

# 腐皮镰孢霉的现代分类学

曹福祥\* 戚佩坤

(植保系)

**摘要** 本文综述了腐皮镰孢霉 (*Fusarium solani*) 的分类,包括分类变迁、全形态、专化型分类和遗传基础。作者认为种名腐皮镰孢霉 [*Fusarium solani* (Mart.) Sace.] 是正确的,有性态为赤球丛赤壳 (*Nectria haematocephala* Berk. et Br.), 种下按交配型结合致病性分专化型值得借鉴和提倡。

**关键词** 镰孢霉; 腐皮镰孢霉; 专化型; 交配型; 全形态

腐皮镰孢霉 (*Fusarium solani*) 是常见的土壤习居菌。有些且能引起植物、动物甚至人的病害。它的分类,因各人采用的分类系统不同,一直很混乱。近二三十年来,随着对真菌个体发育的重视,全形态 (Holomorph) 的概念全面引入半知菌的分类,在腐皮镰孢霉分类研究上也取得了重大突破和进展。

## 1 分类变迁

腐皮镰孢霉 (*Fusarium solani*) 最早由德国人 Martius 于 1842 年定名为 *Fusisporium solani* Martius, 1881 年 Saccardo<sup>[10]</sup> 把它改定为腐皮镰孢霉 [*Fusarium solani* (Mart.) Sacc.], 1935 年 Wollenweber<sup>[34]</sup> 修订他的镰孢霉系统时, 在 Martiella 组下列入了 9 个种和变种, 腐皮镰孢霉下有 6 个变种和生理型。

1940 年美国 Snyder 和 Hansen<sup>[22]</sup> 提出了新的分种概念。他们认为以前关于镰孢霉的分类,很大程度上是人为的。镰孢霉依不同环境条件形态变异很大,其实并不存在这么多变种。应该以标准培养的形式来确定形态,同时结合致病性来进行分类。1941 年 Snyder 和 Hansen<sup>[23]</sup> 在 Martiella 组中进一步推行了他们的大种化概念,把 Martiella 组和顶厚垣孢霉组 (*Ventricosum*) 下的种都归为腐皮镰孢霉一个种 (*F. solani*)。

1943 年 Wollenweber<sup>[35]</sup> 再次修订他的分类系统,他部分地接受 Snyder 和 Hansen 定型的概念,但 Martiella 组的种和变种却有增无减,达 14 个之多,腐皮镰孢霉种下又分为 5 个变种和 3 个型。该系统是后来一个时期内被广泛采用的系统。下面是该系统的 Martiella 组成员:

1. *F. coeruleum* (Libert) Sacc.
2. *F. javanicum* Koord.
3. *F. javanicum* var. *ensiforme* (Wr. et Rg.) Wr.
4. *F. javanicum* var. *radicicola* Wr.

\* 现在中南林学院工作. 1990-03-01 收稿

5. *F. solani* (Mart.) App. et Wr.
6. *F. solani* var. *adum cisporum* (Weim. et Hart.) Wr.
7. *F. solani* var. *eumartii* (Carp.) Wr.
8. *F. solani* var. *sabae* Yu et Fang
9. *F. solani* var. *martii* App. et Wr.
  - F. solani* var. *martii* Wr. f. 1. Snyder
  - F. solani* var. *martii* Wr. f. 2. Snyder
  - F. solani* var. *martii* Wr. f. 3. Snyder
10. *F. solani* var. *minus* Wr.
11. *Hypomyces haematococcus* var. *cancri* (Ruty.) Wr.
12. *H. haematococcus* var. *breviconus* Wr.
13. *H. ipomoeae* Wr. f. 1. Wr.
14. *H. ipomoeae* Wr. var. *major* Wr.

而 Snyder 和 Hansen 认为镰孢霉属不象 Wollenweber 的系统有65个种、56个变种和22个型,其实只有10个种。Snyder 和 Hansen 对尖孢镰孢霉和腐皮镰孢霉的看法受到主要以致病性来确定种下专化型的植病学者的普遍欢迎。从此,尖孢镰孢霉和腐皮镰孢霉的分专化型取得了长足的发展。镰孢霉属(*Fusarium*)的分类形成了渥氏(Wollenweber)和史氏(Snyder 和 Hansen)两大学派。Snyder<sup>[27]</sup>在1965年又一次肯定了其分类系统。

迄今,基本赞同渥氏观点并较有影响的研究者有: Raillo<sup>[18]</sup>, Bilai<sup>[1]</sup>, Messiaen 及 Cassini<sup>[17]</sup>, Joffe<sup>[14]</sup>, Gerlach<sup>[10]</sup>, Gerlach 及 Nirenberg<sup>[11]</sup>; 基本赞同史氏观点并较有影响的研究者有: Gordon<sup>[12]</sup>, Booth 及 Waterston<sup>[15]</sup>, Booth<sup>[3]</sup>, Subramanian<sup>[29]</sup>, Toussoun 及 Nelson<sup>[31]</sup>等。

当然,上述分类专家也都是在渥氏或史氏分类系统的基础上各自做了部分变动,例如:

Joffe 1972年就恢复 *F. javanicum* 为一个独立种。

Gerlach 及 Nirenberg 虽然总体上不接受史氏的大种化概念,认为 Martiella 组内的 *F. javanicum*, *F. solani*, *F. coeruleum*, *F. eumartii*, *F. causeasicum* 和 *F. illudens* 都是独立种,但他们却也同意 *F. solani* 种内有15个专化型。

其中,Booth 的分类系统是影响较大的。1971年 Booth 发表了关于镰孢霉属的专著,他对两大学派采取了比较折中的办法,充分肯定了有性态在分类中的地位,部分接受了史氏大种化的概念,并首次把产孢细胞的形态引入镰孢霉分类。他重视形态变异性,也提出用单孢分离纯系、标准培养法进行菌种的比较鉴定。他接受了 Snyder 及 Hansen 的意见,把 Martiella 组与 ventricosum 组合并,组下承认了4个种及1个变种:

1. *F. solani* (Mart.) Sacc.
2. *F. illudens* Booth
3. *F. ventricosum* Appel & Wollenweber
4. *F. tumidum* Sherb
5. *F. solani* var. *coeruleum* (Sacc.) Booth

在 *F. solani* 种下他列出了由各国学者建议的17个专化型。

Booth 系统虽然保留的分类单元较多,但比较充分地顾及了形态上的变异与传统的分类。

## 2 全形态(Holomorph)

腐皮镰孢霉(*F. solani*)在自然条件下以无性态存在,很少产生有性态。但它的有性态是存在的,陆续被发现,特别是在发现一些种存在异宗配合后,现在在实验室内也不难产生了。

1931年 Wollenweber<sup>[33]</sup>确定了爪哇镰孢霉(*F. javanicum* Koord.=*F. solani*)的有性态为甘薯菌寄生[*Hypomyces ipomoeae*(Hals.)Wr.]

1937年 Dimock<sup>[7]</sup>首次证实 *Hypomyces ipomoeae* 的有性态需要相对菌系与之交配才能产生。

1941年 Snyder 及 Hansen<sup>[23]</sup>把 *F. solani* 的有性态改定为腐皮镰孢霉菌寄生[*Hypomyces solani*(Wr.)Snyder & Hansen]。

1959年 Sakurai 及 Matuo<sup>[21]</sup>在日本桑树上发现了腐皮镰孢霉桑专化型(*F. solani* f. *sp. mori* Sakurai & Matuo),且在自然条件下存在有性态,他们把其定名为 *Hypomyces solani* f. *sp. mori* Sakurai & Matuo。

1961年 Toussoun 及 Snyder<sup>[30]</sup>鉴定了瓜类上的 *F. solani* 首次正式把异宗配合(heterothallism)引入了对镰孢霉的研究,发现专化型 *F. solani* f. *sp. cucurbitae* Snyder & Hansen 下又有2个不同的小种 race 1, race 2, 它们本身也都是异宗配合的:

*Hypomyces solani* f. *sp. cucurbitae* race 1

*Hypomyces solani* f. *sp. cucurbitae* race 2

1964年 Reichle, Snyder 的 Matuo<sup>[19]</sup>进一步发现专化型 *F. solani* f. *sp. pisi* 也是异宗配合的,用亲和的菌系配合,形成了有性态: *Hypomyces solani* f. *sp. pisi* Reichle, Snyder & Matuo。

1971年 Booth<sup>[3]</sup>把 *F. solani* 的有性态肯定为赤球丛赤壳(*Nectria haematococca* Berk. et Br.)

1972~1973年 Matuo 和 Snyder<sup>[15,16]</sup>研究了9个腐皮镰孢霉专化型的异宗配合和有性态,发现这9个专化型中有6个是异宗配合的,其它3个的有性态还没找到。这一重要工作把 *F. solani* 的分类推动了一大步。

## 3 专化型分类

*F. oxysporum* 由于其寄主的专化性,所建立的专化型得到了分类学家们的承认和植病学家的推崇。*F. solani* 则不同,它是弱寄生菌,寄生的专化性相对要低,致使 Booth<sup>[3]</sup>认为仅依致病性分专化型显得证据不足。Matuo 和 Snyder<sup>[15,16]</sup>的工作,从遗传上证实了 *F. solani* 专化型分类的可行性和可靠性。

Matuo 和 Snyder<sup>[15,16]</sup>认为主要应依病菌所属的交配型来确定专化型,致病性和大孢子的形态则是另两条标准。他们发现在他们全面研究的9个 *F. solani* 的专化型中,除

*f. sp. pisi*, *f. sp. radicicola* 两专化型寄主范围较宽以外,其它专化型寄主范围都很窄,但互相之间,个别专化型寄主谱上存在部分重叠的现象。

表1 腐皮镰孢霉的9个专化型及其寄主

专化型及小种	寄主(症状类型)
<i>f. sp. cucurbitae</i> Snyd. et Hans. race 1	瓜类(脚腐,果腐)
<i>f. sp. eumartii</i> (Carp.) Snyd. et Hans.	马铃薯(脚腐)
<i>f. sp. phaseoli</i> (Burk.) Snyd. et Hans.	菜豆(脚腐)
<i>f. sp. pisi</i> (Jones) Snyd. et Hans.	豌豆(脚腐),桑(茎疫),鹰嘴豆(根腐),人参(根腐)
<i>f. sp. radicicola</i> (Wr.) Snyd. et Hans.	马铃薯(块茎腐),魔芋(球茎腐),郁金香(鳞茎腐)等
<i>f. sp. batatas</i> McClure	甘薯(脚腐)
<i>f. sp. mori</i> Sakurai et Matuo	桑(茎疫)
<i>f. sp. cucurbitae</i> Snyd. et Hans. race 2	瓜类(果腐)
<i>f. sp. xanthoxyli</i> Sakurai et Matuo	花椒(干枯)
<i>f. sp. robiniae</i> Matuo et Sakurai	洋槐(枝枯)

Matuo 及 Snyder<sup>[16]</sup>进一步把这9个专化型的大孢子依宽度和分隔分为A、B、C、D 4个类型。分类标准是A型5个或更多个分隔的占绝大多数;B型则以3个分隔的占绝大多数,而且宽度小于5 μm;C型也是3隔占绝大多数但宽度大于5.5 μm;D型则以4个分隔占绝大多数,但在同样的条件下没有小孢子。

最有意义的是Matuo 和 Snyder 确定在这9个专化型中,发现有有性态的6个型种都是异宗配合菌。内一个具有两个小种,两个小种之间又彼此不能交配、无亲和性。因此,Matuo 和 Snyder 设立了7个交配型群,而且证明群体之间是不能配合的,即各专化型彼此无亲和性。这样,对于没经鉴定专化型的分离菌系,只要同已知交配型进行交配,再结合它的致病性和大孢子类型,亦可鉴别出属何专化型。

表2 9个专化型致病性、形态和交配型群表

专化型	大分生孢子的形态		菌寄生属( <i>Hypomyces</i> ) 阶段	交配群
	类型			
<i>f. sp. cucurbitae</i> race 1	A	+	+	I
<i>f. sp. batatas</i>	A	+	+	II
<i>f. sp. mori</i>	A	+	+	III
<i>f. sp. xanthoxyli</i>	A	+	+	IV
<i>f. sp. robiniae</i>	A	+	+	VI
<i>f. sp. eumartii</i>	A	-	-	-
<i>f. sp. pisi</i>	B	+	+	VI
<i>f. sp. cucurbitae</i> race 2	B	+	+	V
<i>f. sp. eumartii</i>	B	-	-	-
<i>f. sp. radicicola</i>	C	-	-	-
<i>f. sp. phaseoli</i>	D	-	-	-

Matuo 与 Snyder 1972年<sup>[15,16]</sup>还用交配型试验证实专化型 *f. sp. cucurbitae* race 2 属于 *f. sp. pisi* 的交配群, 是 *f. sp. pisi* 的一个菌系, 因此取消了这2个小种, 而把 race 1 直接提高为专化型 *f. sp. radicicola*

1975年 Gordon 用交配型试验反复证明: *F. javanicum* 其实就是腐皮镰孢霉 (*F. solani*)<sup>[14]</sup>。

1978年 Vanetten<sup>[32]</sup>认为, 对于 *F. solani* 的专化型分类, 最可靠也最有理由的, 是建立在交配群上; 他甚至认为种下亚单位只划分为交配群即可, 且更有意义。显然, 这在全部专化型的交配群没有完全搞清楚之前, 这样的划分不是很切实际的。

#### 4 遗传基础

1943年 Snyder 和 Hansen<sup>[24]</sup>确定出 *f. sp. cucurbitae* 异宗配合的亲和性是由一对等位基因 A/a 决定的。有性繁殖只有当菌株单倍体时期具有相对基因 A 和 a 的两个菌株才能完成。

1946年 Snyder 及 Hansen<sup>[26]</sup>明确了 *f. sp. cucurbitae* 的野生型 (wild-type) 是两性体, 而菌系的性别是由相同染色体上一对非等位基因控制的。M 基因行使雄性功能, M 基因突变成 m, 使菌系缺乏雄性功能而成为雌性单性体; C 基因行使雌性功能, C 基因突变成 c, 使菌系缺乏雌性功能而成为雄性单性体。这个结论于 1956 年为 El-Ani<sup>[8]</sup>的研究所证实。

1963 年 Georgopoulos<sup>[9]</sup>发现, *f. sp. cucurbitae* 的 M、C 两个基因具有连锁关系, 这进一步肯定了 Snyder、Hansen 的结论。而且他否定了 Hirsch (1949)<sup>[13]</sup>认为这一专化型的性别分化是染色体数目差异的结论。

1975年 Snyder、Georgopoulos、Webster 及 Smith<sup>[28]</sup>经过多年研究, 全面详细阐明了 *f. sp. cucurbitae* 的性行为和遗传机理。这个专化型的亲和性由一对等位基因 (A/a 或 +) 决定。在自然条件下没有或极少见有性态, 这完全是由菌系的广泛地理分离, 即 A、a 基因的地理分隔引起的。如果把相对的基因型的菌系带入实验室经过亲和性的异宗配全 (compatibility heterothallism), 则很容易使之交配产生有性态。

这个专化型在自然界一般都是两性体, 但也存在单性体, 菌系的性别是由一对非等位基因 M、C 控制的。两性体带有这一对非等位基因, 但其中的任何一个基因的隐性突变都导致使两性体缺乏了相应的性别, 这种突变在实验室里是容易诱发产生的, 突变后的单性体和两性体之间以及单性体和单性体之间, 能够进行一种新的异宗配合、即性的异宗配合 (sex heterothallism) 而产生有性态, 形成雄性体、雌性体、两性体及无性体等4类子囊孢子后代, 而两性体则反过来又可以进行亲和性的异宗配合。整个过程如图1所示。

1979年 Bistis 及 Georgopoulos<sup>[2]</sup>更进一步研究了 *f. sp. cucurbitae* 异宗配合的生理机制。他们发现, 当两个菌系相遇后, 首先由作为雌性体的菌系产生出一种扩散性物质, 这种物质激活作为雄性体的分生孢子, 使其细胞内物质重新排列, 并产生出一种物质吸引作为雌性体菌系产生的受精丝向它靠近, 最后发生交配和原生质体融合到核融合, 形成子囊壳、子囊和子囊孢子。

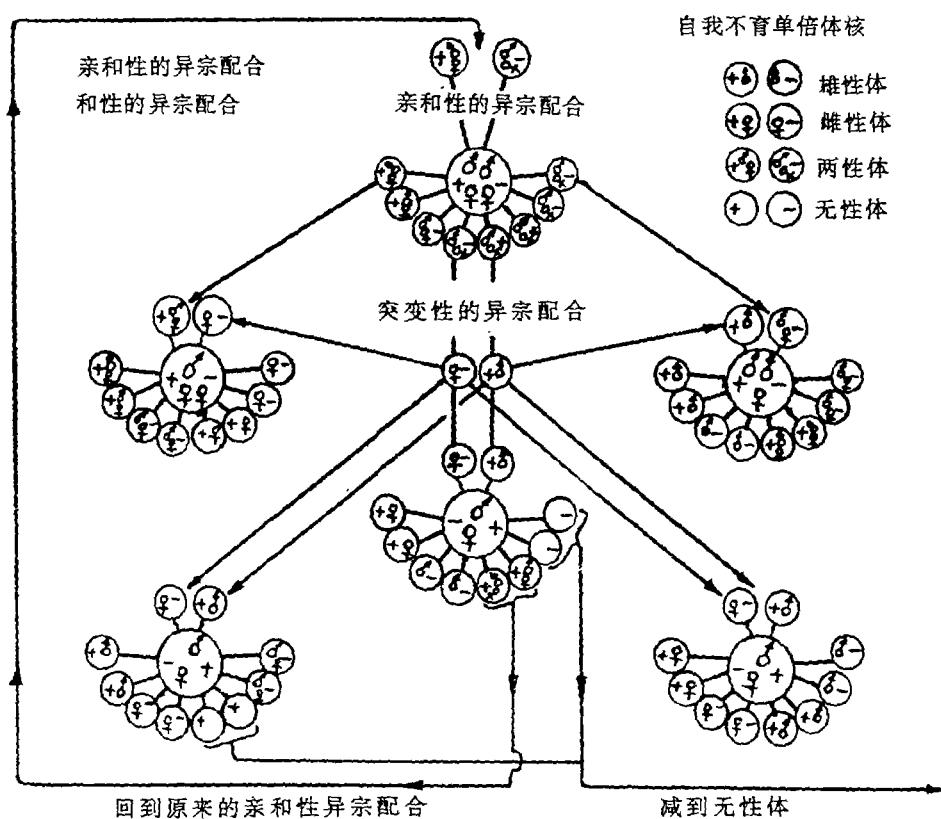


图1 *Nectria haematococca* f. sp. *cucurbitae* 的亲和性异宗配合和性的异宗配合

1982年 Burnett<sup>[5]</sup>接受了上述结果,并且认为雌性体的隐性突变  $C \rightarrow c$  比雄性体的隐性突变  $M \rightarrow m$  发生得更为普遍。

但其它专化型是否都遵循完全相同的遗传规律,尚待研究。

致谢 本文承蒙范怀忠教授审阅和提供宝贵意见,在此深表致谢。

#### 参 考 文 献

- 1 Bilai V I. Experimental morphogenesis in the fungi of the genus *Fusarium* and their taxonomy. Ann. Acad. Sci. Fenn. A. N. Biologica, 1970, 168, 7~18
- 2 Bistis G N & Georgopoulos S G. Some aspects of sexual reproduction in *Nectria haematococca* f. sp. *cucurbitae*. Mycologia, 1979, 71, 127~143
- 3 Booth C. The Genus *Fusarium*. Commonwealth Mycological Institute, Kew, Surrey, England. 1971. 44~49
- 4 Booth C. The present status of *Fusarium* taxonomy. Ann. Rev. Phytopathol. 1975, 13, 83~93
- 5 Booth C & Waterston J M. *Fusarium solani* CM1 Descriptions of Pathogenic Fungi and Bacteria 1964 NO. 29

- 6 Burnett J H. Aspects of *Fusarium* genetics. in The applied mycology of *Fusarium*, 1982, edited by Moss M. O. & J. E. Smith, Cambridge University Press, 1982. 39~71
- 7 Dimock A W. Observations on sexual relations in *Hypomyces ipomoeae*. *Mycologia*, 1937, 29: 116~127
- 8 El-Ani A S. Ascus development and nuclear behavior in *Hypomyces solani* f. *cucurbitae*. *Am. Jour. Botany*, 1956, 43: 768~778
- 9 Georgopoulos S G. Genetic markers and linkage relationships in *Hypomyces solani* f. *cucurbitae*. *Can. Jour. Botany*, 1963, 41: 649~659
- 10 Gerlach W. Suggestions to an acceptable modern *Fusarium* system. *Ann. Acad. Sci. Fenn. A, IV Biologica*, 1970, 168, 37~49.
- 11 Gerlach W & Nirenberg H. The Genus *Fusarium* — a pictorial Atlas Kommissionsverlag Paul Parey, Berlin und Hamburg, 1982, 359~386
- 12 Gordon W. L. The occurrence of *Fusarium* species in Canada II *Can. J. Bot.* 1952, 30: 209~121
- 13 Hirsch H. E. The cytogenetics of sex in *Hypomyces solani* f. *cucurbitae*. *Am. Jour. Botany*, 1949, 36: 113~121
- 14 Joffe A Z. A modern system of *Fusarium* taxonomy. *Mycopathol. Myco. Appl.* 1974, 53: 201~228
- 15 Matuo T & Snyder W C. Host virulence and the *Hypomyces* stage of *Fusarium solani* f. sp. *pisi*. *Phytopathology*, 1972, 62: 731~735.
- 16 Matuo T. & Snyder W C. Use of morphology and mating populations in the identification of Formae Speciales in *Fusarium solani*. *Phytopathology*, 1973, 63: 562~565
- 17 Messiaen C M & Cassini R. Recherches sur les fusariose IV. La systematique der *Fusarium*. *Ann. Epiphyt.*, 1968, 19: 387
- 18 Raillo A, Griby Roda *Fusarium*. State Publ. Moskva, Gos. izd-vo selk-hoz. lit-ry. 1950, 415
- 19 Rechle R E, et al. *Hypomyces* stage of *Fusarium solani* f. sp. *pisi*. *Nature*, 1964, 203: 664~665
- 20 Saccardo P A. *Michelia*, 1881, 2: 296.
- 21 Sakurai Y & Matuo T. On the form name and race of *Hypomyces solanii* (Rke. et Berth.) Synd. et Hans. which is pathogenic to the mulberry trees. *Phytopathology of Japan*, 1959, 24: 219~223
- 22 Snyder W C & Hansen H N. The species concept in *Fusarium*. *Am. Jour. Botany*, 1940, 27: 61~67.
- 23 Snyder W C & Hansen H N. The species concept in *Fusarium* with reference to section *Martiello*. *Am. Jour. Botany*, 1941, 28: 738~742.
- 24 Snyder W C & Hansen H N. The dual Phenomenon and sex in *Hypomyces solani* f. *cucurbitae*. *Am. Jour. Botany*, 1943, 30: 419~422
- 25 Snyder W C & Hansen H N. The species concept in *Fusarium* with reference to *Discolor* and other sections. *Am. Jour. Botany*, 1945, 32: 657~666
- 26 Snyder W C & Hansen H N. Inheritance of sex in fungi. *Proce Natl. Acad. Sci. US.* 1946, 32: 272~273
- 27 Snyder W C & Hansen H N. Current status of taxonomy in *Fusarium* species and their perfect stages. *Phytopathology*, 1965, 55: 833~837
- 28 Snyder W C et al. Sexuality and genetic behavior in the Fungi *Hypomyces* (*Fusarium*) *solani* f. sp. *cucurbitae*. *Hilgardia*, 1975, 43: 161~185.
- 29 Subramanian C V. *Hypomyces*. An account of Indian species, except *Cercosporae* Indian Counc. Agric. Res. , New Delhi 1971
- 30 Toussoun T A & Snyder W C. The pathogenicity, distribution, and control of two race of

*Fusarium (Hypomyces) solani f. cucurbitae*. *Phytopathology*, 1961, 51: 17~22

31 Toussoun T A & Nelson P E. *Fusarium*, A pictorial guide to the identification of *Fusarium* species. Second edition. The Pennsylvania State University Press. 1976. 1~43

32 vanEtten H D. Identification of additional habitats of *Nectria haematococca* mating population VI. *Phytopathology*, 1978, 68: 1552~1556

33 Wollenweber H W. *Fusarium* monographie. *Fungi parasitici et saprophytici*. Z. Parasitenkd. 1931, 3: 269~516

34 Wollenweber H W. *Die Fusarium*, ihre Beschreibung, S chadwirkung und Bekämpfung. Berlin: Paul Parey. 1935, 127~301

35 Wollenweber H W. *Fusarium* monographie. II. *Fungi parasitici et saprophytici*. Zentralbl. Bakteriol. Parasitenkd. Infektionskr. 1943, 2(106): 104~135

#### AN UPDATED TAXONOMY OF FUSARIUM SOLANI (MART. ) SACC.

Chao Fuxiang Chi Peikun  
(Department of Plant Protection)

**Abstract** The Taxonomy of *Fusarium solani* is reviewed in this paper, including the developement of its taxonomy, the holomorph, classification of formae specialis and genetic basis. The authors consider that the name of the species to be *Fusarium solani* (Mart. ) Sacc. , that of the perfect stage *Nectria haematococca* Berk. et Br. , and that the classification of the formae specialis on the basis of mating type in conjunction with pathogenicity is acceptable.

**Key words** *Fusarium*; *Fusarium solani* (Mart. ) Sacc. ; *Formae specialis*; *Mating type*; *Holomorph*