

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 七 卷

球壳孢目

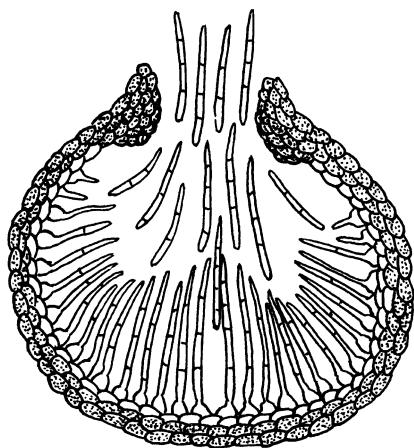
壳二胞属 壳针孢属

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)



北 京

## 内 容 简 介

本卷介绍了球壳孢目的壳二胞属和壳针孢属两属的基本特征和分类地位,其中包括壳二胞属 100 种,壳针孢属 116 种,共计 216 种。每种有形态描述、寄主植物、分布,并附有显微绘图 216 幅。

本书可供菌物学、植物学和植物保护工作者使用,还可供大专院校和科研单位的相关人员在科研、教学和指导生产中参考。

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 七 卷

### 球壳孢目

### 壳二胞属 壳针孢属

白金铠 主编

责任编辑 霍春雁 王元火

出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

\*

2003 年 2 月第 一 版 开本:787×1092 1/16

2003 年 2 月第一次印刷 印张:25 插页:1

印数:1—1 000 字数:551 000

ISBN 7-03- 010420-x

定价:75.00元

(如有印装质量问题,我社负责调换〈科印〉)

CONSILIO FLORARUM CRYPTOGAMARUM SINICARUM  
ACADEMIAE SINICAE EDITA

# FLORA FUNGORUM SINICORUM

VOL .17

## SPHAEROPSIDALES ASCOCHYTA SEPTORIA

REDACTOR PRINCIPALIS

Bai Jin-kai

**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 ,China

## 本卷著者名单

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

## SPHAEROPSIDALES

### AUCTORES

Bai Jin-kai Lü Guo-zhong Sun Jun-de Liu Wei-cheng  
Zhou Yong-li Yu Li Liang Jing-yi Luo Feng-xia  
(*Universitas Agriculturae Shenyangica, Shenyang*)

# 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	田金秀*	白金铠	朱浩然	庄文颖*
庄剑云*	刘 波	齐雨藻	齐祖同*	吴继农
应建浙*	邵力平	陈灼华	陈建斌*	陆保仁
林永水	郑柏林	郑儒永*	赵震宇	胡人亮
胡征宇	胡鸿钧	姜广正	施之新	夏邦美
高 谦	谢树莲	臧 穆	黎兴江	

# 献 给

刘克济教授和张际中教授

VOLUMEN HOC  
PROF . Ke-ji Liu et Ji-zhong Zhang  
DEDICATUM

# 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；总之，孢子植物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，黏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，包括黏菌与卵菌在内的《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 and 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我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 or 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

本书在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，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；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，在查阅有关文献资料时给予诸多方便；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，在此一并表示感谢。

# 说 明

1. 本书是对我国球壳孢目中的壳二胞属和壳针孢属的研究总结，全书包括绪论、专论、附录、参考文献和索引五大部分。
2. 绪论部分简要地叙述了上述两个属真菌的经济意义、形态、个体发育在分类系统中应用、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 42 科植物上的壳二胞属 100 种真菌和 48 科植物上的壳针孢属 116 种真菌。按寄主科进行描述，科名及科内 2 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、盐态描述、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）收录将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、种寄主植物上的两个属真菌分布目录。
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》使用，无汉名的按种名词义译成汉名。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》及地方植物志使用。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研究我国的标本测量所得，所有的形态插图是我们根据标本所做的显微绘图。凡寄主标本后附有标本号的全是由我们直接研究观察的标本，而无标本号附有地名、人名和年份的寄主是文献上记载的。
10. 世界分布是根据文献资料整理而成，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 Flora Cryptogamarum Sinicarum

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 )
壳二胞属 <i>Ascochyta</i> Libert .....	( 3 )
壳针孢属 <i>Septoria</i> Saccardo .....	( 7 )
球壳孢目种级分类与寄主植物的关系 .....	( 10 )
有性型与无性型的联系 .....	( 11 )
分生孢子的个体发育和超微结构 .....	( 12 )
<i>Ascochyta</i> 的个体发育 .....	( 13 )
<i>Septoria</i> 的个体发育 .....	( 14 )
专论 .....	( 16 )
猕猴桃壳二胞 <i>Ascochyta actinidiae</i> Tobisch .....	( 17 )
青箱壳二胞 <i>Ascochyta celosiae</i> (Thümen) Petrak .....	( 18 )
五加壳二胞 <i>Ascochyta acanthopanax</i> (Sydow) P. K. Chi .....	( 20 )
木壳二胞 <i>Ascochyta araliae</i> J. D. Sun et J. K. Bai .....	( 21 )
马兜铃壳二胞 <i>Ascochyta aristolochiae</i> Saccardo .....	( 22 )
萝藦壳二胞 <i>Ascochyta asclepiadis</i> Ellis et Everhart .....	( 24 )
凤仙花壳二胞 <i>Ascochyta impatientis</i> Bresadola .....	( 25 )
榛壳二胞 <i>Ascochyta coryli</i> Saccardo et Spegazzini .....	( 26 )
梓壳二胞 <i>Ascochyta catalpae</i> Tassi .....	( 27 )
沙参壳二胞 <i>Ascochyta adenophorae</i> Melnik .....	( 28 )
接骨木壳二胞 <i>Ascochyta sambucella</i> Bubák et Krieger .....	( 30 )
莢壳二胞 <i>Ascochyta viburni</i> (Roumeguère) Saccardo .....	( 31 )
甜菜壳二胞 <i>Ascochyta betae</i> Prillieux et Delacroix .....	( 32 )
红花壳二胞 <i>Ascochyta carthami</i> Chochriakov .....	( 34 )
紫菀壳二胞 <i>Ascochyta asteris</i> (Bresadola) Gloyer .....	( 35 )
牛蒡壳二胞 <i>Ascochyta lappae</i> Kabát et Bubák .....	( 37 )
薊壳二胞 <i>Ascochyta cirsii</i> Diedicke .....	( 38 )
菊科壳二胞 <i>Ascochyta compositarum</i> Davis .....	( 39 )

山莴苣壳二胞 <i>Ascochyta lactucæ</i> Rostrup .....	( 40 )
百日菊壳二胞 <i>Ascochyta zinniae</i> Allescher .....	( 41 )
甘薯壳二胞 <i>Ascochyta calystegiae</i> Saccardo .....	( 43 )
牵牛壳二胞 <i>Ascochyta carpogena</i> Saccardo .....	( 44 )
克萊因壳二胞 <i>Ascochyta kleinii</i> Bubák .....	( 45 )
景天壳二胞 <i>Ascochyta telephii</i> Vestergren .....	( 46 )
花椰菜壳二胞 <i>Ascochyta oleracea</i> J. W. Ellis .....	( 47 )
罗汉果壳二胞 <i>Ascochyta siraitiae</i> F. X. Chao et P. K. Chi .....	( 49 )
西瓜壳二胞 <i>Ascochyta citrullina</i> Smith .....	( 50 )
黄瓜壳二胞 <i>Ascochyta cucumeris</i> Fautrey et Roumeguère .....	( 52 )
薯蕷壳二胞 <i>Ascochyta dioscoreæ</i> Sydow .....	( 53 )
蓖麻壳二胞 <i>Ascochyta ricinella</i> Saccardo et Scalia .....	( 54 )
大风子壳二胞 <i>Ascochyta hydnocarpi</i> S. M. Lin et P. K. Chi .....	( 55 )
禾生壳二胞 <i>Ascochyta graminicola</i> Saccardo .....	( 57 )
淡竹壳二胞 <i>Ascochyta osmophila</i> (Davis) G. Z. Lu et J. K. Bai .....	( 58 )
野芝麻壳二胞 <i>Ascochyta lamiorum</i> Saccardo .....	( 60 )
紫苏壳二胞 <i>Ascochyta perillae</i> P. K. Chi .....	( 61 )
骆驼刺壳二胞 <i>Ascochyta alhagi</i> (Lobata) Melnik .....	( 63 )
落花生壳二胞 <i>Ascochyta arachidis</i> Woronichin .....	( 64 )
山蚂蝗壳二胞 <i>Ascochyta desmodii</i> (Ellis et Everhart) P. K. Chi et Z. D. Jiang .....	( 65 )
不全壳二胞 <i>Ascochyta imperfecta</i> Peck .....	( 66 )
香豌豆壳二胞 <i>Ascochyta lathyri</i> Trail .....	( 68 )
驴豆壳二胞 <i>Ascochyta onobrychidis</i> Bondartseva-Monteverde .....	( 69 )
小豆壳二胞 <i>Ascochyta phaseolorum</i> Saccardo .....	( 70 )
豆类壳二胞 <i>Ascochyta pinodes</i> Jones .....	( 72 )
豌豆壳二胞 <i>Ascochyta pisi</i> Libert .....	( 73 )
野大豆壳二胞 <i>Ascochyta sojae</i> Miura .....	( 75 )
槐壳二胞 <i>Ascochyta sophoræ</i> Allescher .....	( 76 )
葫芦巴壳二胞 <i>Ascochyta trigonellæ</i> Traverso et Spessa .....	( 77 )
沃罗诺壳二胞 <i>Ascochyta woronowiana</i> Siemaszko .....	( 78 )
大孢壳二胞 <i>Ascochyta boltshauseri</i> Saccardo .....	( 80 )
朝鲜槐壳二胞 <i>Ascochyta maackiæ</i> J. D. Sun et J. K. Bai .....	( 81 )
苦马豆壳二胞 <i>Ascochyta sphaerophysæ</i> Barbier .....	( 82 )
蚕豆壳二胞 <i>Ascochyta viciæ</i> Libert .....	( 83 )
芦荟壳二胞 <i>Ascochyta lobikii</i> Melnik .....	( 85 )
洋麻壳二胞 <i>Ascochyta hibisci-cannabini</i> Chochriakov .....	( 86 )
棉壳二胞 <i>Ascochyta gossypii</i> Sydow .....	( 87 )
锦葵生壳二胞 <i>Ascochyta malvicola</i> Saccardo .....	( 89 )

大麻壳二胞 <i>Ascochyta prasadii</i> Shukla et Pathak .....	( 90 )
葎草壳二胞 <i>Ascochyta humuli</i> Kabát et Bubák .....	( 91 )
桑壳二胞 <i>Ascochyta mori</i> R. Maire .....	( 92 )
丁香壳二胞 <i>Ascochyta eugeniae</i> (Young) P. K. Chi .....	( 94 )
车前壳二胞 <i>Ascochyta plantaginis</i> Saccardo et Spegazzini .....	( 95 )
商陆壳二胞 <i>Ascochyta phytolaccae</i> Saccardo et Scalia .....	( 96 )
荞麦壳二胞 <i>Ascochyta fagopyri</i> Bresadola .....	( 98 )
蓼生壳二胞 <i>Ascochyta polygonicola</i> Kabát et Bubák .....	( 99 )
大黄壳二胞 <i>Ascochyta rhei</i> Ellis et Everhart .....	( 101 )
报春花壳二胞 <i>Ascochyta primulae</i> Trail .....	( 102 )
乌头壳二胞 <i>Ascochyta aconitana</i> Melnik .....	( 103 )
银莲花壳二胞 <i>Ascochyta anemones</i> Kabát et Bubák .....	( 105 )
唐松草壳二胞 <i>Ascochyta thalictri</i> (Westendorp) Petrak .....	( 106 )
铁线莲壳二胞 <i>Ascochyta vitalbae</i> Bresadola et Hariot .....	( 107 )
山楂壳二胞 <i>Ascochyta crataegi</i> Fuckel .....	( 109 )
李壳二胞 <i>Ascochyta pruni</i> Kabát et Bubák .....	( 110 )
枇杷壳二胞 <i>Ascochyta eriobotryae</i> Voglino .....	( 112 )
苹果壳二胞 <i>Ascochyta mali</i> Ellis et Everhart .....	( 113 )
蔷薇生壳二胞 <i>Ascochyta rosicola</i> Saccardo .....	( 114 )
梔子壳二胞 <i>Ascochyta gardeniae</i> P. K. Chi .....	( 116 )
黄柏壳二胞 <i>Ascochyta phellodendri</i> Kabát et Bubák .....	( 117 )
花椒壳二胞 <i>Ascochyta zanthoxyli</i> J. D. Sun et J. K. Bai .....	( 118 )
杨生壳二胞 <i>Ascochyta populicola</i> Kabát et Bubák .....	( 119 )
柳生壳二胞 <i>Ascochyta salicicola</i> Passerini .....	( 120 )
泡桐壳二胞 <i>Ascochyta paulowniae</i> Saccardo et Brunchorst .....	( 122 )
地黄壳二胞 <i>Ascochyta molleriana</i> Winter .....	( 123 )
玄参壳二胞 <i>Ascochyta scrophulariae</i> Kabát et Bubák .....	( 124 )
辣椒壳二胞 <i>Ascochyta capsici</i> Bondartseva-Monteverde .....	( 126 )
曼陀罗壳二胞 <i>Ascochyta daturae</i> Saccardo .....	( 127 )
天仙子生壳二胞 <i>Ascochyta hyoscyamicola</i> P. K. Chi .....	( 128 )
枸杞壳二胞 <i>Ascochyta lycii</i> Rostrup .....	( 129 )
茄壳二胞 <i>Ascochyta melongenae</i> Padmanabhan .....	( 130 )
烟草壳二胞 <i>Ascochyta nicotianae</i> Passerini .....	( 132 )
酸浆壳二胞 <i>Ascochyta physalina</i> Saccardo .....	( 133 )
茄生壳二胞 <i>Ascochyta solanicola</i> Oudemans .....	( 134 )
番茄壳二胞 <i>Ascochyta lycopersici</i> Brunaud .....	( 135 )
假酸浆壳二胞 <i>Ascochyta nicandrae</i> J. D. Sun et J. K. Bai .....	( 137 )
黄麻壳二胞 <i>Ascochyta corchori</i> Hara .....	( 138 )
榆壳二胞 <i>Ascochyta ulmella</i> Saccardo .....	( 139 )



白芷壳二胞 <i>Ascochyta phomoides</i> Saccardo .....	(140)
柴胡壳二胞 <i>Ascochyta bupleuri</i> Thümen .....	(142)
欧当归壳二胞 <i>Ascochyta levistici</i> (Lebedeva) Melnik .....	(143)
缬草壳二胞 <i>Ascochyta valerianae</i> Smith et Ramsbottom .....	(144)
姜生壳二胞 <i>Ascochyta zingibericola</i> Punithalingam .....	(145)
爵床壳针孢 <i>Septoria acanthi</i> Thümen .....	(147)
槭壳针孢 <i>Septoria pseudoplatani</i> Robinson et Desmazières .....	(148)
木壳针孢 <i>Septoria araliae</i> Ellis et Everhart .....	(151)
细辛生壳针孢 <i>Septoria asaricola</i> Allescher .....	(152)
杠柳生壳针孢 <i>Septoria periplocicola</i> Y. L. Guo, G. Z. Lu et J. K. Bai .....	(153)
小檗壳针孢 <i>Septoria berberidis</i> Niessl .....	(155)
桦壳针孢 <i>Septoria betulae</i> (Libert) Westendorp .....	(156)
毛榛壳针孢 <i>Septoria corylina</i> Peck .....	(158)
肺草壳针孢 <i>Septoria pulmonariae</i> Saccardo .....	(160)
桔梗多隔壳针孢 <i>Septoria platycodonis</i> Sydow .....	(161)
党参壳针孢 <i>Septoria codonopsisidis</i> Ziling .....	(161)
棱介壳针孢 <i>Septoria lengyelii</i> Moesz .....	(163)
六道木壳针孢 <i>Septoria abeliae</i> Byzova .....	(165)
石竹壳针孢 <i>Septoria dianthi</i> Desmazières .....	(166)
豚草生壳针孢 <i>Septoria ambrosicola</i> Spegazzini .....	(169)
翠菊壳针孢 <i>Septoria callistephi</i> Gloyer .....	(171)
莴苣壳针孢 <i>Septoria lactucae</i> Passerini .....	(172)
苍耳壳针孢 <i>Septoria xanthii</i> Desmazières .....	(174)
红花壳针孢 <i>Septoria carthami</i> Murashkinsky .....	(175)
三七草壳针孢 <i>Septoria gynurae</i> Katsuki .....	(176)
苦苣菜壳针孢 <i>Septoria sonchifolia</i> Cooke .....	(178)
蒲公英壳针孢 <i>Septoria taraxaci</i> Hollós .....	(179)
暗紫壳针孢 <i>Septoria atro-purpurea</i> Peck .....	(181)
菊壳针孢 <i>Septoria chrysanthemi</i> Allescher .....	(183)
止痢蚤草壳针孢 <i>Septoria dysentericae</i> Brunaud .....	(186)
蓝刺头壳针孢 <i>Septoria echinopsis</i> Săvulescu et Sandu .....	(187)
飞蓬壳针孢 <i>Septoria erigerontea</i> Peck .....	(188)
向日葵壳针孢 <i>Septoria helianthi</i> Ellis et Kellerman .....	(190)
山柳菊生壳针孢 <i>Septoria hieracicola</i> Dearness et House .....	(191)
一枝黄花壳针孢 <i>Septoria virgaureae</i> (Libert) Desmazières .....	(192)
蒿壳针孢 <i>Septoria artemisiae</i> Passerini .....	(193)
薊壳针孢 <i>Septoria cirsii</i> Niessl .....	(195)
毛莲菜生壳针孢 <i>Septoria picridicola</i> Unamuno .....	(197)

甜叶菊壳针孢 <i>Septoria steviae</i> Ishiba, Yokoyama et Tani	(198)
旋花壳针孢 <i>Septoria convolvuli</i> Desmazières	(200)
木生壳针孢 <i>Septoria cornicola</i> Desmazières	(202)
瓜角斑壳针孢 <i>Septoria cucurbitacearum</i> Saccardo	(204)
薯蓣生壳针孢 <i>Septoria dioscoricola</i> G. Z. Lu et J. K. Bai	(206)
蓝盆花生壳针孢 <i>Septoria scabiosicola</i> Desmazières	(207)
胡颓子壳针孢 <i>Septoria elaeagni</i> (Chevallier) Desmazières	(208)
孤生壳针孢 <i>Septoria solitaria</i> Ellis et Everhart	(209)
小孢壳针孢 <i>Septoria microspora</i> Spegazzini	(211)
老鹳草壳针孢 <i>Septoria geranii</i> Roberge ex Desmazières	(212)
小麦壳针孢 <i>Septoria tritici</i> Roberge et Desmazières	(214)
玉蜀黍壳针孢 <i>Septoria zae</i> Stout	(217)
玉米壳针孢 <i>Septoria maydis</i> Schulzer et Saccardo	(218)
颖枯壳针孢 <i>Septoria nodorum</i> Berkeley	(219)
大麦壳针孢 <i>Septoria passerinii</i> Saccardo	(221)
活血丹壳针孢 <i>Septoria glechomae</i> Hirayama	(223)
薄荷壳针孢 <i>Septoria menthae</i> (Thümen) Oudemans	(224)
紫苏壳针孢 <i>Septoria perillae</i> Miyake	(225)
糙苏壳针孢 <i>Septoria phlomidis</i> Moesz	(227)
风轮菜壳针孢 <i>Septoria clinopodii</i> Allescher	(228)
野芝麻壳针孢 <i>Septoria lamii</i> Passerini	(229)
华香壳针孢 <i>Septoria lophanthi</i> Winter	(231)
香茶菜壳针孢 <i>Septoria plectranthi</i> Miura	(232)
骆驼刺壳针孢 <i>Septoria alhagiae</i> Ahmad	(234)
锦鸡儿壳针孢 <i>Septoria caraganae</i> Hennings	(234)
大豆褐纹壳针孢 <i>Septoria glycines</i> Hemmi	(236)
黄芪壳针孢 <i>Septoria serebrianikowii</i> Saccardo	(238)
鞭状壳针孢 <i>Septoria flagellifera</i> Ellis et Everhart	(239)
苜蓿壳针孢 <i>Septoria medicaginis</i> Robinson et Desmazières	(240)
菜豆壳针孢 <i>Septoria phaseoli</i> Maublanc	(241)
洋槐壳针孢 <i>Septoria robiniae</i> (Libert) Desmazières	(243)
葱壳针孢 <i>Septoria allii</i> Moesz	(245)
藜芦壳针孢 <i>Septoria sublineolata</i> Thümen	(246)
木槿壳针孢 <i>Septoria hibisci</i> Saccardo	(248)
蝙蝠葛壳针孢 <i>Septoria menispermi</i> Thümen	(249)
大麻壳针孢 <i>Septoria cannabis</i> (Lasch) Saccardo	(251)
枹壳针孢 <i>Septoria orni</i> Passerini	(252)
丁香壳针孢 <i>Septoria syringae</i> Saccardo et Spegazzini	(254)
山桃草壳针孢 <i>Septoria gaurina</i> Ellis et Kellerman	(255)

月见草壳针孢 <i>Septoria oenotherae</i> Westendorp .....	(256)
白屈菜壳针孢 <i>Septoria chelidonii</i> Desmazières .....	(258)
海桐花壳针孢 <i>Septoria pittospori</i> Brunaud .....	(259)
天蓝绣球壳针孢 <i>Septoria phlogis</i> Saccardo et Spegazzini .....	(260)
蓼属壳针孢 <i>Septoria polygonorum</i> Desmazières .....	(262)
珍珠菜壳针孢 <i>Septoria lysimachiae</i> (Libert) Westendorp .....	(264)
大孔壳针孢 <i>Septoria macropora</i> Saccardo .....	(266)
铁线莲壳针孢 <i>Septoria clematidis-flammulae</i> Roumeguère .....	(268)
黄莲壳针孢 <i>Septoria coptidis</i> Berkeley et Curtis .....	(269)
毛茛壳针孢 <i>Septoria ficariae</i> Desmazières .....	(270)
狼毒乌头壳针孢 <i>Septoria lycocconi</i> Spegazzini .....	(272)
药鼠李壳针孢 <i>Septoria rhamni-catharticae</i> Cesati .....	(274)
梨生壳针孢 <i>Septoria piricola</i> Desmazières .....	(276)
蔷薇壳针孢 <i>Septoria rosae</i> (Libert) Desmazières .....	(278)
龙芽草生壳针孢 <i>Septoria agrimoniicola</i> A. Bondartsev .....	(280)
委陵菜壳针孢 <i>Septoria tormentillae</i> Desmazières et Robinson .....	(281)
草莓壳针孢 <i>Septoria fragariae</i> (Libert) Desmazières .....	(283)
悬钩子壳针孢 <i>Septoria rubi</i> Westendorp .....	(284)
山楂壳针孢 <i>Septoria crataegi</i> Kickx .....	(286)
水杨梅壳针孢 <i>Septoria gei</i> Robinson ex Desmazières .....	(287)
猪殃殃壳针孢 <i>Septoria cruciatae</i> Robinson et Desmazières .....	(289)
拉拉藤壳针孢 <i>Septoria galiorum</i> Ellis .....	(291)
杨生壳针孢 <i>Septoria populicola</i> Peck .....	(292)
柳生壳针孢 <i>Septoria salicicola</i> (Fries) Saccardo .....	(294)
白斑壳针孢 <i>Septoria albicans</i> Ellis et Everhart .....	(296)
茶藨子壳针孢 <i>Septoria ribis</i> (Libert) Desmazières .....	(297)
婆婆纳壳针孢 <i>Septoria veronicae</i> Desmazières .....	(300)
玄参壳针孢 <i>Septoria scrophulariae</i> Peck .....	(301)
毛地黄壳针孢 <i>Septoria digitalis</i> Passerini .....	(303)
欧白英壳针孢 <i>Septoria dulcamarae</i> Desmazières .....	(304)
番茄壳针孢 <i>Septoria lycopersici</i> Spegazzini .....	(306)
榆壳针孢 <i>Septoria ulmi</i> Ellis et Everhart .....	(307)
胡萝卜壳针孢 <i>Septoria carotae</i> Nagorny .....	(310)
芹菜生壳针孢 <i>Septoria apiicola</i> Spegazzini .....	(311)
柴胡壳针孢 <i>Septoria bupleuri</i> Desmazières .....	(313)
积雪草壳针孢 <i>Septoria centellae</i> Winter .....	(314)
白芷壳针孢 <i>Septoria dearnessii</i> Ellis et Everhart .....	(315)
岩凤壳针孢 <i>Septoria libanotidis</i> Diedicke .....	(316)
茴芹壳针孢 <i>Septoria pimpinellae-saxifragae</i> Săvulescu et Sandu .....	(318)

变豆菜壳针孢 <i>Septoria saniculæ</i> Ellis et Everhart .....	( 319 )
防风壳针孢 <i>Septoria saposhnikoviae</i> G . Z . Lu et J . K . Bai .....	( 319 )
缬草壳针孢 <i>Septoria valerianæ</i> Saccardo et Fautrey .....	( 321 )
堇菜壳针孢 <i>Septoria violæ</i> Westendorp .....	( 323 )
蛇葡萄壳针孢 <i>Septoria ampelina</i> Berkeley et Curtis .....	( 325 )
附录 未研究的国内已报道的种名 .....	( 327 )
参考文献 .....	( 332 )
索引 .....	( 336 )
寄主汉名索引 .....	( 336 )
真菌汉名索引 .....	( 345 )
寄主学名索引 .....	( 350 )
真菌学名索引 .....	( 362 )

图版

# 绪 论

壳二胞属 (*Ascochyta*) 和壳针孢属 (*Septoria*) 是球壳孢目中的两个大属, 种类多, 分布广泛, 是引起植物的叶、茎和根部病害的重要病原菌。

## 经济重要性

球壳孢目 (Sphaeropsidales) 真菌中的壳二胞属和壳针孢属, 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, 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、产量及品质, 给农业生产和人民生活带来损失。如引起棉花茎枯病的棉壳二胞 (*Ascochyta gossypii* Syd.), 蚕豆褐斑病的蚕豆壳二胞 (*Ascochyta fabae* Speg.), 桑褐纹病的桑生壳二胞 (*Ascochyta moricola* Ber.), 花生叶斑病的落花生壳二胞 (*Ascochyta arachidis* Woronich), 小麦颖枯病的颖枯壳针孢 (*Septoria nodorum* Berk.), 芹菜斑枯病的芹菜生壳针孢 (*Septoria apiicola* Speg.) 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。

## 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。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, 盂形, 烧瓶形, 盾形或半球形。单生, 聚生于真子座或假子座里。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, 干孢子或黏孢子。

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)。1884 年, 他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) 里分 4 个科: 球壳孢科 (Sphaerioideae)、鲜壳孢科 (Nectrioideae)、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*）。在划分属级分类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 采用的种名几乎是完全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：*Pycnidiaceae* 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 *Ascochyta* 和 *Phoma* 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（*Phialidales*）、瓶梗孢子器亚目（*Phialopycnidiineae*）中的无性属。Sutton 将部分 *Phyllosticta* 种类归入 *Phoma* 属。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（the 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。

## 壳二胞属

*Ascochyta* Libert, Pl. Crypt. Ard. Fasc. 1: 8, 1830.

*Ascoxyta* Libert, Mem. Soc. Sci. Agric. Lille, 1829~1830: 175, 1831.

*Ascochyta* Libert, sect. Stagonosporioides Zherbele, Trudy vses Inst. Zashch. Rast., 9: 20, 1971.

模式种：*Ascochyta pisi* Libert

菌丝埋生，分枝，有隔膜，无色至淡褐色；载孢体分生孢子器状，叶两面生，散生，球形，褐色，埋生，单腔室，薄壁，壁细胞多角形，孔口居中，圆形，周围细胞色深，微具乳突；分生孢子梗无；产孢细胞为内壁芽生瓶梗式 (eb-ph)，有限生长，离生，桶状，葫芦状，瓶形，无色，光滑，形成于分生孢子器的内壁上；分生孢子卵圆形，椭圆形，两端钝圆或微尖细，无色，有时具淡色，中间一个隔膜，无缢缩或缢缩，薄壁，光滑，有或无油滴。

该属多数种类尚未发现有性阶段，已发现的少数种类的有性阶段属于子囊菌亚门的座囊菌目 (Dothideales) 的球腔菌科 (Mycosphaerellaceae) 中的球腔菌属 (*Mycosphaerella*)、亚隔孢壳菌属 (*Didymella*)，小球腔菌科 (Leptosphaeriaceae) 中的小球腔菌属 (*Leptosphaeria*)。

*Ascochyta* Lib. 属是 Mile Libert (1830) 建立的，当时属名拼写为 *Ascoxyta* Lib.。Libert 称分生孢子为小子囊，将分生孢子的两个细胞的内含物称为球形孢子，以 *Ascochyta pisi* 作为该属的模式种。

Link (1833) 将属名改正为 *Ascochyta*，Libert (1837) 接受了这一名称修正，并一直沿用至今。Link (1833)、Corda (1842)、Rabenhorst (1844) 和 Bonorden (1851) 等人都沿用 Libert 的分生孢子似小子囊和分生孢子的细胞内含物为球形孢子的描述。

Leveille (1849) 正确地描述 *Ascochyta* 属的特征为：分生孢子卵球形至线形，单胞或有隔膜，Saccardo 于 1875、1878 和 1884 年数次修正 *Ascochyta* 属的特征为精细胞卵形或椭圆形，一个隔膜。其他一些真菌学家如 Allescher (1889, 1890)、Lindau (1900)、Davis (1919) 和 Clements 和 Shear (1931) 都同意对该属的修订和描述。

Tassi (1902) 另提出一个 *Ascochyttella* 属，在该属内包括了 *Ascochyta* 属中分生孢子有色的部分种类，但 Saccardo (1906) 不承认该属，他 (1913) 后来却用该属的名称作为 *Ascochyta* 两个部分之一的属名。

I *Eu-Ascochyta* 分生孢子无色

II *Ascochyttella* Tassi 分生孢子浅色

Potebnia (1907) 又建立一个新属 *Ascochyntula*, 作为 *Ascochyta* 的亚属。该亚属包含 *Ascochyta* 属中分生孢子微具颜色的部分种类。Diedicke (1912、1915) 承认 *Ascochyntella* 和 *Ascochyntula* 作为独立的两个属, 此两属都包含 *Ascochyta* 属中分生孢子有色的种类, 两属的区别如下。

*Ascochyntella*: 分生孢子器壁由假薄壁组织构成, 分生孢子纺锤形。

*Ascochyntula*: 分生孢子器壁由薄壁组织构成, 分生孢子两端圆形。

Davis (1919) 不承认这两个属, 但 Höhnel (1923) 赞同 Diedicke 分为两个独立的属。Pettrak (1925) 认为 Diedicke 的分类没有价值, 因为器壁是否是薄壁组织这一特性是不稳定的, 这种用作属间相互区别的特征, 常在同一种内混合发生。Grove (1935) 赞同将 *Ascochyntula* 独立为属, 但不承认 *Ascochyntella*, 虽然 *Ascochyntella* 比 *Ascochyntula* 命名的时间更早。Clements 和 Shear (1931) 认为 *Ascochyntella*、*Ascochyntula* 和 *Pseudodiplodia* 独立为属是错误的, 它们均是 *Ascochyta* 的同物异名。同样, Trotter (1931) 也不承认前两个属, 但他将这两个属作为 *Ascochyta* 属的两个部分保留下来。

I *Eu-Ascochyta*

II *Ascochyntella* (Tass.) Died.

III *Ascochyntula* (Pot.) Died.

Petrak (1934) 仍保留 *Ascochyntella* 属名。Dickinson 和 Morgan-Jones (1946) 全面研究了 *Ascochyntula* 的模式种 *A. obiones* (Jaap) Died. 后, 认为该种可与 *Ascochyta pisi* 区别开来, 前者器壁厚由两层组成。Melnik (1977) 赞同 Pettrak (1925、1953) 将 *Ascochyta* 属中的几个分生孢子带有浅黄色或黄褐色种类放到 *Pseudodiplodia* (Karst.) Sacc. 属中。Punithalingam (1979) 研究了发生在禾本科上的 *Ascochyta* 后指出, 器壁从薄壁至厚壁, 孢子从无色、浅黄色至黄褐色, 这些分类特征在禾本科植物上的 *Ascochyta* 的种类有一个完全的分布, 因此, 他认为 *Ascochyntella*、*Ascochyntula* 和 *Pseudodiplodia* 独立为属是多此一举。

此外, 与 *Ascochyta* 相近的属尚有 *Diplodina*、*Diplodinula*、*Apiocarpella*、*Stagonosporopsis* 和 *Macrodiplodia*。

*Diplodina* 是 Westendrop (1857) 建立的。模式种是 *D. salicis*, 分生孢子无色, 纺锤形, 中间一个横隔膜, 并绘了图。后来 Saccardo (1884) 承认了该属名, 并对该属作了进一步修订补充。Lindau (1900)、Allescher (1900) 同意 Saccardo 的描述, 并试图将 *Ascochyta* 属的某些种分到 *Diplodina* 属中, 但没有成功, 因为两者从形态上是难以区别的。

*Diplodinula* 是 Tassi (1902) 建立的, 并提出一个区别 *Ascochyta* 和 *Diplodina* 的检索表。

*Ascochyta* 生于叶上, 分生孢子小于 15  $\mu\text{m}$ 。

*Diplodinula* 生于茎上, 分生孢子小于 15  $\mu\text{m}$ 。

*Diplodina* 生于茎、叶上, 分生孢子大于 15  $\mu\text{m}$ 。

Diedicke (1912) 和 Buchwald (1939) 用发生部位来区别 *Ascochyta* 和 *Diplodina*, 但 Pettrak (1925) 认为这样的分类依据和标准是不合实际的。Punithalingam (1979) 认为发生于禾本科植物上的 *Diplodina* 的种类是无法与 *Ascochyta* 相互区别的。



*Apiocarpella* 是 Sydow (1919) 建立的, 用来代替 Spegazzini (1910) 提出的 *Apiosporella*, 因为 *Apiosporella* Spegazzini 与一个子囊菌的属名 *Apiosporella* Höhnel 同名异物, 故改用 *Apiocarpella* 属名。Clements 和 Shear (1931) 认为 *Apiocarpella* 不同于 *Ascochyta*。Trotter (1931)、Whemeyer (1946) 和 Sprague (1950) 承认并保留了该属名, 因为它的分生孢子具有不等隔膜, 1971 年 Melnik 提出 *Apiocarpella* 是 *Ascochyta* 的同物异名, 并将 *Apiocarpella macrospora* Speg. 修正为 *Ascochyta macrospora* (Speg.) Melnik 的新组合, 但后来 Melnik (1976、1977) 改变了他的决定, 同意保留 *Apiocarpella* 这个属名。而 Punithalingam (1979) 研究了禾本科植物上的 *Ascochyta* 之后, 认为在某些 *Ascochyta* 种类中存在着不同程度的不等隔膜, 从中间隔膜到近中间隔膜, 以至明显的不等隔膜没有一个明显的界限, 因而认为 *Apiocarpella* 是 *Ascochyta* 的同物异名。

*Stagonosporopsis* 是 Diedicke (1912) 建立的, 包含形态特征属于 *Ascochyta* 和 *Stagonospora* 的中间种类。Höhnel (1923)、Trotter (1931)、Grove (1935) 和 Buchwald (1939) 承认了该属, 但 Petrak (1925)、Clements 和 Shear (1931) 及 Sprague (1950) 还是将该属归为 *Ascochyta*, 是其同物异名。

*Macrodiplodina* 是 Petrak (1962) 建立的, 包括 *Ascochyta* 中那些具有巨大分生孢子的种类, 即分生孢子超过  $40 \times 10 \mu\text{m}$  的种类。但 Punithalingam (1979) 认为, 这种分生孢子大小作为分属的标准还无先例, 因此, 将它降为 *Ascochyta* 的同物异名。

Sprague (1950)、Sprague 和 Johnson (1950) 修正了北美洲发生在禾本科植物上的 *Ascochyta*, 认为 *Ascochyta tella*、*Ascochyta tula*、*Diplodina* 和 *Stagonosporopsis* 在谷物和杂草上的种都应合并到 *Ascochyta* 属里去, 但应该保留 *Apiocarpella* 属名。

根据目前收集的文献资料统计, 全世界已报道的 *Ascochyta* 约有 1000 余种, 当然其中有的是同物异名, 有的是复合大种, 甚至有的是错误的。Sprague 和 Johnson (1950) 报告北美洲的谷物和杂草上的 *Ascochyta* 属有 12 个种, Polosova (1969) 报道列宁格勒地区禾本科植物上有 *Ascochyta* 10 个种, 其中有 4 个新种。Melnik (1977) 报道了 *Ascochyta* 328 种, 分布于 102 个寄主植物科里, 其中以豆科上的最多有 22 种, 其次是禾本科、伞形科、百合科、蓼科、菊科等, 见表 1。1979 年 Punithalingam 在其专著中报道了禾本科植物上有 79 种。据 Ainsworth 和 Bisby 的 *Dictionary of the Fungi* (第七版, 1983; 第八版, 1995), 全世界已报告的 *Ascochyta* 属有 350 余种。

国内最早报道 *Ascochyta* 引起植物病害的是日本人三宅市郎 (1913) 报道 1 个种, 以后朱凤美 (1927) 报道 2 种, 三浦道哉 (1928) 报道 5 种, 朱健人 (1941) 报道 5 种, 戴芳澜 (1941~1958) 报道 6 种, 泽田兼吉 (1943) 在台湾省报道 17 种, 以及俞大绂、邓叔群、岩垂悟等人相继报告我国的 *Ascochyta* 多种。此后, 1966 年戚佩坤、白金铠和朱桂香在《吉林省栽培植物真菌病害志》中报道吉林省发生的 *Ascochyta* 有 59 种, 其中有 5 个新种和 1 个未定种。戴芳澜 (1979) 在《中国真菌总汇》中收录我国已报道的 *Ascochyta* 有 82 种, 分布在 33 科 83 属 117 种植物上 (表 1)。孙树权等 (1990) 在《山西经济植物真菌病害志》中记录 14 种。蔡云鹏等 (1991) 在《台湾植物病害名汇》中记录 21 种。戚佩坤等 (1994) 在《广东省栽培药用植物真菌病害志》中记录有 13 种。这个数目与我国的地理环境和植物种类分布相距甚远。

表 1 *Ascochyta* 种类在寄主 (科) 上的分布 (Melmik)

科	种数	科	种数
Aceraceae	4	Loasaceae	2
Actinidiaceae	1	Magnoliaceae	2
Alismataceae	2	Malvaceae	3
Amaranthaceae	1	Menyanthaceae	1
Anacardiaceae	2	Moraceae	7
Apocynaceae	3	Myrtaceae	1
Araceae	5	Nyctaginaceae	1
Araliaceae	2	Oleaceae	8
Aristolochiaceae	3	Onagraceae	3
Asclepiadaceae	1	Paeniaceae	1
Balsaminaceae	1	Palmae	1
Basellaceae	1	Papaveraceae	5
Begoniaceae	1	Pedaliaceae	1
Berberidaceae	3	Pinaceae	1
Betulaceae	2	Pittosporaceae	1
Boraginaceae	1	Plantaginaceae	1
Bryophytaceae	1	Plumbaginaceae	3
Burseraceae	1	Polemoniaceae	2
Buxaceae	1	Polygalaceae	1
Calycanthaceae	1	Polygonaceae	12
Campanulaceae	4	Primulaceae	2
Caprifoliaceae	7	Pteridaceae	1
Caricaceae	1	Ranunculaceae	9
Caryophyllaceae	5	Resedaceae	1
Celastraceae	2	Rhamnaceae	3
Chenopodiaceae	8	Rosaceae	6
Compositae	10	Rubiaceae	4
Convolvulaceae	3	Salicaceae	4
Crassulaceae	2	Santalaceae	1
Cruciferae	7	Sapindaceae	1
Cucurbitaceae	2	Sapotaceae	1
Cuperaceae	5	Saxifragaceae	2
Dioscoreaceae	2	Scrophulariaceae	5
Dipsacaceae	1	Selaginellaceae	1
Equisetaceae	1	Simaroubaceae	1
Euphorbiaceae	5	Solanaceae	7
Fagaceae	2	Spargniaceae	1
Gentianaceae	2	Staphyleaceae	1
Geraniaceae	1	Tamaricaceae	1
Gramineae	18	Theaceae	1
Hippocastanaceae	1	Thymelaeaceae	1
Hydrocharitaceae	2	Tiliaceae	1
Hydrophyllaceae	2	Typhaceae	1
Iridaceae	2	Ulmaceae	2
Juglandaceae	2	Umbelliferae	12
Juncaceae	4	Urticaceae	3
Labiatae	6	Vacciniaceae	2
Lardizabalaceae	1	Valerianaceae	2
Leguminosae	22	Verbenaceae	1
Liliaceae	12	Violaceae	3
Linaceae	1	Zygophyllaceae	2

## 壳针孢属

*Septoria* Saccardo, Syll. Fung., 3:474, 1884.

*Septoria* Fries, Syst. Myc., 1:60, 1821, nom. rej.

*Septoria* Fries, Syst. Orbis Veg., 119, 1825, nom. rej.

? *Spilosphaeria* Rabenhorst, Bot. Z., 15:173, 1857.

模式种: *Septoria cytisi* Desmazières

菌丝埋生，分枝，具隔膜，淡褐色；载孢体分生孢子器状，散生或聚生，但不愈合；球形，具乳突或无，褐色，薄壁，壁细胞淡褐色，多角形，内壁常具较小的细胞；孔口处色深，厚壁，单个，圆形，居中；分生孢子梗无；产孢细胞全壁芽生产孢，合轴式延伸 (hb-sy)，有限或无限生长，每个产孢点上有宽、平和薄的胞痕，无色，光滑，瓶状，桶形或葫芦形至短筒形；分生孢子无色，多隔膜，丝状，光滑，隔膜处无缢缩或缢缩，直或弯曲，常弯曲呈蠕虫状，多数具有油球。

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的疔座霉属 (*Polystigma*)、球腔菌属 (*Mycosphaerella*)、小球腔菌属 (*Lep-sphaeria*)，其中以球腔菌和小球腔菌两属居多。

Fries (1819) 首先创立了 *Septoria* 属名，当时的模式种是 *S. ulmi* Fr.，其特征描述很简单，分生孢子圆筒形，纺锤形，分隔。因该属名是在规定的半知菌国际植物命名法规有效日期 1828 年之前，将 *Septoria* Fries 这个属名作为无效属名处理。1828 年 Fries 重新描述了该属：分生孢子器单室，分生孢子圆筒形，分隔，无色，以不规则的孢子角突出于外，并列了 *S. ulmi*、*S. oxyacanthae* 及 *S. fraxini*。1829 年他又增加了 *S. rosae* Desm. 和 *S. heraclei* Desm.。

现在的 *Septoria* 属概念主要依据 Saccardo (1884) 修订的概念为基础，描述其特征是：病斑生于叶、叶鞘和茎上；分生孢子器表生，稍微突出，球形至透镜状，黄褐色，有喙状突起，具薄壁组织，外壁由一层到几层多角形的褐色细胞组成，内壁为近无色至无色，其上着生分生孢子梗；分生孢子无色或绿色，长形，无隔膜至多个隔膜，多数孢子的长度至少十倍于宽度，正直、弯曲、纺锤形、线形。在马铃薯葡萄糖琼脂 (PDA) 上产生黏液质、糠秕状或近棉絮状的菌落。1935 年 Grove 又详细补充描述了 *Septoria* Sacc. 属的概念。

继 Fries 之后，Wallroth (1833) 建立一个与 *Septoria* 相近的壳丰孢属 (*Phleospo-ra*)，该属的分生孢子器发育不完全，薄壁，顶端无突起，分生孢子纺锤形——杆状，具 2 至多个隔膜，并将 Fries 定名的一些 *Septoria* 种被划归在 *Phleospo-ra* 属中去。Diedicke (1912) 不承认 *Phleospo-ra* 属，认为该属是介于 *Septoria* 和 *Cylindrosporium* 之间。而 Maire (1935) 则建议保留 *Phleospo-ra* 废弃 *Septoria*。Wakefield (1940) 对 *Septo-ria* 进行了综合讨论，建议保留 *Septoria*，她认为 *Septoria* Sacc. 不同于 *Septoria* Fries，后一属名与 *Phleospo-ra* 属均属异名。Grove (1944) 和 Wakefield (1940) 一致认为应保留 *Septoria* Sacc.。

Desmazieres (1786~1862) 建立了 *Phlyctaena* (*Phlyctema*) 属名，其特征为：分生

孢子器近表皮生，突出，发育不全，近船形。Saccardo 描述其分生孢子为长纺锤形至线形。Bender (1934) 描述其分生孢子为棍棒形，在茎上产生分生孢子器。Grove (1935) 描述其分生孢子为线形至长纺锤形，端部窄或弯曲成钩状。尽管该属同 *Septoria* 形态相近，但这是一个有争议的属。

Durieu 和 Montagne (1846) 从 *Septoria* 属中分出 3 部分：*Euseptoria* Dur. et Mont. 分生孢子分隔，近棍棒形；*Ascospora* Fries 分生孢子圆筒形；*Rhabdospora* Dur. et Mont. 分生孢子线形。Castagne (1851) 承认这 3 个属。应当指出 Durieu 和 Montagne (1846) 将 *Septoria* 划分为 3 个属，其中 *Ascospora* Fr. 与一个子囊菌属名重复，认为是不正确的。此外 Durieu 和 Montagne (1846~1849) 将生在木本植物上的 *Septoria* 种包括在 *Rhabdospora* Dur. et Mont. 中去。Grove (1935) 根据孢子器壁为厚的拟薄壁组织的特点，保留了 *Rhabdospora* 属名。而 Saccardo (1882~1931) 认为 *Phleospora* 和 *Septoria* 同是一个属，在 *Septoria* 属下又分 4 个亚属：*Euseptoria* 具有典型的分生孢子器和细长的分生孢子；*Phleospora* 分生孢子器暗色，分生孢子较宽；*Phlyctaena* 分生孢子器发育不完全，呈缝隙状开裂；*Rhabdospora* 在茎上形成分生孢子器，无病斑，分生孢子器球形，有喙状突起。后来 Saccardo 将从 *Septoria* 属里分出来的 *Phleospora* 转移到黑盘孢目 (Melanconiales) 中去。Potebnia (1897) 认为 *Phleospora* 和 *Septoria* 两属的主要区别在于分生孢子器的发育程度，很多种在幼龄阶段的形态特征适合于 *Phleospora* 属的特征，发育到后期形态特征则符合 *Septoria*。Diedecke (1912) 认为，按广义而言，根据分生孢子器的结构 *Septoria* 属不仅包括那些孔口发育很好的类型，也包括那些在孢子器顶部广泛敞开的类型，在研究 *Septoria* 与 *Phleospora* 和 *Cylindrosporium* 相互关系时，认为 *Phleospora* 属是人为建立的属，因此，将子实体具孔口的种归入 *Septoria* 属里，将顶端完全敞开的种归入 *Cylindrosporium* 属。

Bubák (1913) 将 *Phleospora* 从 *Septoria* 属中分出来，转移到黑盘孢目中作为一个属，将 *Septoria* 留在球壳孢目中，将其中孢子器顶端开放的种都移入 *Phleospora* 属里，归入黑盘孢目。Grove (1935) 认为 *Phleospora* 和 *Septoria* 主要区别是前者的分生孢子器壁发育不完整呈类似盘状，将其归入黑盘孢目，但他还是将 *Phlyctaena* (*Phlyctema*) 保留在球壳孢目里。Vasilefski 和 Karakulin (1937~1956) 认为 *Phleospora* 及其相近的属的最终位置，应在合理的修改 *Septoria* 之后，但他仍将 *Phleospora* 属放在黑盘孢目中。而 Sprague (1944) 认为应保留 *Septoria* Sacc. 和 *Phleospora* Wal. 为 2 个不同属名。Sutton (1980) 将 *Phleospora* 属放在全壁芽殖亚纲 (Holoblastomycetidae)、芽殖目 (Blastales) 的芽殖子座亚目 (Blastostromatineae) 里。而 *Septoria* 则置于芽殖孢子器亚目 (Blastopycnidiineae) 的不同亚目中。

丝状孢子是 *Septoria* 典型的特征，它与双孢孢子组 (Didymosporae) 的 *Ascochyta* 和多隔孢子组 (Phragmosporae) 中的 *Stagonospora* 区分开来。*Septoria* 孢子窄细，不像 *Ascochyta* 和 *Stagonospora* 的孢子宽。Sprague (1944) 研究了文献记载的在禾本科植物上的 *Stagonospora*、*Ascochyta*、*Phyllosticta* 和 *Septoria* 的许多种的孢子大小，发现典型的 *Stagonospora* 属的孢子多呈圆筒形，长宽比例在 3~8 倍，而 *Septoria* 属中的孢子长度至少是宽度的 10 倍。

目前全世界已报告的 *Septoria* 属有 2000 种以上，其中有些种是同物异名。除了

Saccardo (1884~1972) 的 *Syllogae Fungorum* 巨著及 Oudemans 的 *Enumeratio* 中描述了大量的 *Septoria* 种外, Grove (1935) 描述了 *Septoria* 241 种; Sprague (1944, 1959) 报告北美谷物和杂草上的 *Septoria* 49 种; Teterovnikova-Babayana (1962) 记载亚美尼亚植物上的 *Septoria* 155 种, Radulescu 等 (1973) 报道罗马尼亚的 *Septoria* 399 种, 三浦道哉 (1928) 报道中国东北地区 *Septoria* 48 种; 戚佩坤、白金铠和朱桂香等 (1966) 报告吉林省的 *Septoria* 87 种; 戴芳澜 (1979) 在《中国真菌总汇》中记载中国的 *Septoria* 属有 179 种, 孙树权等 (1990) 在《山西经济植物真菌病害志》记载有 20 种, 蔡云鹏等 (1991) 在《台湾植物病害名汇》中记载有 46 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 8 种。

从全世界报告的 *Septoria* 属类群看出, 该属不仅分布的地理区域广泛, 寄主植物分布也特别广泛, 其中以石竹科 (Caryophyllaceae)、菊科 (Compositae)、禾本科 (Gramineae)、唇形科 (Labiatae)、豆科 (Leguminosae)、蔷薇科 (Rosaceae)、伞形科 (Umbelliferae) 上寄生的 *Septoria* 种类较多, 见表 2。

表 2 *Septoria* 种类在寄主 (科、属、种) 上的分布 (Radulescu et al.)

植 物			<i>Septoria</i>	植 物			<i>Septoria</i>
科	属	种		科	属	种	
Aceraceae	1	4	4	Ephedraceae	1	1	1
Anacardiaceae	1	1	2	Ericaceae	3	3	3
Apocynaceae	2	2	2	Euphorbiaceae	1	10	5
Aquifoliaceae	1	1	1	Fagaceae	3	7	3
Araceae	2	3	2	Gentianaceae	3	6	4
Araliaceae	1	1	1	Geraniaceae	1	7	3
Aristolochiaceae	1	1	2	Gramineae	21	42	32
Asclepiadaceae	2	4	4	Hippocrateaceae	1	1	4
Balsaminaceae	1	2	2	Hypericaceae	1	3	1
Berberidaceae	1	9	1	Iridaceae	1	2	1
Betulaceae	2	2	3	Juncaceae	2	3	3
Boraginaceae	1	1	1	Labiatae	19	40	27
Campanulaceae	3	6	5	Leguminosae	14	25	22
Cannabinaceae	2	2	3	Liliaceae	9	12	12
Caprifoliaceae	3	4	4	Linaceae	1	1	1
Caryophyllaceae	11	45	24	Lobeliaceae	1	1	1
Celastraceae	1	2	2	Lythraceae	1	2	1
Compositae	37	71	54	Malvaceae	2	4	3
Convolvulaceae	2	4	4	Oleaceae	2	2	2
Cornaceae	1	5	2	Onagraceae	4	6	3
Crassulaceae	1	1	1	Orchidaceae	4	8	2
Cruciferae	5	12	5	Papaveraceae	1	1	1
Cucurbitaceae	3	5	1	Phytolaccaceae	1	1	1
Cyperaceae	2	10	7	Pirolaceae	1	1	1
Dipsacaceae	4	21	5	Pittosporaceae	1	1	1
Elaeagnaceae	1	1	2	Plantaginaceae	1	4	4

植 物			Septoria	植 物			Septoria
科	属	种		科	属	种	
Polemoniaceae	2	9	3	Saxifragaceae	4	8	5
Polygalaceae	1	1	1	Scrophulariaceae	6	17	7
Polygonaceae	3	11	5	Solanaceae	3	4	4
Polypodiaceae	1	1	1	Thymelaeaceae	1	1	1
Primulaceae	3	4	5	Tiliaceae	1	1	1
Ranunculaceae	8	20	13	Umbelliferae	19	31	27
Rhamnaceae	1	1	1	Urticaceae	2	3	2
Rosaceae	19	32	19	Valerianaceae	2	3	2
Rubiaceae	3	13	4	Verbenaceae	1	1	1
Rutaceae	2	2	2	Violaceae	1	4	1
Salicaceae	2	14	5	Vitaceae	1	3	3
合 计				74	278	399	598

## 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 (host-plants) 或在寄主植物上侵害部位的一致性 (identify of host itself) 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，*Ascochyta* 和 *Septoria* 的寄生性强弱也不尽相同。*Septoria* 较 *Ascochyta* 寄生性强，因此，二者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。Boerema 等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*、*Phyllosticta* 及 *Ascochyta* 的分类单位。