名为 *Fusarium solani* (Mart.) App. et Wr. em. Snyder et Hansen f. *viridiflavum* (Syn. *F. redolens* Wr.). 实际这个菌既近似于 *F. oxysporum* 又近似于 *F. oxysporum* 的变种 (*F. oxysporum* var. *redolens*) 或 *F. solani* 的变种 (*F. solani* var. *redolens*)。在镰刀菌分类中时常遇到类似的问题,即一个种应归在哪个组内?它的分类水平是种或变种?关于镰刀菌异核现象的报道不多,仅英国的 Buxton^[41,42] 报道豌豆等萎蔫病菌的异核现象,准性生殖和寄生性。

镰刀菌的突变问题,承认菌发生突变,然而研究工作还做得不多。在抗病品种内发现感病单株,通常被认为发生了突变,但大都未作深入的研究。工作上常遇到的困难是由于接种技术和菌的变异性。人工诱变镰刀菌极容易诱发突变体。在水稻恶苗菌紫色菌系有两个遗传标志的紫色突变体中,发现出现有红色突变体,但其它的遗传标志性状仍保持稳定。这一初步观察,还待做更多的深入工作,因为我们所采用的镰刀菌分类的性状,大多数是非遗传性的表型性状。如能更多了解它们的遗传本质,对于分类工作是有帮助的。如前面提到的水稻恶苗病菌异核体,其红色的菌系产生大量大型分生孢子团而紫色的不产生这个器官。这个性状受遗传性控制,而受环境的影响不太大。根据有性世代孢子的体积,如遇到突变,孢子的体积比野生型的可能大得多。

镰刀菌的 *Elegans* 和 *Sporotrichiella* 两个组不产生有性世代的器官,因此对这些菌的遗传学研究大都以突变、异核体、人工合成二倍体和准性重组为对象。当然我们希望能获得有性世代的器官,供作分类性状之一。当前正在继续并扩大这类工作,进行杂交以供遗传学研究,如现在已能人工产生水稻恶苗菌的有性世代。人工产生有性世代当然首先须知道菌是否系异宗菌,其次是研究其亲和性,因此杂交系的配对数目不能过少。据报道,有的镰刀菌种的杂交,须用地区相隔远的菌系才能产生能孕的子囊世代,有的镰刀菌如 *F.*

nivale, 时常产生子囊壳。在研究谷子镰刀菌子苗腐烂病的工作中, 把灭菌的谷子或麦秆放在培养基上面, 经常形成子囊壳。小麦赤霉病菌在自然环境下或室内均产生子囊壳。然而有关这些菌的遗传学的工作很少。遗传学工作者, 通常采用链孢菌 (*Neurospora*), 因为材料来源和技术问题均较方便, 并已累积有大量记录。关于病原菌方面, 仅小麦镰孢菌的遗传工作较多, 也是由于材料来源和技术较方便。镰刀菌的遗传学研究还有待分类学和植物病理学工作者共同努力。

根据以上所谈到的一些问题, 可以看到分类学是研究这些问题的基础学科。与镰刀菌分类学有关的方面有植物学。镰刀菌诱发许多为害严重的植物病害, 如尖孢镰刀菌所引起的萎蔫病, 国际间已知的至少有 70 多种, 其中绝大部分在我国未报道过, 还待调查并鉴定其病原体。腐皮镰刀菌, 除少数几种寄生性稍强外, 其余大都是腐生性比较强, 因而诱发病害深受环境条件(特别是寄主的健壮性)影响。衰退的植物根系极易被菌侵染并引起根腐。腐烂的根系上面, 还存在有许多其它的镰刀菌, 它们可能加强病势。研究这个问题, 当然须从分类学着手。果树和林木的溃疡病的病原真菌可能是镰刀菌。在调查病害中, 时常遇到有这类病害, 对于这类病害, 还有待作分离和鉴定。国外有不少有关溃疡病镰刀菌的报道。镰刀菌在水果贮藏中, 通常为害不严重, 但如环境不良, 能助长果实腐烂。有时自皮孔腐烂的果实能分离出砖红镰刀菌。这个菌经常在果园内苹果树的腐朽组织上面生长。鉴定菌种后, 可以推知果园内存在有此菌, 并表明果实腐烂的镰刀菌是来自果园本身。

禾谷类作物的镰刀菌种子腐烂和子苗枯萎是农业生产的一个相当重要的问题。在国外曾进行大量的研究工作。在国内也有很多的报道, 然而还没有全面分析存在的镰刀菌菌种, 因而还不能阐明各个单个镰刀菌种以及复合的菌种所造成的伤害。

病原镰刀菌能在土壤内长期存活, 有的能存活十年, 逐年诱发病害, 因此常设计自土壤分离镰刀菌的选择培养基, 以利于鉴定寄生和腐生菌种。

植物检疫方面。诱发植物病害的镰刀菌常借寄主的选殖器官特别是种子传播。国际间频繁地交换种子, 难免不传带这类病菌。有许多种镰刀

菌病害, 据个人所知, 在国内还没有正式报道, 如菜豆、洋葱、包心菜、大豆、菠菜、萝卜、合欢、咖啡等的萎蔫病。种子肯定能传带这些镰刀菌。棉花和亚麻种子传带病原镰刀菌是众所周知的。不仅对国内还未发现的病害要严格执行对外检疫, 对在国内发生的为害严重的病害也须执行对内检疫。在国外已普遍发生的镰刀菌病害, 如前面提到的黄瓜镰刀菌萎蔫病包含有许多生理小种, 一旦传入国内, 将增加当前所进行的抗病育种工作的困难。又如进口的香蕉是否带来香蕉萎蔫病菌等类似问题, 均值得重视。因此为有效地执行对外检疫, 对鉴定镰刀菌种的工作须要求有一定的知识。

医学方面。镰刀菌能诱发人类和牲畜的镰刀菌病害和毒素症。大麦上面赤霉菌引起牲畜的毒素症。所谓克山病, 有人认为是枝孢菌的镰刀菌(枞分枝镰刀菌、三隔镰刀菌和早熟禾镰刀菌)所引起的。有关于调换食粮能防治这类病害的经验。用发霉的玉米喂马曾造成死亡。病原菌究竟是镰刀菌或黄曲霉以及其它的菌种, 需进一步澄清。对诱发人类病害的镰刀菌, 在我国曾做了不少的工作。为确定病菌的毒性和菌系间毒性的强弱, 需采用适当的菌种或菌系, 并改进技术。

关于利用问题。稻恶菌的赤霉素在农业生产上所起的作用早已确定。近年来又发现玉蜀黍赤霉产生能刺激家禽和家畜生长的雌性激素“ α - α ”物质。由于这些发现, 在国外曾进行筛选过供农业和医学能利用的镰刀菌种。看来, 我们结合镰刀菌种保藏工作也应进行这项工作。

菌种保存问题。在许多国家内都保存有大量的镰刀菌种, 特别是模式菌种, 供分类学研究用, 包括鉴定菌种和制订分类系统。国际间不时召开镰刀菌分类学的会议, 而对真菌其它个别菌属却很少举行国际会议, 原因是镰刀菌在农业生产方面的重要性和镰刀菌分类系统不时需作改订。

土壤微生物方面。研究土壤微生物首先是分析土壤内的微生物区系及其消长情况。研究微生物区系, 就得鉴定菌种。在国外曾发表有土壤内镰刀菌区系的报告, 例如谷类作物大田、牧草场、果园、森林地区等土壤镰刀菌种的分析。这类工作的目的是一方面为设计病害防治措施提供资料, 另一方面是为分析土壤内的整个微生物区系, 研究微生物在物质循环中所起的作用。镰刀菌是分析的一个重点, 因为它们对分解纤维素起相当

大的作用。

遗传变异方面。镰刀菌的分类和菌种鉴定常遇到的困难是菌种经常变异。当一个菌种在比较长时间培养并频繁传代后,往往丧失掉若干供鉴定菌种的性状。凡是由环境所引起的非遗传性的变异,大都能采用标准的培养技术予以减弱。然而即使严密控制培养条件,也还是经常发生变异。这类变异是遗传性的变异。遗传变异的原因,大致为突变,有性杂交和异核现象。镰刀菌很容易发生突变,因而可能改变其致病性,生成新的型种。这是抗病育种的一个困难问题。镰刀菌的突变究竟是由于与其它生物相似的染色体畸变还是由于基因突变,还不明确,有待细胞遗传学的研究。镰刀菌除极少数几个菌种外,在人工培养中或自然环境下很少产生或不产生子囊世代。看来有性杂交引起的变异性的机会不会很大。然而子囊世代是镰刀菌分类和鉴定的一个重要的性状,因此在许多国家内,重视诱发产生有性世代的技术并有新发展,如近来采用地理隔离遥远的亲和性水稻恶苗病菌系,成功地通过人工培养产生子囊世代,即为其中一例。有性杂交能更好的阐明菌的变异性。镰刀菌的异核现象,迄今只有两个菌种,即豌豆萎蔫镰刀菌和水稻恶苗病镰刀菌已肯定是异核体。有的人认为镰刀菌在自然环境下并不以异核体存活。然而我们发现还有其它的镰刀菌种也可能是异核体。这个问题,尚待深入研究。镰刀菌变异可能的机制,在实用和理论方面都有很大的意义。研究变异性就需将变异的菌种与正常的菌种相比较,如进行种间杂交,尤其离不开分类学的基础知识。

其它真菌在种的分类问题上,也遇有如镰刀菌相类似问题,如疫病菌(*Phytophthora*)。关于这个菌种的有性杂交曾进行过相当大量的工作,并取得一定的成绩,例如找到促进某些疫病菌有性杂交的因素。这类现象可供研究镰刀菌有性杂交工作的借鉴。

总之,无论研究镰刀菌的生理、生态、致病力,遗传变异或生理生化,一个必要的前提是所采用的菌种名称,是大家公认的菌种。因此,镰刀菌的分类学研究是镰刀菌生物学的各个领域研究的基础。

参 考 资 料

- [1] Saccardo, P. A. "Sylloge Fungorum", IV. 1866; X. 1892; XI. 1895; XIV. 1899; XVI. 1902; XVIII. 1906; XXV. 1931, Padua.
- [2] Lindau, G. Hyphomycetes (erste-zweite Hälfte). In: "Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Oesterreich und der Schweiz" 2nd ed. Vol. I, Sect. VII, IX, Eduard Kummer, Leipzig, 1910.
- [3] Link, H. F.: *Mag. Ges. Nat. Fr.*, 3: 10, 1809.
- [4] Fries, E. M.: *Syst. Mycol.* I: XLI (introduc.), 1821.
- [5] Appel, O. et al.: *Arb. Biol. Anst. Land-u Forstw.*, 8 (1): 209 pp., 1910.
- [6] Wollenweber, H. W.: *Phytopath.*, 3: 24—50, 1913.
- [7] Wollenweber, H. W.: *Annls. Mycol.*, 15: 1—56, 1917.
- [8] Wollenweber, H. W.: *Angew. Bot.*, 8: 168—212, 1926.
- [9] Wollenweber, H. W.: *Z. Parasitkde*, 3: 269—516, 1931.
- [10] Sherbakoff, C. D.: *Cornel. Univ. Agr. Exp. Sta. Memoir*, No. 6, 89—270, 1915.
- [11] Reinking, O. A. & Wollenweber, H. W.: *Philip. J. Sci.* 32 (2): 103—253, 1927.
- [12] Wollenweber, H. W. & Reinking, O. A.: *Die Fusarien*, Berlin, Paul Parey 355 pp. 1935.
- [13] Wollenweber, H. W.: *Zentbl. Bakt. Parasitkde Abt. 2* 106: 104—135, 171—202, 1943.
- [14] Snyder, W. C. & Hansen, H. N.: *Am. J. Bot.*, 27: 64—67, 1940.
- [15] Snyder, W. C. & Hansen, H. N.: *Am. J. Bot.*, 32: 657—666, 1945.
- [16] Raillo, A. I.: *Fungi of the Genus Fusarium*. 415, pp. Moscow, Government Publishers of Agricultural Literature, 1950.
- [17] Messiaen, C. M. & Cassini, R.: *Annls Epihyt.*, 19: 387—454, 1968.
- [18] Gerlach, W.: *Ann Acad. Scient. Fenn. S. A.*, IV. Biologica No. 168. 37—49, 1970.
- [19] Bilay, V. I.: *Ann. Acad. Scient. Fenn. S. A.*, IV. Biologica No. 168. 7—18, 1970.
- [20] Booth, C.: *The Genus Fusarium*. C. M. I. Kew, Surrey 237, pp. 1971.
- [21] Joffe, A. Z.: *Mycopath. Mycol. Appl.*, 53: 201—228, 1974.
- [22] Matuo, T.: *Rev. Plant Prot. Res.*, 5: 34—45, 1972.
- [23] Bilay, V. I.: *Fusarii*, Kiev. Ukr. SSR. Acad. Sci., 1955.
- [24] Gordon, W. L.: *Can. J. Bot.*, 38: 643—658, 1960.

[1] Saccardo, P. A. "Sylloge Fungorum",

- [25] Козия, С. Л.: *Вестник Венерологии и Дерматологии*, **30** (1): 28—31, 1956.
- [26] Tousoun, T. A. & Nelson, P. E.: A pictorial guide to the identification of *Fusarium* species. 51 pp., Pennsylvania State Univ. Press, 1968.
- [27] Tousoun, T. A. & Nelson, P. E.: *Ann. Rev. Phytopath.*, **13**: 71—82, 1975.
- [28] Barnett, H. L.: "Illustrated Genera of Imperfect Fungi" 2nd ed. Burgess, Minneapolis, Minnesota, 1960.
- [29] Armstrong, G. M. & Armstrong, J. K.: *Ann. Rev. Phytopath.* **13**: 95—103, 1975.
- [30] Armstrong, G. M. & Armstrong, J. K.: *Phytopath.*, **38**: 808—826, 1948.
- [31] Armstrong, G. M. & Armstrong, J. K.: *Phytopath.* **58**: 1242—1246, 1968.
- [32] Bouriquet, F.: Les *Fusarium* et *Cylindrocarpum* de l'Indochine, Les maladies des plantes, cultivees à Madagascar, XI, Paris, 1939.
- [33] Padwick, G. W.: *Indian J. Agric. Sci.*, **10**: 241—284, 863—878, 1940.
- [34] Jamalain, E.: Über die *Fusarien* Finnlands, I. II. III, Valt. Maatalousk-Julk., 122, 123, 124, 1943.
- [35] Prasad, N.: *Phytopath.*, **39** (2): 133, 1949.
- [36] Gordon, W. L.: *Nature*, Lond., **173**: 505—506, 1954.
- [37] Gordon, W. L.: *Can. J. Bot.*, **32**: 576—590, 622—629, 1954.
- [38] Gordon, W. L.: *Can. J. Bot.*, **34**: 847—864, 1956.
- [39] Gordon, W. L.: *Can. J. Bot.*, **37**: 257—290, 1959.
- [40] Subramanian, C. V.: *Proc. Indian Acad. Sci. Sect. B.*, **41**: 97—154, 1955.
- [41] Buxton, E. W.: *J. Gen. Microbiol.*, **10**: 71—84, 1954.
- [42] Buxton, E. W.: *J. Gen. Microbiol.*, **15**: 133—139, 1956.
- [43] 闵幼农、俞大绾: 微生物学报, **10**: 409—416, 1964.
- [44] 孙鹤龄、王端礼、周祖德: 中华皮肤科杂志, **10**: 297—299, 1964.
- [45] 闵幼农、林伯銓、俞大绾: 中国科学, **15** (3): 371—378, 1966.
- [46] Stob, M. et al.: *Nature*, Lond., **196**: 3318, 1962.
- [47] Caldwell, R. W. et al.: *Appl. Microbiol.*, **20**: 31—34, 1970.
- [48] Wolf, J. C. & Mirocha, C. J.: *Can. J. Microbiol.*, **19**: 725—734, 1973.