

中国科学院中国孢子植物志编辑委员会 编辑

中 国 真 菌 志

第 十 五 卷

球 壳 孢 目

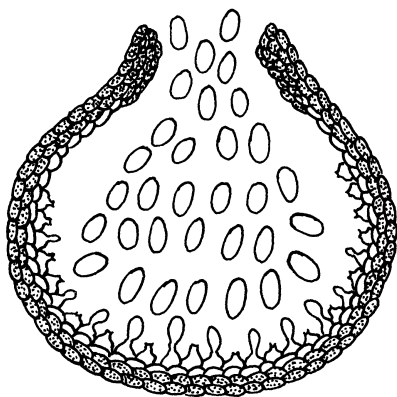
茎点霉属 叶点霉属

白金铠 主编

中国科学院知识创新工程重大项目

国家自然科学基金重大项目

(国家自然科学基金委员会 中国科学院 国家科学技术部 资助)



科 学 出 版 社

北 京

内 容 简 介

《中国真菌志》是在生物系统学原理与方法指导下,对中国菌物进行系统分类研究的成果。本卷介绍了球壳孢目的茎点霉属和叶点霉属的基本特征和分类地位,包括茎点霉属 17 种,叶点霉属 143 种,计 160 种。每种有形态描述、寄主植物、分布,并附有显微绘图 160 幅。

本书可供菌物学、植物学和植物保护研究工作者及大专院校和科研单位的有关人员在科研、教学和指导生产的工作中参考。

中国科学院中国孢子植物志编辑委员会 编辑

中 国 真 菌 志

第 十 五 卷

球 壳 孢 目

茎 点 霉 属 叶 点 霉 属

白金铠 主编

责任编辑 霍春雁 王惠君

科学出版社出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经销

*

2003 年 3 月第 一 版 开本:787×1092 1/16

2003 年 3 月第一次印刷 印张:17 3/4

印数:1—1 000 字数:378 000

ISBN 7-03-010424-2

定价:45.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换(科印))

CONSILIO FLORARUM CRYPTOGRAMARUM SINICARUM
ACADEMIAE SINICAE EDITA

FLORA FUNGORUM SINICORUM

VOL. 15

SPHAEROPSIDALES
PHOMA PHYLLOSTICTA

REDACTORES PRINCIPALES

Bai Jinkai

**A Major Project of the Knowledge Innovation Program
of the Chinese Academy of Sciences**

A Major Project of the National Natural Science Foundation of China

(Supported by the National Natural Science Foundation of China,
the Chinese Academy of Sciences, and the Ministry of Science and Technology of China)

SCIENCE PRESS
Beijing

球壳孢目

茎点霉属 叶点霉属

著 者

白金铠 吕国忠 于 莉 刘伟成
周永力 孙军德 梁景颐 罗凤霞
(沈阳农业大学, 沈阳)

SPHAEROPSIDALES

PHOMA PHYLLOSTICTA

AUCTORES

Bai Jinkai Lü Guozhong Yu Li Liu Weicheng
Zhou Yongli Sun Junde Liang Jingyi Luo Fengxia
(*Universitas Agriculturae Shenyangica, Shenyang*)

獻 給

劉克濟教授和張際中教授

VOLUMEN HOC
PROF. Keji Liu et Jizhong Zhang

DEDICATUM

中国孢子植物志编辑委员会第四届编委名单

(1998年4月)

(右上角有*者为常委)

主 编 曾呈奎*

常务副主编 魏江春*

副 主 编 余永年* 吴鹏程* 毕列爵*

编 委 (以姓氏笔画为序)

王全喜 白金铠 田金秀* 刘 波 庄文颖*

庄剑云* 齐雨藻 齐祖同* 朱浩然 应建浙*

吴继农 邵力平 陈灼华 陈建斌* 陆保仁

林永水 郑柏林 郑儒永* 姜广正 赵震宇

施之新 胡人亮 胡征宇 胡鸿钧 高 谦

夏邦美 谢树莲 臧 穆 黎兴江

序

中国孢子植物志是非维管束孢子植物志，分《中国海藻志》、《中国淡水藻志》、《中国真菌志》、《中国地衣志》及《中国苔藓志》五部分。中国孢子植物志是在系统生物学原理与方法的指导下对中国孢子植物进行考察、收集和分类的研究成果；是生物多样性研究的主要内容；是物种保护的重要依据，对人类活动与环境甚至全球变化都有不可分割的联系。

中国孢子植物志是我国孢子植物物种数量、形态特征、生理生化性状、地理分布及其与人类关系等方面的综合信息库，是我国生物资源开发利用、科学研究与教学的重要参考文献。

我国气候条件复杂，山河纵横，湖泊星布，海域辽阔，陆生与水生孢子植物资源极其丰富。中国孢子植物分类工作的发展和中国孢子植物志的陆续出版，必将为我国开发利用孢子植物资源和促进学科发展发挥积极作用。

随着科学技术的进步，我国孢子植物分类工作在广度和深度方面将不断补充、修订和提高。

中国科学院中国孢子植物志编辑委员会

1984年10月·北京

中国孢子植物志序

中国孢子植物志是在中国科学院中国孢子植物志编辑委员会主持下编辑出版的关于中国孢子植物资源的大型系列著作，是中国孢子植物资源的综合信息库。

孢子植物在系统演化上并不是一个单一的自然类群，但是，这并不妨碍在全国统一组织协调下进行中国孢子植物志的编写和出版。中国孢子植物志之所以被限制在非维管束孢子植物范围，是因为属于维管束孢子植物的蕨类植物早先已被纳入《中国植物志》计划之内，而非维管束植物——苔藓以及藻类、真菌和地衣则处于《中国植物志》计划之外。为了将上述生物类群作为孢子植物纳入中国生物志计划之内，出席 1972 年中国科学院计划工作会议的孢子植物学工作者提出“筹建中国科学院中国孢子植物志编辑委员会”的倡议。该倡议经中国科学院领导批准后，中国科学院中国孢子植物志编辑委员会的筹建工作在中国科学院的领导下随之启动，并于 1973 年在广州召开的《中国植物志》、《中国动物志》和《中国孢子植物志》（简称“三志”）工作会议上正式成立。

由于孢子植物包括的生物类群较多，因而，分《中国海藻志》、《中国淡水藻志》、《中国真菌志》、《中国地衣志》及《中国苔藓志》，在中国科学院中国孢子植物志编辑委员会统一主持下编辑出版。

尽管在演化系统上，粘菌与卵菌已从真菌界分出，但是，长期以来，由于它们一直是由真菌学家进行研究的，而且，包括粘菌与卵菌在内的《中国真菌志》作为中国孢子植物志的组成部分业已陆续出版，因此，沿用上述含义的《中国真菌志》名称是必要的。

自编委会于 1973 年成立以后，中国孢子植物志的编研工作由中国科学院资助，自 1982 年国家自然科学基金委员会参与部分资助，在中国科学院中国孢子植物志编辑委员会主持下，组织协调全国有关科研机构和大学进行中国孢子植物志的编前研究和编写工作。

自 1993 年以来，“三志”的编写及编前研究作为国家自然科学基金委员会重大项目，在以国家自然科学基金委员会为主，中国科学院和国家科学技术部参与的联合资助下，中国孢子植物志的编前研究和编写工作继续进行并不断取得重要进展。

中国孢子植物志是在系统与进化生物学原理与方法的指导下对中国孢子植物进行考察、收集和分类的研究成果；是孢子植物物种多样性研究的主要内容之一，是物种保护的重要依据，与人类活动及环境变化甚至全球变化都有不可分割的联系。

中国孢子植物志是记述我国孢子植物物种的形态、解剖、生理、生化、生态、地理分布及其与人类关系等方面的综合信息库，是我国生物资源开发利用、科学研究与教学的重要参考文献。

我国气候条件复杂，山河纵横，湖泊星布，海域辽阔，陆生与水生孢子植物资源极

其丰富。中国孢子植物分类工作的发展和中國孢子植物志的陆续出版，必将为我国开发利用孢子植物资源和促进我国孢子植物学科发展发挥积极作用。

中国科学院中国孢子植物志编辑委员会

主编 曾呈奎

2000年3月 北京

Foreword of *Flora Cryptogamarum Sinicarum*

Flora Cryptogamarum Sinicarum is a series of monographs on Chinese non-vascular cryptogamic plants, edited and published under the direction of the Editorial Committee of the Cryptogamic Flora of China, Chinese Academy of Sciences (CAS). It also serves as a comprehensive information bank of Chinese cryptogamic resources.

Cryptogams are not a single natural group from a phylogenetic evolutionary point of view, which, however, does not present an obstacle to the editing and publication of *Flora Cryptogamarum Sinicarum* by a coordinated, nationwide organization. *Flora Cryptogamarum Sinicarum* is restricted to non-vascular cryptogamic “plants” including the bryophytes, algae, fungi and lichens. The ferns, a group of vascular cryptogamic plants, were earlier included in the plan of *Flora Sinica*, and are not taken into consideration here. In order to bring the above groups into the plan of Fauna and Flora Sinica of China, some leading scientists on cryptogamic plants, who were attending a working meeting of CAS in Beijing in July 1972, proposed to establish the Editorial Committee of the Cryptogamic Flora of China. The proposal was approved later by the CAS. The committee was formally established in the working conference of Fauna and Flora Sinica, including Cryptogamic Flora of China, held by CAS in Guangzhou in March 1973.

Flora Cryptogamarum Sinicarum is composed of *Flora Algarum Marinarum Sinicarum*, *Flora Algarum Sinicarum Aquae Dulcis*, *Flora Fungorum Sinicorum*, *Flora Lichenum Sinicorum*, and *Flora Bryophytorum Sinicorum*. They are edited and published under the direction of the Editorial Committee of the *Cryptogamic Flora of China*, CAS.

Although myxomycetes and oomycetes do not belong to the kingdom of fungi in modern treatments, they have long been studied by mycologists. *Flora Fungorum Sinicorum* volumes including myxomycetes and oomycetes have been published, retaining for *Flora Fungorum Sinicorum* the traditional meaning of the term fungi.

Since the establishment of the editorial committee in 1973, compilation of *Flora Cryptogamarum Sinicarum* and related studies have been supported financially by the CAS. The National Natural Science Foundation of China has taken an important part of the financial support since 1982. Under the direction of the committee, progress has been made in compilation and study of *Flora Cryptogamarum Sinicarum* by organizing and coordinating the main research institutions and universities all over the country.

Since 1993, study and compilation of the “fauna and floras”, especially *Flora Cryptogamarum Sinicarum*, has become one of the key state projects of the National Natural Science Foundation with the combined support of the CAS and the National Science and Technology Ministry.

Flora Cryptogamarum Sinicarum derives its results from the investigations, collections, and classification of Chinese cryptogams by using theories and methods of systematic and evolutionary biology as its guide. It is the summary of study on species diversity of cryptogams and provides important data for species protection. It is closely connected with human activities, environmental changes and even global changes.

Flora Cryptogamarum Sinicarum is a comprehensive information bank concerning morphology, anatomy, physiology, biochemistry, ecology, and phytogeographical distribution. It includes a series of special monographs for using the biological resources in China, for scientific research, and for teaching.

China has complicated weather conditions, with a crisscross network of mountains and rivers, lakes of all sizes, and an extensive sea area. China is rich in terrestrial and aquatic cryptogamic resources. The development of taxonomic studies of cryptogams and the publication of *Flora Cryptogamarum Sinicarum* in concert will play an active role in exploration and utilization of the cryptogamic resources of China and in promoting the development of cryptogamic studies in China.

C. K. Tseng

Editor-in-Chief

The Editorial Committee of the *Cryptogamic Flora of China*

Chinese Academy of Sciences

March, 2000 in Beijing

致 谢

在本书编研过程中承蒙中国科学院微生物研究所真菌标本室和吉林省农业科学院真菌标本室赠送一定数量的标本，华南农业大学戚佩坤教授、四川农业大学陶家凤教授、河南农业大学喻璋教授、中国农业科学院侯天爵研究员、新疆八一农业大学田藜博士、吉林农业大学陈双林博士赠送部分标本；在标本采集过程中得到云南热带植物园和长白山自然保护区、云南农业大学张中义教授、云南省热带作物科学研究所杨雄飞研究员、安徽农业大学李增智教授、中国科学院微生物研究所郭英兰研究员、吉林农业大学李玉教授、东北林业大学邵力平教授均给予大力支持和指导；在查阅有关文献资料时中国科学院微生物研究所图书馆、中国农业科学院植物保护研究所图书馆、吉林省农业科学院图书馆及沈阳农业大学图书馆给予诸多方便；台湾中兴大学谢文瑞教授、美国内布拉斯加大学张凌宇博士、丹麦 Novo Nordisk 中国公司吴文平博士帮助查阅和提供文献资料；沈阳农业大学郭锡昌教授和杨人俊教授帮助鉴定寄主植物，梁岳老师帮助绘制形态图；王翠萍、吕鑫明、薛玉梅、周文强、尤升波、彭霞薇、黄进、白伟及白玲玲等同志，在打印和校对文稿中给予大力帮助，罗曼荣同志帮助整理部分资料，在此一并致谢。

说 明

1. 本书是对我国球壳孢目中的茎点霉属和叶点霉属的分类研究总结。全书包括绪论、专论、附录、参考文献、索引五部分。
2. 绪论部分简要地叙述了上述二个属真菌的经济意义、形态、个体发育、生物化学和分子生物学在分类系统中应用、研究史、属级特征、与邻近属的区别及分类。
3. 专论部分描述了我国寄生在 12 科植物上的茎点霉属 17 种真菌和 66 科植物上的叶点霉属 143 种真菌。按寄主科进行描述，科名及科内二个属真菌学名按字母顺序排列。科内有 2 种以上时设有检索表。每个种包括汉名、正名、异名、引用文献、形态描述、寄主名称、世界分布，讨论中包括种的原始描述、历史渊源及相邻种的比较区别，并附有显微绘图。
4. 附录包括：(1) 收录国内已报道但我们尚未研究标本的种。(2) 我们已研究的中国各科、属、种寄主植物上的二个属真菌分布目录。
5. 参考文献按作者姓名字母顺序排列。我国作者按汉语拼音字母顺序排列。文献按发表时间和语种引用。
6. 索引包括：(1) 寄主汉名索引，(2) 真菌汉名索引，(3) 寄主学名索引，(4) 真菌学名索引。汉名索引均按汉语拼音顺序排列。
7. 各属菌汉名主要根据 1990 年科学出版社的《孢子植物名词及名称》，无汉名的按种加词词义译成汉名。寄主汉名根据 1979 年科学出版社的《中国高等植物科属检索表》，1972—1976 年的《中国高等植物图鉴》，1989 年的《拉汉英种子植物名称》及地方植物志。无汉名的仅写拉丁学名。
8. 文献引证的外国人名一律用英文，我国作者用汉语拼音。
9. 专论中每个种的形态描述及数据是根据对我国标本的研究和测量所得，所有的形态插图是我们根据标本所做的显微绘图。寄主标本，凡其后附有标本号的全是我们直接研究观察的标本，凡无标本号附有地名、人名和年份的是文献上记载的标本。
10. 世界分布是根据文献资料整理而成的，国名按《最新世界地图集》(1992) 汉语拼音顺序排列。

目 录

序	
中国孢子植物志序	
Foreword of <i>Flora Cryptogamarum Sinicarum</i>	
致谢	
说明	
绪论	(1)
经济重要性	(1)
球壳孢目真菌分类系统演变	(1)
1. 茎点霉属 <i>Phoma</i> Saccardo	(3)
2. 叶点霉属 <i>Phyllosticta</i> Persoon	(5)
球壳孢目种级分类与寄主植物的关系	(8)
有性型与无性型的关系	(9)
分生孢子的个体发育和超微结构	(10)
生物化学和分子生物学技术在真菌系统分类中的应用	(12)
1. DNA G+C mol% (GC 含量) 的测定	(13)
2. 可溶性蛋白和同工酶电泳的应用	(16)
3. 主要属种 DNA 指纹图谱在系统分类中的应用.....	(19)
专论	(22)
茎点霉属 <i>Phoma</i> Saccardo	(24)
甜菜茎点霉 <i>Phoma tabifica</i> Prillieux	(24)
菠菜茎点霉 <i>Phoma spinaciae</i> Bubák et Krieger	(25)
黑胫茎点霉 <i>Phoma lingam</i> (Tode) Desmazè res	(26)
葫芦茎点霉 <i>Phoma cucurbitacearum</i> (Fries) Saccardo	(28)
颖苞茎点霉 <i>Phoma glumarum</i> Ellis et Tracy	(30)
玉米茎点霉 <i>Phoma maydis</i> Fautrey	(31)
胡枝子生茎点霉 <i>Phoma lespedezicola</i> P. Hennings	(32)
大豆茎点霉 <i>Phoma glycines</i> Sawada ex J. K. Bai et G. Z. Lu	(33)
豆茎点霉 <i>Phoma leguminum</i> Westendorp	(35)
丝兰茎点霉 <i>Phoma filamentosa</i> (Cooke) Saccardo	(36)
百合茎点霉 <i>Phoma liliacearum</i> Westendorp	(37)
亚麻茎点霉 <i>Phoma lini</i> Passerini	(38)
草茎点霉 <i>Phoma herbarum</i> Westendorp	(39)
松生茎点霉 <i>Phoma pinicola</i> (Zopf) Saccardo	(40)
柑果茎点霉 <i>Phoma citricarpa</i> McAlpine	(41)

烟草茎点霉 <i>Phoma tabaci</i> Sousa da Camara	(43)
茴香茎点霉 <i>Phoma foeniculina</i> Saccardo	(44)
叶点霉属 <i>Phyllosticta</i> Persoon	(45)
槭叶点霉 <i>Phyllosticta aceris</i> Saccardo	(45)
栲叶槭叶点霉 <i>Phyllosticta arida</i> Earle	(47)
莧叶点霉 <i>Phyllosticta amaranthi</i> Ellis et Kellerman	(48)
朱顶兰生叶点霉 <i>Phyllosticta amaryllicola</i> van der Aa	(49)
朱顶兰叶点霉 <i>Phyllosticta amaryllidis</i> Bresadola	(50)
番荔枝叶点霉 <i>Phyllosticta annonae</i> P. Hennings	(51)
罗布麻叶点霉 <i>Phyllosticta apocyni</i> Ellis et Martius	(52)
海纳迪叶点霉 <i>Phyllosticta haynaldii</i> Roumeguère et Saccardo	(53)
刺楸叶点霉 <i>Phyllosticta kalopanaxis</i> G. Z. Lu et J. K. Bai	(55)
人参叶点霉 <i>Phyllosticta panax</i> Nakata et Takimoto	(56)
白前叶点霉 <i>Phyllosticta cynanchi</i> Brunaud	(57)
落葵叶点霉 <i>Phyllosticta boussingaultiae</i> Spegazzini	(58)
小檗叶点霉 <i>Phyllosticta berberidis</i> Rabenhorst	(59)
榛叶点霉 <i>Phyllosticta coryli</i> Westendorp	(60)
忍冬叶点霉 <i>Phyllosticta lonicerae</i> Westendorp	(62)
早花忍冬叶点霉 <i>Phyllosticta caprifolii</i> (Opiz) Saccardo	(63)
光亮叶点霉 <i>Phyllosticta nitidula</i> Durieu et Montagne	(64)
绵毛叶点霉 <i>Phyllosticta lantanae</i> Passerini	(65)
罗姆格叶点霉 <i>Phyllosticta roumeguerii</i> Saccardo	(66)
番木瓜叶点霉 <i>Phyllosticta papayae</i> Saccardo	(67)
剪秋罗叶点霉 <i>Phyllosticta lychnidis</i> Bondartsev	(68)
卫矛生叶点霉 <i>Phyllosticta euonymella</i> Saccardo	(70)
土荆芥叶点霉 <i>Phyllosticta ambrosioidis</i> Thümen	(71)
鸭跖草生叶点霉 <i>Phyllosticta commelinicola</i> Young	(72)
蓟叶点霉 <i>Phyllosticta cirsii</i> Desmazè res	(74)
大丽花生叶点霉 <i>Phyllosticta dahliaecola</i> Brunaud	(75)
苍术叶点霉 <i>Phyllosticta atractyli</i> (Sicard) Koval	(76)
菊叶点霉 <i>Phyllosticta chrysanthemi</i> Ellis et Dearness	(77)
苦苣菜叶点霉 <i>Phyllosticta sonchi</i> Saccardo	(78)
牵牛叶点霉 <i>Phyllosticta pharbitis</i> Saccardo	(79)
马桑生叶点霉 <i>Phyllosticta coriariicola</i> Spegazzini	(80)
芸苔叶点霉 <i>Phyllosticta brassicae</i> (Currey) Westendorp	(81)
南瓜叶点霉 <i>Phyllosticta cucurbitacearum</i> Saccardo	(83)
苏铁叶点霉 <i>Phyllosticta cycadina</i> Passerini	(85)
银白花叶点霉 <i>Phyllosticta argyrea</i> Spegazzini	(86)
杜鹃叶点霉 <i>Phyllosticta rhododendri</i> Westendorp	(87)
萨卡多叶点霉 <i>Phyllosticta saccardoi</i> Thümen	(88)
越橘叶点霉 <i>Phyllosticta vaccinii</i> Earle	(90)
杜仲叶点霉 <i>Phyllosticta eucommiae</i> F. X. Chao et P. K. Chi	(91)
变叶木叶点霉 <i>Phyllosticta ghaesembillae</i> Koorders	(92)

蓖麻叶点霉 <i>Phyllosticta ricini</i> Rostrup	(94)
橡胶树叶点霉 <i>Phyllosticta heveae</i> Zimmermann	(94)
佛肚树叶点霉 <i>Phyllosticta jatrophae-podagriferae</i> Yadav et Rao	(96)
栗叶点霉 <i>Phyllosticta castaneae</i> Ellis et Everhart	(97)
小孢叶点霉 <i>Phyllosticta vesicatoria</i> Thümen	(98)
银杏叶点霉 <i>Phyllosticta ginkgo</i> Brunaud	(99)
玉蜀黍叶点霉 <i>Phyllosticta zeae</i> G. L. Stout	(100)
厚叶叶点霉 <i>Phyllosticta crastophila</i> Saccardo	(102)
高粱叶点霉 <i>Phyllosticta sorghina</i> Saccardo	(103)
枫香树叶点霉 <i>Phyllosticta liquidambaris-formosanae</i> J. K. Bai et G. Z. Lu	(104)
鸢尾叶点霉 <i>Phyllosticta iridis</i> Ellis et Everhart	(106)
胡桃叶点霉 <i>Phyllosticta juglandis</i> (DC.) Saccardo	(107)
薄荷叶点霉 <i>Phyllosticta menthae</i> Bresadola	(108)
香茶菜叶点霉 <i>Phyllosticta plectranthi</i> Koval	(109)
山胡椒生叶点霉 <i>Phyllosticta lindericola</i> Ellis et Everhart	(110)
菜豆叶点霉 <i>Phyllosticta phaseolina</i> Saccardo	(112)
槐生叶点霉 <i>Phyllosticta sophoricola</i> Holb s	(114)
黄芪生叶点霉 <i>Phyllosticta astragalicola</i> Massalongo	(115)
羊蹄甲叶点霉 <i>Phyllosticta bauhiniae</i> Cooke	(116)
锦鸡儿叶点霉 <i>Phyllosticta caraganae</i> Sydow	(117)
黄檀生叶点霉 <i>Phyllosticta dalbergicola</i> Sydow	(119)
金钱草生叶点霉 <i>Phyllosticta desmodiicola</i> Diedicke	(120)
大豆叶点霉 <i>Phyllosticta glycines</i> Thümen	(121)
苜蓿叶点霉 <i>Phyllosticta medicaginis</i> (Fuckel) Saccardo	(122)
豌豆叶点霉 <i>Phyllosticta pisi</i> Westendorp	(124)
草玉铃生叶点霉 <i>Phyllosticta convallaricola</i> L. Yu et J. K. Bai	(125)
血红叶点霉 <i>Phyllosticta cruenta</i> (Fries) Kickx	(126)
萱草叶点霉 <i>Phyllosticta hemerocallidis</i> G. M. Chang et P. K. Chi	(128)
菝葜叶点霉 <i>Phyllosticta smilacina</i> Spegazzini	(129)
龙血树叶点霉 <i>Phyllosticta draconis</i> Berkeley	(130)
百合叶点霉 <i>Phyllosticta lilii</i> Ellis et Dearness	(131)
断肠草叶点霉 <i>Phyllosticta gelsemii</i> Ellis et Everhart	(132)
千屈菜叶点霉 <i>Phyllosticta lythri</i> Cejp	(133)
木兰叶点霉 <i>Phyllosticta magnoliae</i> Saccardo	(134)
苘麻叶点霉 <i>Phyllosticta abutilonis</i> P. Hennings	(136)
马尔科夫叶点霉 <i>Phyllosticta malkoffii</i> Bubák	(137)
米仔兰叶点霉 <i>Phyllosticta aglaiae</i> G. Z. Lu et J. K. Bai	(139)
大麻叶点霉 <i>Phyllosticta cannabis</i> (Kirchner) Spegazzini	(140)
连翘叶点霉 <i>Phyllosticta forsythiae</i> Saccardo	(142)
茉莉叶点霉 <i>Phyllosticta jasmini</i> Saccardo	(143)
茉莉生叶点霉 <i>Phyllosticta jasminicola</i> (Desmazè res) Saccardo	(144)
女贞叶点霉 <i>Phyllosticta ligustri</i> Saccardo	(145)
木犀叶点霉 <i>Phyllosticta osmanthi</i> Tassi	(146)

插柚紫叶点霉 <i>Phyllosticta linocierae</i> Thümen	(147)
木犀生叶点霉 <i>Phyllosticta osmanthicola</i> Trichieri	(148)
孔口孢叶点霉 <i>Phyllosticta osteospora</i> Saccardo	(149)
丁香叶点霉 <i>Phyllosticta syringae</i> Westendorp	(151)
丁香蓼叶点霉 <i>Phyllosticta ludwigiae</i> Peck	(152)
槟榔叶点霉 <i>Phyllosticta arecae</i> Höhnelt	(153)
椰子叶点霉 <i>Phyllosticta cocos</i> Cooke	(155)
博落回叶点霉 <i>Phyllosticta macleayae</i> Naito	(156)
天蓝绣球叶点霉 <i>Phyllosticta phlogis</i> Vestergren	(157)
酸模叶点霉 <i>Phyllosticta acetosae</i> Saccardo	(158)
微酸模叶点霉 <i>Phyllosticta acetosellae</i> Smith et Ramsbottom	(159)
蓼叶点霉 <i>Phyllosticta polygonorum</i> Saccardo	(161)
大黄叶点霉 <i>Phyllosticta rhei</i> Ellis et Everhart	(162)
铁线莲叶点霉 <i>Phyllosticta clematidis</i> Ellis et Dearness	(164)
斑点叶点霉 <i>Phyllosticta commonsii</i> Ellis et Everhart	(165)
黑斑叶点霉 <i>Phyllosticta nigro-maculans</i> Saccardo	(166)
鼠李生叶点霉 <i>Phyllosticta rhamnicola</i> Desmazè res	(167)
鼠李叶点霉 <i>Phyllosticta rhamni</i> Westendorp	(168)
枣叶点霉 <i>Phyllosticta zizyphi</i> Thümen	(170)
木瓜生叶点霉 <i>Phyllosticta chaenomelesicola</i> L. Yu et J. K. Bai	(172)
枸杞叶点霉 <i>Phyllosticta cotoneastri</i> Allescher	(173)
山楂生叶点霉 <i>Phyllosticta crataegicola</i> Saccardo	(174)
枇杷叶点霉 <i>Phyllosticta eriobotryae</i> Thümen	(175)
梨叶点霉 <i>Phyllosticta pirina</i> Saccardo	(176)
地榆叶点霉 <i>Phyllosticta sanguisorbae</i> Cochrjakov	(178)
梅叶点霉 <i>Phyllosticta bejeirinskii</i> Vuillemin	(179)
草莓生叶点霉 <i>Phyllosticta fragaricola</i> Desmazè res et Robinson	(180)
石楠叶点霉 <i>Phyllosticta photinica</i> Saccardo	(181)
李生叶点霉 <i>Phyllosticta prunicola</i> (Opiz) Saccardo	(183)
绣线菊叶点霉 <i>Phyllosticta ulmariae</i> Thümen	(185)
扁核木叶点霉 <i>Phyllosticta prinsepiae</i> G. Z. Lu et J. K. Bai	(187)
蔷薇生叶点霉 <i>Phyllosticta rosicola</i> Massalongo	(188)
悬钩子叶点霉 <i>Phyllosticta ruborum</i> Saccardo	(189)
地榆生叶点霉 <i>Phyllosticta sanguisorbicola</i> G. Z. Lu et J. K. Bai	(190)
咖啡生叶点霉 <i>Phyllosticta coffeicola</i> Spagazzini	(191)
九里香生叶点霉 <i>Phyllosticta murrayicola</i> van der Aa	(192)
古氏叶点霉 <i>Phyllosticta guceviczii</i> Zhilina	(193)
黄柏叶点霉 <i>Phyllosticta phellodendri</i> Negru	(194)
杨叶点霉 <i>Phyllosticta populina</i> Saccardo	(195)
溲疏生叶点霉 <i>Phyllosticta deutzicola</i> Petrak	(197)
溲疏叶点霉 <i>Phyllosticta deutziae</i> Ellis et Everhart	(198)
醋栗叶点霉 <i>Phyllosticta grossulariae</i> Saccardo	(199)
毛地黄叶点霉 <i>Phyllosticta digitalis</i> Bellyneck	(200)

玄参叶点霉 <i>Phyllosticta scrophulariae</i> Saccardo	(201)
烟草叶点霉 <i>Phyllosticta tabaci</i> Passerini	(203)
辣椒叶点霉 <i>Phyllosticta capsici</i> Spegazzini	(204)
酸浆叶点霉 <i>Phyllosticta physaleos</i> Saccardo	(205)
苜蓿叶点霉 <i>Phyllosticta sterculiae</i> Winter	(206)
茶叶点霉 <i>Phyllosticta camelliae</i> Westendorp	(207)
前期叶点霉 <i>Phyllosticta praetervisa</i> Bubák	(209)
朴生叶点霉 <i>Phyllosticta celticola</i> Bubák et Kabát	(211)
榆生叶点霉 <i>Phyllosticta ulmicola</i> Saccardo	(212)
大叶芹叶点霉 <i>Phyllosticta spuriopimpinellae</i> G. Z. Lu et J. K. Bai	(214)
当归叶点霉 <i>Phyllosticta angelicae</i> Saccardo	(215)
旱芹叶点霉 <i>Phyllosticta apii</i> Halsted	(216)
缬草叶点霉 <i>Phyllosticta valerianae-tripteris</i> Unamuno	(217)
精孢叶点霉 <i>Phyllosticta spermoides</i> Peck	(218)
爬山虎叶点霉 <i>Phyllosticta allescheri</i> Sydow	(219)
葡萄叶点霉 <i>Phyllosticta vitis</i> Saccardo	(221)
姜叶点霉 <i>Phyllosticta zingiberi</i> Hori	(222)
附录 未研究的国内已报道的种名	(224)
参考文献	(229)
索引	(234)
寄主汉名索引	(234)
真菌汉名索引	(239)
寄主学名索引	(243)
真菌学名索引	(249)

绪 论

茎点霉属 (*Phoma*) 和叶点霉属 (*Phyllosticta*) 是球壳孢目 (Sphaeropsidales) 中两个重要属, 包括的种类多, 其中很多种是引起植物叶、茎和根部病害的重要病原菌, 广泛分布于世界各地。

经济重要性

球壳孢目 (Sphaeropsidales) 中的茎点霉属 (*Phoma*) 和叶点霉属 (*Phyllosticta*) 真菌广泛分布于世界各地, 寄生或腐生于多种植物或有机基质上。它是农作物、林木、经济作物、观赏植物和杂草的重要病原菌, 能引起叶斑、茎枯、根腐、果腐或颖枯等症状, 常造成经济植物早期落叶和腐烂, 严重影响生长发育和产量及品质, 给农业生产和人民生活带来损失。如引起甜菜蛇眼病的甜菜茎点霉 (*Phoma betae* Frank); 十字花科蔬菜黑胫病的黑胫茎点霉 [*Phoma lingam* (Tode) Desm.]; 菜豆褐斑病的菜豆叶点霉 (*Phyllosticta phaseolina* Sacc.); 苹果落叶病的梨叶点霉 (*Phyllosticta pirina* Sacc.) 等。轻者导致产量下降, 品质变劣, 重者导致植物死亡, 经常造成严重经济损失。此外, 有些种还可危害动物, 甚至人类, 如 *Phoma stenobothi* (Holl. et Mor.) Fitzg. 侵染蝗虫; *Phoma minutispora* Mathur 和 *Phoma sorghina* Boerema, Dorenbosch et Van Kestern 为害人类, 引起皮肤病。因此, 研究这类真菌具有重要的理论意义和经济意义。

球壳孢目真菌分类系统演变

球壳孢目 (Sphaeropsidales) 这个名词最早是 Saccardo (1873) 提出来的, 是指产生分生孢子器 (pycnidium) 的一大类群真菌。对分生孢子器的传统定义为: 球形或烧瓶形的分生孢子果 (sporocarp)。现在通常描述为: 球形、孟形、烧瓶形、盾形或半球形。单生, 聚生于真菌座或假子座里。表生、半埋生或埋生, 顶端无乳突或有乳突, 或有长喙。孔口有或无, 多呈圆形或纵长裂口, 开口很大呈杯状。器壁由拟薄壁组织组成, 黑色、褐色, 少数呈鲜艳颜色, 膜质、肉质、蜡质、革质、软骨质或炭质。单腔或多腔, 单孔口或多孔口, 或多腔共有—个孔口。器壁外有时生暗色刚毛, 器内壁产生长的或短的、分枝或不分枝的分生孢子梗 (产孢细胞)。产孢方式有全壁体生式 (holothallic)、全壁芽生式 (holoblastic)、内壁芽生式 (enteroblastic)。分生孢子单胞、双胞至多胞, 卵形、椭圆形、纺锤形、梭形、杆菌形、球形、肾形、筒形、针形、鞭形, 无色至褐色, 干孢子或粘孢子。

Saccardo (1880) 根据子实体类型的不同, 将半知菌分为球壳孢目 (Sphaeropsidales)、黑盘孢目 (Melanconiales) 及丝孢纲 (Hyphomycetes)。Saccardo (1884) 又根

据子实体的色泽、组织和开裂方式的不同及子实体对基质的变异的相互关系，在球壳孢目 (Sphaeropsidales) 下分 4 个科：球壳孢科 (Sphaerioidaceae)、鲜壳孢科 (Nectrioidaceae)、半壳孢科 (Leptostromataceae) 及裂壳孢科 (Excipulaceae)。在黑盘孢目 (Melanconiales) 中只分一科，黑盘孢科 (Melanconiaceae)。在属级分类上主要依据分生孢子的颜色、形态、隔膜数和大小，以及子实体的分生孢子器聚生或离生的程度，与基质、形态和多毛等之间的差异。在种的划分上 Saccardo 采用的种名，几乎完全是未经证实的简单的寄主与寄生菌的相互关系。

Potebnia (1910) 根据子实体的构造将半知菌分为 5 个群，将 Melanconiaceae 和 Tuberculariaceae 合并于 Acervulales 目里，将 Leptostromataceae、Excipulaceae 和具发育不完全的分生孢子器的属，放在 Pseudopycnidiales 目内，而将正常的分生孢子器的属放在 Pycnidiales 目里。其余的两群属丝孢菌类。

von Höhnelt (1911) 做了进一步修正，将具分生孢子器和分生孢子盘的真菌分为 5 个科：Pycnidaceae 包括淡色和深色的分生孢子器，并具有明显的器壁；Patelloidaceae 包括形成淡色和深色的杯状或盘状的产孢体；Pycnothyriaceae 收容了被 Saccardo 放在 Leptostromataceae 科里的许多属；Stromaceae 是一个新科，是从 Saccardo 的 Sphaerioidae、Nectrioidae 和 Excipulaceae 里分出来的一些属组成的，它们具有子座，但无真正的分生孢子器壁，分生孢子形成于简单的腔室内。对 Melanconiaceae 的概念与 Saccardo 区别甚微。

Grove (1935) 将 Melanconiales、Sphaeropsidales 组成腔孢纲 (Coelomycetes)，与丝孢纲 (Hyphomycetes) 具有同等位置，但对属级和种级的分类标准与 Saccardo 相似。Martin (1961) 采用了 Grove (1935) 提出的 Coelomycetes 这个名词，对球壳孢目未做修正。1971 年 Ainsworth & Bisby 将半知菌上升为亚门 Deuteromycotina，将 Saccardo 分类体系进行了较大的调整和安排。下分 3 个纲：芽孢纲 (Blastomycetes)、腔孢纲 (Coelomycetes) 和丝孢纲 (Hyphomycetes)。在腔孢纲中分为 2 个式样目：球壳孢目和黑盘孢目。球壳孢目分两个科：球壳孢科 (Sphaeropsidaceae) 和鲜壳孢科 (Nectrioidaceae)。黑盘孢目只分一个科，黑盘孢科 (Melanconiaceae)。

Sutton (1980) 在 Hughes (1953) 对丝孢纲真菌产孢细胞 (conidiogenous cell) 的个体发育 (conidium ontogeny) 为基础进行分类的影响下，对腔孢纲真菌的分生孢子个体发育进行了系统深入研究，并对腔孢纲真菌提出新的分类系统，取消了传统的 Saccardo 分类体系中的纲、目、科，将腔孢纲中 1336 个式样属废弃了 720 个，保留了 393 个，另外的 226 个式样属因缺乏资料未做定论。该分类系统反映了真菌的个体发育上的不同。在这个分类系统中，废弃了球壳孢目和黑盘孢目的传统分类名称，将 *Phoma* 和 *Ascochyta* 放在半知菌亚门中芽殖型半知菌纲 (Blastodeuteromycetes)、内壁芽殖亚纲 (Enteroblastomycetidae)、瓶梗目 (Phialiales)、瓶梗孢子器亚目 (Phialopycnidiineae) 中的无性属。Sutton 将部分 *Phyllosticta* 种类归入 *Phoma* 属中去。将 *Septoria* 属置于芽殖型半知菌纲中全壁芽殖亚纲 (Holoblastomycetidae)、芽殖目 (Blastales)、芽殖孢子器亚目 (Blastopycnidiineae) 的合轴式组 (sympodial) 中的无性属。近年来提出的半知菌分类系统，大体分为 3 个类型：一是以分生孢子生成方式为基础的，以 B. C. Sutton (1980) 系统为代表；二是从全型真菌 (whole fungus) 的概念，从有性和无性时期的整

体考虑建立的分类系统,以 E. S. Luttrell (1979) 系统为代表;三是在传统基础上,吸收分生孢子和产孢细胞生成类型的新认识形成的系统,以 Hawksworth-Sutton-Ainsworth 系统和 W. B. Kendrick 系统为代表。

分生孢子个体发育方式比较稳定而又联系到生殖机制,因此产孢类型是划分属级单元界限的最可靠又接近自然标准之一。研究有性阶段和无性阶段之间的联系,可以达到“自然”分类的目的,目前以亲缘关系对半知菌进行系统分类条件还不够充分,现在仍主要依据 Hawksworth-Sutton-Ainsworth (1983) 的系统,其分类的主要依据是:(1) 分生孢子个体发育方式即产孢类型;(2) Saccardo 的分生孢子的形态、颜色和分隔等;(3) 载孢体种类。

1. 茎点霉属

Phoma Saccardo, nom. cons. *Michelia*, 2: 4, 1880.

Phoma Fries; Fries, *Syst. Myc.*, 1: 52, 1821; 2: 546, 1823, nom. rej.

Plenodomus Preuss, *Linnaea*, 24: 145, 1851.

Leptophoma Höhnelt, *Sber. Akad. Wiss. Wien*, 124: 73, 1915.

Sclerophomella Höhnelt, *Hedwigia*, 59: 237, 1917.

Polyopeus Horne, *J. Bot. Lond.*, 58: 239, 1920.

Deuterophoma Petri, *Boll. R. Staz. Pat. Veg. Roma, N. S.*, 15: 252, 1929.

Vialina Curzi, *Boll. R. Staz. Pat. Veg. Roma, N. S.*, 15: 252, 1935.

Peyronellaea Goidànich; Goidànich apud Togliani, *Ann. Sper. Agr., N. S.*, 6: 92, 1952.

Peyronellaea Goidànich, *R. C., Accad. Lincei, Ser.*, 81: 451, 1946.

Ascochyta Libert sect. *Phyllostictoides* Zherbele, *Trudy vses. Inst. Zashch. Rast.*, 29: 20, 1971.

模式种 *Phoma herbarum* Westendorp

菌丝埋生,分枝,具隔膜,无色或淡褐色;载孢体分生孢子器状,埋生或半埋生,有时突出于基质外。散生或聚生,单腔室,褐色,球形,薄壁,膜质,近革质偶有炭质。在 *P. lingam* 为厚壁和假厚壁组织 (pseudosclerenchymatous)。壁细胞多角形,淡褐色至褐色;每个分生孢子器上有一个孔口,偶有几个,居中,无乳突;分生孢子梗无,仅在 *P. cava* 和 *P. tracheiphila* 上见有丝状具隔膜和分枝,或短小呈不规则分枝和单个分枝;产孢细胞内壁芽生瓶梗式 (eb-ph),瓶状,桶形,无色,光滑,具囊领和小孔,周缘壁明显加厚;分生孢子椭圆形、圆筒形、纺锤形、梨形或球形,单胞,无色,薄壁,常具油滴。

该属中多数种类迄今尚未发现其有性阶段,少数种类的有性阶段属于子囊菌亚门的格孢腔菌科 (Pleosporaceae) 中的格孢腔菌属 (*Pleospora*)。

Phoma 最早是由 Fries (1821) 创建的属名。1823 年 Fries 对 *Phoma* 又做了重新修订,成为半知菌的一个无性属 *Phoma* Fr.: Fr.。因其定属时间早于规定的半知菌命名法规有效日期 1828 年之前,故认为是无效属名。通常,人们采用的是 Saccardo (1880) 修订的 *Phoma* Saccardo, 其模式标本为 *P. herbarum* Westendorp (1857)。当时描述该

菌腐生在荨麻 (*Urtica dioica*) 和驴喜豆 (*Onobrychis viciifolia*) 茎上。后来, Boerema (1964) 将驴喜豆茎上 *Phoma herbarum* West. 定为该属的模式标本。1954 年在巴黎召开的第八届国际植物学会议对其模式标本重新进行描述: 分生孢子器多为光滑的, 有孔口, 球形、近球形、安甌状至倒洋梨形, 多数形状较为规则。分生孢子器外壁黑色, 内层细胞无色; 产孢方式为内壁芽生瓶梗式 (eb-ph); 分生孢子单胞, 无色, 球形、倒卵形、椭圆形或棍棒形, 一般长宽等长或长度是宽度的 2 倍。

与 *Phoma* 相近的属还有 *Macrophoma*, 该属最早是由 Saccardo (1879) 创立的无性属名。当时他在研究 *Phoma* 属真菌时认为分生孢子长度大于 15 μm 时, 应归到 *Macrophoma* 属中去。Berlese 和 Voglino (1886) 对 *Macrophoma* (Sacc.) Berl. et Vogl. 做了补充描述: 分生孢子器近表皮生, 后突出, 球形, 器壁膜质, 近革质, 或近炭质, 具孔口; 分生孢子卵形、纺锤形、圆筒形, 长 15 μm 以上, 无色, 少数具 2 个油球, 基部附属物小。Grove (1935) 承认该属, 而 Sutton (1980) 却将部分 *Macrophoma* 种类转移到 *Sphaeropsis* Sacc. 属中。

Coniothyrium Corda 属是 Corda (1840) 以 *C. palmarum* Corda 为模式种建立的, 其原始描述为: 分生孢子器近表皮生, 突出, 球形或扁球形, 具乳突, 器壁膜质或近炭质, 黑色; 分生孢子球形或椭圆形, 黑色, 基部附属物小。直到今天众多的真菌学家都承认该属。Sutton (1980) 将该属置于全壁芽殖亚纲 (Holoblastomycetidae) 中芽殖目 (Blastales)、芽殖孢子器亚目 (Blastopycnidineae)、环痕式组 (annellidic) 的一个无性属, 其产孢方式为全壁芽生环痕式 (holoblastic-annellidic)。

Dendrophoma Sacc. 是 Saccardo (1880) 创立的无性属, 原始描述为: 分生孢子器近表皮生, 很少生于表皮, 近球形, 具乳突, 膜质至炭质; 分生孢子长椭圆形、卵形或腊肠形, 基部附属物不规则形, 分枝, 尖细。Grove (1935) 承认该属。Sutton (1980) 废弃了该属名, 将其转移到 *Dinemasporium* Leveille (1846) 属中, 其产孢方式为内壁芽生瓶梗式 (enteroblastic-phialidic)。

自 *Phoma* 和 *Phyllosticta* 两属建立以来, 主要以 Saccardo 分类体系进行分类研究。传统的分类方法是依据真菌着生的部位作为此两属的划分标准, 凡寄生于叶上的为 *Phyllosticta*, 寄生于叶部以外的, 包括茎、穗、花、果等部位的为 *Phoma*。通常 *Phoma* 腐生性较强, *Phyllosticta* 寄生性较强 (同 *Phoma* 相比)。这给分类鉴定带来了混乱, 如 *Phoma betae* 既侵染甜菜的叶片, 又可侵染茎和根部。

1946 年 Dennis 开展了 *Phoma* 及其相近属的培养性状比较研究。Boerema (1964, 1976) 较系统地研究了 *Phoma* 的培养性状, 依据在标准培养条件下菌落的习性、颜色、厚垣孢子形成、分生孢子器的形态、分生孢子和产孢细胞形态及类型、致病性及温度要求等, 作为划分属及种的分类标准。此外, Sutton (1964, 1980), Punithalingam (1970, 1974), Jooste & Papenderf (1981), White & Morgan-Jones (1983, 1984), Morgan & White (1983) 等对 *Phoma* 及一些球壳孢目真菌进行了培养性状比较研究。Sutton (1980) 认为培养性状可作为 *Phoma* 属分种的重要依据, 并提出标准培养条件是: 培养基是 OA 和 MA; 培养温度是 20~22 $^{\circ}\text{C}$, 第一周黑暗培养, 测定其生长率, 以后每隔 12 小时交替改变 UV (黑光) 和黑暗培养。Nag Raj (1981) 认为培养性状极不稳定, 以建立在培养性状的形态特征作为无性型分类单位的标准是极不明智的。此外,

van Lui J. K. (1925) 曾提出利用频率曲线进行腔孢属的划分。Singh (1977) 曾提出按照菌丝的氨基酸组对 *Phoma*、*Phyllosticta* 及 *Phyllostictina* 等球壳孢目真菌进行分类。Dabinett 和 Wellman (1978) 曾提出对半知菌和子囊菌进行数值分类 (numerical taxonomy)。

本属已描述 2000 余种, 传统地采用寄生于植物叶片以外的分生孢子器及小的、无色的单细胞的分生孢子为依据。种的划分是以形态上的细微差异和寄主植物的不同相结合, 它既不反映分类单位之间的亲缘关系, 也无实际意义。因此, 一些有效的分类标准在自然基物上的是很有限的, 所以已描述的分类单位, 其中多数为同物异名。Grove (1935) 描述了 169 种, Sprague (1959) 记载北美洲谷物和杂草上一种, Tarr (1962) 报道高粱上有 3 种 *Phoma*, 三浦道哉 (1928) 报道东北及内蒙古地区有 2 种, 戚佩坤、白金铠和朱桂香 (1966) 报道吉林省 *Phoma* 10 种, 戴芳澜 (1979) 在《中国真菌总汇》中记录中国有 *Phoma* 39 种, 孙树权等在《山西植物真菌病害志》中记录 6 种, 蔡云鹏等 (1991) 在《台湾植物病害名汇》中记载 28 种和 2 个变种。戚佩坤等 (1994) 在《广东省栽培药用植物真菌病害志》中记载有 13 种。

2. 叶点霉属

Phyllosticta Persoon, Desmazè res (nom. cons.), Ann. Sci. nat., 3 ser, 8: 28, 1847.
Phyllosphaera Dumortier, Comm. Bot., 86, 1822, nom. rej.; see Sutton, Mycol. Pap., 141: 154, 1977.

Phyllostictina Sydow & P. Sydow, Ann. Mycol., 14: 185, 1916; fide van der Aa, Studies in Mycology, NO. 5: 6, 1973; Punithalingam, Mycol. Pap. 136: 61, 1974.

Haplolepis Sydow, Ann. Mycol. 23: 411, 1925, see Sutton, Mycol. Pap. 141: 94, 1977.

Macrophylosticta Camara, Ann. Inst. Super. Agron. 3: 86, 1929, see Sutton, Mycol. Pap. 141: 191, 1977.

Caudophoma Patil & Thirumalachar, Sydowia, 20: 36, 1968, fide van der Aa, Stud. Mycol. 5: 6, 1973.

Mucosetospora Morelet, Bull. Soc. Sci. Nat. Archeol., Toulon Var. 201: 4, 1972, fide Morelet, ibid, 219: 12, 1978; Nag Raj & Morelet, Can. J. Bot. 57: 1297, 1979.

模式种 *Phyllosticta convallariae* Persoon

菌丝埋生, 分枝, 具隔膜, 无色或淡褐色; 载孢体分生孢子器状, 埋生、表皮下形成原基, 单腔室或多腔室, 离生或聚生。器壁无毛状菌丝附属物, 暗褐色至黑褐色, 外层壁多角形, 厚壁, 内壁淡褐色至无色, 薄壁, 呈棱柱形; 孔口居中, 圆形, 无乳突或微具乳突; 分生孢子梗充满于载孢体的腔室内; 产孢细胞全壁芽生单生式 (hb-sol), 瓶状, 无色, 光滑; 分生孢子常有两种类型: 产孢细胞上产生大型分生孢子和产生小型分生孢子 (偶见有小型分生孢子产生于散生的载孢体内)。大型分生孢子近球形, 卵圆形或倒卵形、椭圆形或苹果形 (pomiform)、近圆筒形, 两端钝圆, 常基部略尖, 单胞,

无色，壁光滑，具油球，常包被胶质鞘，和具有顶生 G 型附属丝，不分枝，渐狭的粘胶质；小型分生孢子圆筒形或哑铃状，顶端钝圆形，单胞，无色。

本属中多数种类迄今尚未发现其有性阶段，少数已发现的有性阶段属于子囊菌亚门中球腔菌科（*Mycosphaerellaceae*）。魏景超（1979）记载其有性型分属于格孢球壳属（*Pleosphaerulina*）和球腔菌属（*Mycosphaerella*）。Nag Raj（1981）记载属于球座菌属（*Guignardia*）和盘壳菌属（*Discochora*）。Sutton（1980）报告其有性阶段是 *Guignardia*，其精孢子阶段属名是 *Leptodothiorella* Höhnel。

Phyllosticta 是 Persoon 于 1818 年创立的属名。因在国际半知菌命名法规有效日期（1828）之前，故将其属名作为无效属名处理。1847 年 Desmazè res 重新描述了该属为有效属名 *Phyllosticta* Per. ex Desm.。其模式种为铃兰叶点霉（*P. convallariae* Pers.）。该属于 1973 年又被 van der Aa 再次描述为：分生孢子器有孔口，两层壁，外层壁较粗糙，内层壁由 1~3 层薄壁细胞组成。产孢细胞由最内层产生，无色，圆柱形或烧瓶形，以全壁芽生单生式（hb-sol）从顶部向基连续产生分生孢子（van der Aa, 1973）。一些种的产孢部位呈现及顶层生（percurrent proliferation）（YiP, 1987, 1988）。分生孢子单胞，无色，球形、近球形、卵圆形、倒卵形，有的具油球。分生孢子的长宽比例很少一致。每个分生孢子都由薄的胶质鞘包围。多数种的分生孢子具有一条渐窄的管状附属物（apical appendage）。Sutton（1980）在其专著“*The Coelomycetes*”中，依据产孢方式的不同，将 *Phyllosticta* 属中具有瓶梗式产孢的种类转移到 *Phoma* 属中去，对 *Phyllosticta* 属中具有环痕式产孢的类群归属问题却未提及。Sutton 主张保留 *Phoma* 属名，废弃 *Phyllosticta* 属名。但在 1983 年的 *Dictionary of the Fungi* 第七版中仍保留了 *Phyllosticta* 属名，其产孢方式为全壁芽生单生式（hb-sol）。

Sydow（1916）将形态特征酷似 *Phyllosticta*，但分生孢子产生粘液状的鞘和顶端产生具有粘液状的附属物的类群，另建立一新属为拟叶点霉属（*Phyllostictina*）。至 1973 年该属已描述有 84 个种。van der Aa（1973）认为该属里有 46 个种应转到 *Phyllosticta* 属里。Punithalingam（1974）对 *Phyllostictina* 的模式标本 *P. murrayae* Syd. 进行重新研究认为，该属形态与 *Phyllosticta* 几乎无何差异，应作为 *Phyllosticta* 同属异名处理。

此外，尚有 *Macrophoma*、*Coniothyrium*、*Dendrophoma* 属与 *Phyllosticta* 属相近，已在 *Phoma* 属中讨论过不再重复。

自 *Phyllosticta* 属建立以来，与球壳孢目真菌其它属级分类一样，主要依据 Saccardo 的分类体系，即孢子学系统（sporological systema），是一个非自然的分类。对该属种级划分主要以寄主植物，其次是症状、分生孢子器、分生孢子及菌丝在寄主组织中的特性等性状做为种级分类依据。这是为了满足实际鉴定的需要建立的人为体系，并不能反应各个分类单位间的亲缘关系。但却为人们认识和整理数量众多的，对人类生活和生产极为重要的半知菌分类提供了方便，作为分类基础的形态特征，往往随寄生部位、发生阶段、环境条件而发生变化，其形态特征常表现出不稳定性。同样，以培养性状作为种级划分标准，也会因营养基质成分、培养条件等因素影响其相对稳定性，多数学者认为培养性状作为种以下的分类标准尤为合适。所以上述属级划分标准是不合理的（Bessey, 1951; Ainsworth, 1973; Sutton, 1980; Barnett, 1985），以产孢细胞的个体发育方式作为属级以上的分类标准尤为重要（Nag Raj, 1981）。van Lui J. K.（1925）

曾提出利用频率曲线进行腔孢纲中属级分类划分标准。Singh (1977) 曾提出, 根据真菌菌丝的氨基酸组合对 *Phoma*、*Phyllosticta* 及 *Phyllostictina* 等属进行分析研究。Dabinett & Wellman (1978) 曾提出对半知菌和子囊菌进行分类研究。但 Nag Raj (1981) 仍认为, 虽然培养性状、生物化学和血清学的特性, 已开始应用于种级分类上, 而腔孢纲真菌分类主要还是以形态特征为依据。近二十年来随着新的生物技术的进展, 如显微缩时摄影术 (time-lapse photomicrography)、电镜和冰冻技术的应用, 对产孢细胞形成孢子方式和结构研究提高到动态、超微结构的水平。

目前全世界已报道 *Phyllosticta* 属有 2000 余种, Saccardo (1884~1972) 在他的巨著 “Sylloge Fungorum” 中描述了 1678 个种, Grove (1935) 在 “British Stem and Leaf Fungi” I 卷和 II 卷中, 共记载 *Phyllosticta* 151 种, Tarr (1962) 在 “Diseases of Sorghum, Sudangrass and Broom Corn” 中报道 *Phyllosticta* 10 种, Sprague (1959) 在 “Diseases of Cereals and Grasses in North America” 中记载 13 种, 三浦道哉 (1928) 在《内蒙植物志》中记载东北地区 *Phyllosticta* 24 种, 邓叔群 (1963) 报道 7 个种, 戚佩坤、白金铠和朱桂香 (1966) 报道吉林省栽培植物上有 *Phyllosticta* 67 种, 戴芳澜 (1979) 在《中国真菌总汇》里收录我国已报道的 *Phyllosticta* 149 种, 孙树权等 (1990) 在《山西省经济植物真菌病害志》中记载 28 种, 蔡云鹏等 (1991) 在《台湾植物病害名汇》中记录台湾省产的 *Phyllosticta* 109 种, 戚佩坤等 (1994) 在《广东省栽培药用植物真菌病害志》中记录 23 种。

本属中许多种的分生孢子都具有附属物 (appendage), 它作为种的一个重要分类依据引起许多学者的注意 (von Arx, 1970, 1981; van der Aa, 1983; Punithalingam, 1974, 1979; Punithalingam & Woodhams, 1982)。Sydow (1916) 曾将分生孢子具有附属物的类群创建了 *Phyllostictina* Sydow, 与分生孢子不具附属物的类群 *Phyllosticta* 相区别, 可见附属物的有无在 *Phyllosticta* 属的种级分类中具有重要意义。许多真菌学家 (Stewart, 1916; Sutton & Waterston, 1966; Ponnappa, 1970; van der Aa, 1973) 认为采用常规的液体封片技术很难观察到附属物, 用 Leifson's 鞭毛染色剂才易看清楚。

关于附属物的形态、发生和功能, 多数学者认为是一种透明的玻璃管结构 (Punithalingam, 1974; Punithalingam & Holliday, 1975) 或顶端具有粘液状结构, 呈锥形或线形的凝胶结构 (Sutton, 1973; Sivanesan, 1979), 附属物的顶端几乎是透明的 (Punithalingam, 1974, 1979)。虽然不同学者对 *Phyllosticta* 分生孢子附属物不能依个体发育而给予精确的描述和满意的阐述, 但附属物是由分生孢子鞘所产生, 具有一定的细胞结构, 具有固定分生孢子, 扩散分生孢子的作用, 分生孢子在运动中具有导航的功能 (Kiely, 1949; Punithalingam, 1982)。

Phyllosticta 属分生孢子附属物依分生孢子鞘的特性分为 3 类:

1. 附属物相当短, 经常被一膜质鞘所包围, 如 *P. convallariae*;
2. 附属物长且脆弱, 通常基部被分生孢子的鞘所覆盖, 如 *P. capitalensis*、*P. musarum*;
3. 附属物短、狭窄, 极易从分生孢子上折断, 如 *P. diascorae*、*P. ghasembillae*。

球壳孢目种级分类与寄主植物的关系

传统上球壳孢目真菌的命名是采用寄主植物的属名和种名作为真菌名的“种加词”，由于受狭义寄主专化性的影响，因此种的划分依据主要是寄主植物 (hostplant) 或在寄主植物上侵害部位的一致性 (identify of host) 或对寄主的伤害类型 (types of damage)。在种级分类水平上，一般以寄主植物的属为基础。在球壳孢目真菌里因长期沿用 Saccardo 分类标准和信息不畅，致使在同属寄主植物或同种植物上，将形态相似的种重复定名发表的屡见不鲜。

球壳孢目真菌的许多特征同寄主植物是密切相联的，如症状 (颜色、形状等)、器壁质地 (膜质、炭质等)、孢子器成熟度、分生孢子的大小和颜色，甚至有的真菌属寄生于不同寄主植物上的种，其产孢细胞和产孢方式也不相同，如 Sutton (1980) 将 *Septoria* 的产孢方式分为 3 组，这 3 种类型的差异可能受寄主植物不同的影响，上述在寄主植物上表现的特征也受环境条件的影响。就症状而言，当环境干燥时病斑扩展慢，中央易褪色变白枯死；当环境条件潮湿时病斑扩展迅速病斑大，中央不易变白枯死。如受 *Septoria* 寄生的槭树属 (*Acer*) 植物的症状随环境而变化，因槭树叶片色素易随环境条件变化而呈现不同颜色，当真菌侵染时易产生不同症状，因此许多定名人根据症状划分真菌种类不可避免地将一个菌种定为几个种，从而产生大量的同物异名，所以单纯以症状进行分类是不合理的。

此外，在球壳孢目真菌中，*Phoma* 和 *Phyllosticta* 的寄生性强弱也不尽相同。一般 *Phoma* 腐生性较强，*Phyllosticta* 次之，与其相比较，*Ascochyta* 寄生性较强，*Septoria* 寄生性更强，因此，这几个属的真菌的寄主范围也不尽相同。一般说来，腐生性强的寄主范围较广，而寄生性强的则寄主范围较窄。但是寄生性与寄主专化性并非是并行的，因此越来越多的学者认为以寄主范围作为分种的基础是不科学的。van der Aa (1990) 认为在很小的程度上，寄主、基质和致病特性可以作为分类单位的鉴定标准，仅依据寄主植物来鉴定 *Phoma* 种很少是可靠的，因为寄主专化性仅是真菌诸多特性之一。他认为 *Phoma* 依其寄生性可分为两组：(1) 多数寄生菌一般是腐生或弱寄生 (机会性)；(2) 栽培植物的专性寄生菌。大量描述的多寄主的 *Phoma* 种的形态学是一致的。Boerema 等 (1976) 也主张放弃以寄主和基质作为种的概念的首要标准，试图以活体稳定的形态特征，结合用标准培养方法的培养特征作为标准，来确定 *Phoma* 和 *Phyllosticta* 的分类单位。

由于球壳孢目中种的寄主范围不同，有些种寄主范围较窄，一般可以根据寄主植物加以识别，有些种的寄主谱很宽，不能以寄主或寄主部位加以识别。因此不应将寄主范围和致病性作为分种的首要标准，但对这类真菌进行分类时，还应兼顾寄主范围和致病性。所以对种进行订正时通过交互接种确定一些种的寄主范围和致病性是必要的，当然这是一项十分浩大的工作。目前多数真菌学家主张以真菌特征而非依赖寄主植物来对真菌进行分类，这在理论上是合理的，但在实际应用上是困难的。因此，目前对球壳孢目真菌的分类还不能完全摆脱寄主植物，否则对真菌种类的认识和划分是困难的。Sutton (1980) 提出以寄主植物科作为分类范畴，这也是人为标准，在实际应用中也相当困难。

有性型与无性型的关系

球壳孢目真菌是指产生分生孢子器的无性阶段群体。Fries (1794~1878) 已发现有些真菌具有多型现象, 当时将无性和有性混为一谈。Corda (1842) 和 Tulasne (1851, 1861) 已注意将无性和有性阶段联系起来。Berkely (1857) 提出“完全真菌”(perfect fungi) 来表示子囊菌阶段。Fuckel (1870) 提出“不完全真菌”(imperfect fungi) 表示产生分生孢子的无性阶段。这时人们开始将无性阶段和有性阶段区分开来分别命名。Donk (1960) 提出“无性型”(anamorphosis) 概念表示分生孢子阶段, Hennebert 和 Weresub (1977) 对其确认并相应地提出“有性型”(teleomorph) 和“全型”(holomorph) 概念。“全型”是指由有性型和无性型组成的, 这一概念在加拿大 Kananaski 召开的第二届国际真菌学大会上(1979)得到了承认, 现已被真菌学家广泛采用。由 W. B. Kendrick (1979) 编纂出版的“The Whole Fungus”第一卷和第二卷中概括了这方面的研究进展。目前已知球壳孢目真菌的有性型与无性型的联系见表 1, 可见球壳孢目真菌的有性型主要属于子囊菌的腔菌纲、核菌纲及盘菌纲。在自然条件下球壳孢目真菌不易产生有性世代, 说明其在性结合上是退化的类型, 但在无性型上是对环境条件的适应, 属于进化类型。目前我们对有性型与无性型之间的联系所知甚少, 尚不足以从有性型识别无性型, 反之亦然。单纯以无性型进行分类不能完全反映真菌种间的亲缘关系, 所以认识真菌应从无性型和有性型全面来看。

表 1 球壳孢目真菌的有性型与无性型的联系 (Kendrick, 1979)

无性型	有性型	有性型的分类地位
<i>Ascochyta</i>	<i>Didymella</i>	Pleosporaceae
<i>Asteromella</i>	<i>Mycosphaerella</i>	Dothideaceae
<i>Asteromellosis</i>	<i>Dothidea</i>	Dothideaceae
<i>Bothrodiscus</i>	<i>Ascocalyx</i>	Dermateaceae
<i>Botryodiplodia</i>	<i>Botryosphaeria</i>	Botryosphaeriaceae
<i>Chondroplea</i>	<i>Cryptodiaporthe</i>	Diaporthaceae
<i>Coniothyrium</i>	<i>Massarina</i>	Pleosporaceae
<i>Coniothyrium</i>	<i>Paraphaeosphaeria</i>	Pleosporaceae
<i>Darluca</i>	<i>Eudarluca</i>	Pleosporaceae
<i>Digitosporium</i>	<i>Crumenulopsis</i>	Dermateaceae
<i>Diplodia</i>	<i>Eutrybliella</i>	Patellariaceae
<i>Diplodia</i>	<i>Othia</i>	Pleosporaceae
<i>Diplodia</i>	<i>Rhytidhysterium</i>	Patellariaceae
<i>Discula</i>	<i>Gnomonia</i>	Diaporthaceae
<i>Fumagospora</i>	<i>Capnodium</i>	Capnodiaceae
<i>Haplosporella</i>	<i>Bagnisiella</i>	Botryosphaeriaceae
<i>Haplosporella</i>	<i>Othia</i>	Pleosporaceae

无性型	有性型	有性型的分类地位
<i>Labridella</i>	<i>Griphosphaerioma</i>	Amphisphaeriaceae
<i>Microsphaeropsis</i>	<i>Massarina</i>	Pleosporaceae
<i>Phacidiopycnis</i>	<i>Potebniomyces</i>	Cryptomycetaceae
<i>Phaeoxyphiella</i>	<i>Capnodium</i>	Capnodiaceae
<i>Phoma</i>	<i>Didymella</i>	Pleosporaceae
<i>Phomopsis</i>	<i>Diaporthe</i>	Diaporthaceae
<i>Phyllosticta</i>	<i>Guignardia</i>	Dothideaceae
<i>Pyrenochaeta</i>	<i>Cucurbitaria</i>	Pleosporaceae
<i>Pyrenochaeta</i>	<i>Herpotrichia</i>	Pleosporaceae
<i>Rabenhorstia</i>	<i>Hercospora</i>	Diaporthaceae
<i>Selenophoma</i>	<i>Guignardia</i>	Dothideaceae
<i>Septoria</i>	<i>Mycosphaerella</i>	Dothideaceae
<i>Septoria</i>	<i>Sphaerulina</i>	Dothideaceae
<i>Zythia</i>	<i>Gnomonia</i>	Diaporthaceae

分生孢子的个体发育和超微结构

在 Hughes (1953) 以前对半知菌分类主要依据 Saccardo 分类体系, 以载孢体的形态、分生孢子的形态、大小、颜色和隔膜数等形态特征进行分类。这个系统完全是从实用的观点出发, 是一个人为的组合, 其分类特征是不稳定的, 且不能反映真菌属种间的亲缘关系, 常使本来亲缘关系密切的种却划分在不同属中, 而亲缘关系不密切的种相反却被组合在一起。Hughes (1953) 提出的丝孢纲分生孢子个体发育分类系统具有划时代的意义, 以分生孢子个体发育方式作为分类依据, 真正地反应了真菌属种之间的亲缘关系, 是一个科学的分类系统。在 Hughes 的观点影响下, Sutton (1980) 在其 *The Coelomycetes* 一书中依据孢子个体发育的产孢方式提出了腔孢纲真菌分类新系统。

Hughes (1953) 在前人的研究基础上, 对丝孢纲真菌的个体发育进行深入系统研究后, 提出分生孢子形成方式和产孢细胞的特征可以做为丝孢纲真菌属级分类的稳定特征, 并预言腔孢纲真菌的分生孢子形成方式和产孢细胞特征, 以环痕式产孢可能是普遍存在的。后来, Dickinsen 和 Morgan-Jones (1966), Pirozynski 和 Morgan-Jones (1968), Shoemaker (1964), Shoemaker 和 Müller (1964), Sutton (1963、1964、1967、1968、1971、1977), Sutton 和 Pirozynski (1963、1965), Sutton 和 Seller (1966), Walker (1962), Nag Raj (1972~1981) 等人对腔孢纲真菌的孢子个体发育相继进行了研究。证明其产孢方式大致与丝孢纲的产孢方式相似。Arbhoy (1983) 对腔孢纲真菌研究提出这个纲的产孢方式是内壁体生式 (enterothallic) 和全壁体生式 (holothallic), 内壁芽生式 (enteroblastic) 或全壁芽生式 (holoblastic), 以瓶梗式 (phiallidic) 和环痕式 (annellidic) 在腔孢纲中最常见。

Sutton (1964、1971、1973), Boerema (1975) 及 Nag Raj (1981) 分别对 *Phoma*

和 *Phyllosticta* 两属的分生孢子产生过程进行研究, 认为 *Phoma* 的产孢方式为瓶梗式。第一个分生孢子产生在形态一致的母细胞乳头状突起里。Boerema (1975) 对 *Phoma herbarum*、*P. chrysanthemi*、*P. compleanata*、*P. exigua*、*P. leveilleinom*、*P. lingam*、*P. lycopersici* 的分生孢子产生方式研究后, 认为 *Phoma* 属分生孢子器中母细胞的领围是显著的, 产孢细胞的个体发育为瓶梗式。Kendrick (1971) 认为 *Phoma* 的分生孢子形成和产孢的延伸方式为内壁芽生瓶梗式 (见表 2)。目前真菌学家对环痕式和瓶梗式的产孢方式仍有分歧, 如环痕式产孢应理解为内壁芽生式或全壁芽生式看法不一。Cole 等 (1969) 从其产孢细胞作内部层出式延伸出来, 认为环痕式与瓶梗式的产孢方式很接近, 应属内壁芽生式。而 Madelin (1966) 和 Minter 等 (1982) 因孢子个体形成是从已延伸出来的一段产孢梗上, 以全壁芽生方式形成孢子, 认为属于全壁芽生产孢, 这种看法被许多人所接受。

表 2 *Phoma* 和 *Phyllosticta* 两属产孢细胞特征比较 (Kendrick, 1971)

产孢方式	<i>Phoma</i>		<i>Phyllosticta</i>	
	瓶梗式	环痕式	瓶梗式	环痕式
第一个分生孢子				
内壁芽生	+			
全壁芽生				+
连续分生孢子				
内壁芽生	+			
全壁芽生				?
产孢细胞				
有囊领	+			
有环痕式或环痕式囊领				+
产孢位置				
固定在同一位置上有多个细胞形成	+			
每个孢子都形成在一个新的位置				+

Sutton (1980) 将具有瓶梗式产孢的种类归到 *Phoma* 属中, 置于芽殖型半知菌纲 (Blastodeuteromycetes)、内壁芽殖亚纲 (Enteroblastomycetidae)、瓶梗目 (Phialidales)、瓶梗孢子器亚目 (Phialopycniidiineae) 中的一个无性属, 其产孢方式为内壁芽生瓶梗式 (enteroblastic-phialidic, eb-ph), 但未提及如何对待产孢方式为环痕式的 *Phyllosticta* 的分类地位。1983 年在 *Dictionary of the Fungi* 中仍保留了 *Phyllosticta* 属名, 将其置于全壁芽殖亚纲 (Holoblastomycetidae)、芽殖目 (Blastales)、芽殖孢子器亚目 (Blastopycniidiineae) 中一个无性属, 产孢方式为全壁芽生单生式 (holoblastic-solitary, hb-sol)。吕国忠 (1992) 采用光学显微镜、扫描电镜和透射电镜观察 *Phoma* 和 *Phyllosticta* 的产孢细胞和产孢方式结果, 在普通光学显微镜下就能较容易观察到这两属分生孢子器内的产孢细胞, 少数样品中还能隐约地看到环痕迹象。在透射电镜下能清楚地看到产孢方式, 形成第一个孢子时为全壁芽生瓶梗式 (holoblastic-phialidic, hb-ph), 连续形成多个孢子时则为全壁芽生环痕式 (holoblastic-annellidic, hb-ann)。因此, 吕国忠认为 *Phoma* 和 *Phyllosticta* 两属的产孢方式均为全壁芽生环痕式。周永力 (1996) 对 *Phyllosticta* 的 9

个种 10 个菌株，在 PDA 培养基上培养 3 天后，大部分菌株形成分生孢子器，经光学显微镜和透射电镜观察，在分生孢子器内壁上着生的单胞、无色薄壁细胞，最终分化形成产孢细胞，最初的分生孢子由分化不明显的母细胞以全壁芽生形成孢子，后继产生的孢子都以内壁芽生瓶梗式从产孢细胞上形成，产孢细胞有固定的孔口，每个分生孢子都从产孢细胞孔口处不断发芽产生，随着孢子的不断产生脱落，产孢细胞颈口处颜色加深。从供试的 *Phyllosticta* 产孢方式观察结果，第一个孢子的产孢方式为全壁芽生式，后继的孢子为内壁芽生式（图 1）。Sutton（1980）认为 *Phyllosticta* 的产孢方式有瓶梗式和环痕式 2 种。吕国忠（1992）观察认为 *Phyllosticta* 和 *Phoma* 两属的产孢方式均是全壁芽生环痕式（hb-ann）。而 *Dictionary of the Fungi* 第七版（1983）中的 *Phyllosticta* 属产孢方式是全壁芽生单生式（hb-sol），*Phoma* 属是内壁芽生瓶梗式（eb-ph）。

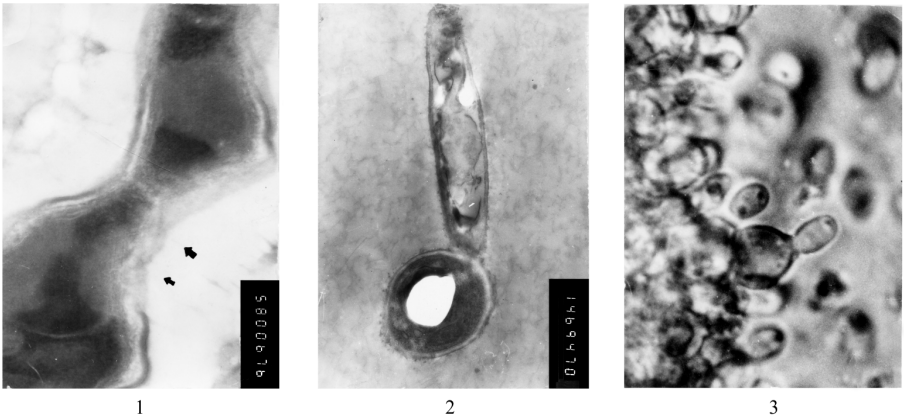


图 1 *Phoma* 和 *Phyllosticta* 的产孢细胞与分生孢子形成过程

1. *Phoma lingam* 以内壁芽生瓶梗式产孢（SEM）；2. *Phyllosticta ambrosioidis* 以内壁芽生瓶梗式产孢（SEM）；3. *Phyllosticta jasminicola* 产孢细胞上形成的分生孢子（LM）。

生物化学和分子生物学技术在真菌系统分类中的应用

真菌的系统分类在传统上以形态学特征为主要依据，尤其子实体的形态和结构长期以来一直被用于分类鉴定的典型性状。随着现代科学技术的飞速发展，对传统的系统分类学产生了巨大的推动作用。从系统学角度看以形态结构为基础的分类系统，在一定程度上受人为因素的干扰，不能充分反映物种的进化和种群间的亲缘关系。从应用和全型真菌的角度看，真菌的形态和解剖结构复杂多变，且欲获得其有性或无性器官需要较长时间，有些种类则不易甚至不能形成有性生殖结构，这给分类鉴定带来诸多不便。要克服这些不足，更深入地研究和认识真菌这一生物类群的自然演化关系，进而建立更符合客观实际的分类系统，必须从更高层次上去分析和研究。因此，反映生物遗传和进化本质的分子生物学和生物化学等现代生物技术，作为新的真菌系统学的基础日益渗透到真菌的系统分类研究中，尤其是核酸和蛋白质这两类生物大分子的研究，进而采用生