

基础知识

Basic Knowledge

慈姑黑粉病病原菌名称的演变

王 琪, 肖紫兰, 张敬泽*

(浙江大学农业与生物技术学院生物技术研究所, 杭州 310058)

摘要 慈姑黑粉病是慈姑生产中最重要病害之一。病原菌最初被认为是慈姑实球黑粉菌。随着属名的变化,该病原菌被转移到虚球黑粉菌属称为慈姑虚球黑粉菌。最新研究表明,该病原菌与侵染可变慈姑的病原菌是同种,是畸形虚球黑粉菌的异名。本文说明了慈姑黑粉病病原菌名称演变原因以及最新进展,这对准确应用病原菌名称提供了参考依据。

关键词 慈姑; 黑粉病; 分类; 异名; 病害防治

中图分类号: S 436.45 **文献标识码:** A **DOI:** 10.16688/j.zwbh.2017191

Name change of the pathogen causing smut disease on *Sagittaria trifolia* var. *sinensis*

WANG Qi, XIAO Zilan, ZHANG Jingze

(Institute of Biotechnology, College of Agriculture and Biotechnology, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China)

Abstract Smut is one of the major diseases in *Sagittaria trifolia* var. *sinensis* production. The pathogen was first named as *Doassansia horiana*, and transferred to the genus *Doassansiopsis* as *Doassansiopsis horiana* with the change of the genus name. However, the latest studies showed that the pathogen on *S. trifolia* var. *sinensis* is the same species as that on *Sagittaria variabilis*. *D. horiana* is the synonym of *D. deformans*. This paper illuminates the reason for name change of the pathogen infecting *S. trifolia* var. *sinensis* and its recent research advance, providing a reference basis for applying correct pathogen name.

Key words *Sagittaria trifolia* var. *sinensis*; smut disease; classification; synonym; disease control

慈姑 *Sagittaria trifolia* L. var. *sinensis* (Sims) Makino, 又名中国慈姑, 是野慈姑 *S. trifolia* L. 的变种, 为多年生的水生草本植物^[1], 由于其含淀粉的球茎被作为水生蔬菜食用, 而在我国长江以南各省区广泛栽培。慈姑黑粉病 (arrowhead smut) 是慈姑上发生最普遍病害。病害发生时期取决于栽培方式。长江中下游地区通常在 4—5 月育苗, 7—8 月初定植, 病害主要发生在 9—11 月。依据我们观察, 在自生苗上黑粉病通常发生在 5—6 月份。慈姑黑粉病在慈姑产区均有分布, 历年发生普遍, 危害严重, 造成叶片、叶柄部位枯死。一般发病率在 20%~40%, 重病田发病率达 60%~100%, 可造成 20%~30% 的减产^[2]。

慈姑黑粉病病原菌名称变化经历了二百多年。

随着对病原菌的深入研究, 属名和种名的命名都发生了变化。但许多研究者对该病原菌名称变化缺乏深入了解, 病原菌名称使用方面经常存在误用现象^[2-4]。病原菌名称提供了病原菌重要的信息, 是病害决策管理和有效防治的基础^[5]。病原菌名称变化不仅反映了人们对病原菌认识的不断深入, 也提供了其与寄主协同进化以及适应性演化关系的信息。本文主要通过慈姑黑粉病病原菌名称演化史, 阐明病原菌的形态学、分类地位、寄主专化性和生物学特征等方面的研究和发展, 为病害防治决策的制定提供理论依据。

1 病原菌种的建立

实球黑粉菌属 *Doassansia* 是由 Cornu(1883) 以侵

收稿日期: 2017-05-23

修订日期: 2017-06-29

基金项目: 国家自然科学基金(31571950); 浙江省重点研发计划项目(2015C02023)

* 通信作者 E-mail: jzzhang@zju.edu.cn

染泽泻 *Alisma orientale* 的泽泻实球黑粉菌 *D. alismatis* (Nees) Cornu 作为模式种建立的^[6]。随后, De Toni^[6]对该属的特征进行了订正。Setchell^[7]将侵染可变慈姑 *Sagittaria variabilis* 的病原菌命名为畸形实球黑粉菌 *D. deformans*, 该病原菌在加拿大引起可变慈姑叶片膨大和扭曲。其后, Hennings^[8]在日本东京西原的欧洲慈姑 *S. sagittifolia* 上发现了相似的病原菌, 命名为慈姑实球黑粉菌 *D. horiana*。

2 属名的变化

最初建立的实球黑粉菌属 *Doassansia* 的识别特征是: 孢子球淡黄色可育, 孢子球外部有一层明显的皮质组织包裹(图 1b), 由孢子球构成的孢子堆散生在寄主组织的不同部位。由于定义属的特征包含广义的分类单元, 不久大量分类单元包含在该属下, 使其实际上成为包含大量分类单元的库。Setchell^[7]系统研究了实球黑粉菌属名下的大量种, 建立了虚球黑粉菌亚属 *Doassansiopsis*。虚球黑粉菌亚属的特征是中心不育区的拟薄壁组织细胞, 其被一层可育孢子球围绕, 而可育孢子球又被不育细胞的外皮层围绕(图 1a)。显然, 虚球黑粉菌亚属中分类单元与实球黑粉菌属中其他分类单元(孢子球中心具有可育区)易于区别, Dletel^[9]将虚球黑粉菌亚属提升到属的水平, 建立虚球黑粉菌属 *Doassansiopsis*, 同时将原畸形实球黑粉菌纳入该属, 更名为畸形虚球黑粉菌 *Doassansiopsis deformans*。相似地, Shen^[10]把慈姑实球黑粉菌归入虚球黑粉菌属下, 更名为慈姑虚球黑粉菌 *Doassansiopsis horiana*。至此, 两个种作为慈姑属植物病原菌长期存在。

由于我国栽培的慈姑过去一直误认为是欧洲慈姑 *S. sagittifolia*, 慈姑实球黑粉菌 *Doassansia horiana* 作为慈姑黑粉病的病原菌名称^[11-12]。虽然戴芳澜^[13]将栽培的慈姑记载为“食用野慈姑 *S. trifolia* L. *edulis* (Sieb) Ohwi”, 也有慈姑实球黑粉菌侵染慈姑属其他种的记录, 但迄今没有不同寄主上黑粉菌是否相互侵染或存在差异的报道。

3 细胞学和分类地位方面研究进展

虽然实球黑粉菌属和虚球黑粉菌属共同特征是覆盖不孕细胞区和冬孢子的孢子球皮层是持久的, 但孢子球内部结构间差异是显著的^[14]。在实球黑粉菌属中, 冬孢子是单个的, 不形成真正意义上的孢

子球。超微结构研究显示, 黏附到寄主细胞的细胞间菌丝产生发达的、专化性互作结构, 其与寄主细胞形成明显的互作区^[15]。近年来通过分子系统学研究, 已把实球黑粉菌属划分到外担菌纲 *Exobasidiomycetes*、实球黑粉菌目 *Doassansiales*、实球黑粉菌科 *Doassansiaceae* 中^[16-18]。

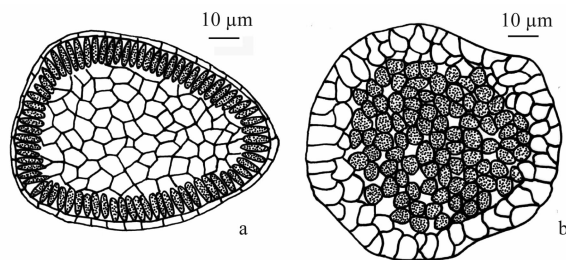


图 1 虚球黑粉菌属(a)和实球黑粉菌属(b)孢子球截面图示

Fig. 1 Spore ball sections of *Doassansiopsis* (a) and *Doassansia* (b)

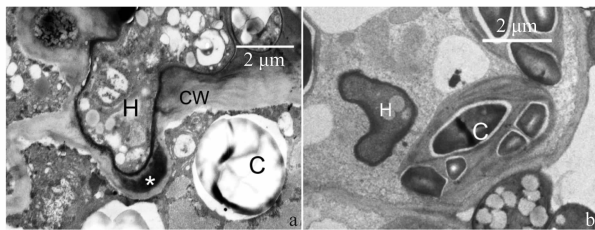
相比较, 虚球黑粉菌属中孢子球内的冬孢子是牢固黏附在一起的^[19]。超微结构研究显示, 虚球黑粉菌属的一些种在与寄主互作中能产生吸器, 如 *Doassansiopsis limnocharidis*^[19]。菌丝隔膜上的隔膜孔结构是一个简单的孔口, 孔口两边由两个半圆形的三层膜帽覆盖, 孔口中有两个非膜质的带密闭孔口, 如 *Doassansiopsis ticonis*, 这些是条黑粉菌目 *Urocystales* 具有的共同特征^[15]。分子系统学研究也表明, 虚球黑粉菌属属于黑粉菌纲, 条黑粉菌目 *Urocystales*, 虚球黑粉菌科 *Doassansiopsidaceae*。虚球黑粉菌科包含单属虚球黑粉菌属, 有 24 个种, 它们寄生在 5 个科的单、双子叶植物上^[17, 19, 21-22]。然而, GenBank 数据库中虚球黑粉菌属中仅有 2 个种的分子数据, 大多数种的分子数据还有待获取。

我们对从杭州余杭采集的慈姑样品进行超微结构观察, 发现黑粉菌在侵入寄主细胞壁的过程中, 在侵入菌丝的顶端产生电子不透明的沉淀物(图 2a)。但侵入寄主组织后, 菌丝体与寄主建立典型的活体营养互作关系, 菌丝壁与寄主原生质膜间并不密切接触, 它们被一层界面基质分开(图 2b)。同时, 黑粉菌侵入后导致寄主细胞叶绿体内合成的淀粉运输受阻, 积累大的淀粉粒, 导致叶绿体畸形或功能失活, 最终解体。

4 种名的变化

随着对黑粉菌的深入研究, 黑粉菌分类向着自

然分类系统发展已取得了很大进展。一些类群的分类地位被重新确定,一些种名称被重新定义,但侵染慈姑属的两个病原菌种名长期存在。然而,Vánky^[23]比较两个种的模式标本发现,两者并没有特别显著的差异,慈姑虚球黑粉菌有较大的孢子球,畸形虚球黑粉菌孢子球中有较大的不孕细胞,所以将这两种病原菌归为一个种。依据真菌命名法规,将建立时间早的畸形虚球黑粉菌 *D. deformans* 作为正名,而慈姑虚球黑粉菌 *D. horiana* 作为该种的异名。种名是真菌分类的最基本单元,正确的种名提供了病原菌分类、生物学和致病性等方面的重要信息,可为病害防治的决策制定提供依据。



a: 菌丝穿透寄主细胞壁(CW), *显示菌丝顶端含有一层厚的电子不透明物质; b: 菌丝在寄主细胞内, 电子不透明物质分开真菌菌丝(H)和寄主原生质膜, H: 菌丝; C: 叶绿体
a: Hypha penetrating the host cell wall(CW). * indicate the an thick electron-opaque material on the tip of hypha. b: Hypha in the host cell. Fungal hypha is separated by an electron-opaque material from the host plasma membrane. H: Hyphae; C: Chloroplast

图2 病原菌侵染慈姑叶片的超微结构图

Fig. 2 Ultrastructure of *Sagittaria trifolia* var. *sinensis* leaf infected with the pathogen

5 问题和展望

慈姑是我国南方种植的主要水生蔬菜之一,而慈姑黑粉病是慈姑上最重要的病害。其病原菌畸形虚球黑粉菌能产生适应环境的子实体,然后侵染寄主植物。通常在坏死的病斑中产生非粉状孢子球,大量黑色的孢子球脱落后漂浮在水表面,自由移动。孢子球浮于水表面显然与其结构密切相关(图1)。孢子球具有较大的体积,达 200 μm 或以上(作者测定),而其内层具有不育的细胞组织,构成了大量密集的空室,增加了孢子球浮力。在适合条件下,冬孢子萌发产生担子和担孢子,但担子与担孢子和一些次生孢子通常牢固结合,形成星形结构,类似丝状水生真菌的四面辐射孢子(tetradiate spores)^[24]。这种结构特征的孢子被认为在水中易于分散和有利于黏附到水生寄主上。畸形虚球黑粉菌侵染水生植物寄主显示了独特的生活史,而孢子球在生活史中起着

至关重要的作用。然而,孢子球中的冬孢子何时、怎样在水表面产生担孢子,影响担孢子萌发的因子以及担孢子怎样传播到叶片等问题迄今还不清楚。本文通过慈姑黑粉病菌名称的变化,说明了人们对慈姑黑粉病菌不断深入的认识过程,从侵染的寄主、孢子球的特征、侵染的细胞学以及系统分类地位等方面介绍了畸形虚球黑粉菌基本的形态学和生物学特性,为进一步深入了解病原菌的侵染循环和有效防治该病害提供了基本知识。

参考文献

- [1] 孙祥钟. 中国植物志[M]. 北京: 科学出版社, 1992: 133.
- [2] 王汉荣, 方丽, 陆国军, 等. 慈姑黑粉病的识别与防治[J]. 中国蔬菜, 2009(23): 18-19.
- [3] 李朝能, 梁广曦, 喻忠刚, 等. 不同药剂防治秋藕套种慈姑黑粉病效果试验[J]. 吉林蔬菜, 2015(10): 27-28.
- [4] 谷莉莉, 仇学平, 袁玉付, 等. 水稻种植区域慈姑黑粉病发生特点和防控措施[J]. 大麦与谷类科学, 2015(1): 44-45.
- [5] THAN P P, PRIHASTUTI H, PHOULIVONG S, et al. Review: Chilli anthracnose disease caused by *Colletotrichum* species [J]. Journal of Zhejiang University Science B, 2008, 9 (10): 764-778.
- [6] DE TONI J B. Revision of the genus *Doassansia*, Cornu [J]. Journal of Mycology, 1888, 4: 13-19.
- [7] SETCHELL W A. Preliminary notes on the species of *Doassansia* Cornu [J]. American Academy of Arts and Sciences, 1891, 26: 13-19.
- [8] HENNINGS P. Fungi japonica VI [J]. Botanische Jahrbücher für Systematik Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie, 1905, 37: 156-166.
- [9] DIETEL P. Hemibasidii (Ustilagineae and Tilletiineae) [M]//ENGLER A, PRANTL K A. Die Natürlichen Pflanzenfamilien, Nabu Press, 1897: 2-24.
- [10] SHEN C I. Notes on Ustilaginales from China [J]. Sinensia, 1934, 4: 299-320.
- [11] 王云章. 中国黑粉菌[M]. 北京: 科学出版社, 1963: 103.
- [12] 魏景超. 真菌鉴定手册[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1979: 345.
- [13] 戴芳澜. 中国真菌总汇[M]. 北京: 科学出版社, 1979: 451.
- [14] VÁNKY K. Proposal to conserve the generic name *Thecaphora* Fingerhuth against *Sorosporium* Rudophi (Fungi, Ustilaginales) [J]. Taxon, 1998, 47: 153-154.
- [15] BAUER R, OBERWINKLER F, VÁNKY K. Ultrastructural markers and systematics in smut fungi and allied taxa [J]. Canadian Journal of Botany, 1997, 75(8): 1273-1314.
- [16] BEGEROW D, BAUER R, OBERWINKLER F. Phylogenetic studies on nuclear large subunit ribosomal DNA sequences of smut fungi and related taxa [J]. Canadian Journal of Botany, 1998, 75: 2045-2056.

- an agricultural and biological challenge worldwide [J]. Canadian Journal of Plant Pathology, 2014, 36(S1): 5-18.
- [2] PENG G, LAHLALI R, HWANG S F, et al. Crop rotation, cultivar resistance, and fungicides/biofungicides for managing clubroot (*Plasmodiophora brassicae*) on canola [J]. Canadian Journal of Plant Pathology, 2014, 36(S1): 99-112.
- [3] HWANG S F, HOWARD R J, STRELKOV S E, et al. Management of clubroot (*Plasmodiophora brassicae*) on canola (*Brassica napus*) in western Canada [J]. Canadian Journal of Plant Pathology, 2014, 36(S1): 49-65.
- [4] DU J, LUO X W, PENG J, et al. Chinese cabbage infected by *Plasmodiophora brassicae* was first identified in Changde, China [C]//Sustainable Development; Proceedings of the 2015 International Conference on Sustainable Development (ICSD2015). World Scientific, 2016: 3-9.
- [5] CHAI A L, XIE X W, SHI Y X, et al. Research status of clubroot (*Plasmodiophora brassicae*) on cruciferous crops in China [J]. Canadian Journal of Plant Pathology, 2014, 36(S1): 142-153.
- [6] 陈瑶, 王火旭. 十字花科根肿病的研究进展[J]. 天津农业科学, 2014, 20(4): 77-79.
- [7] DIXON G R. Managing clubroot disease (caused by *Plasmodiophora brassicae* Wor.) by exploiting the interactions between calcium cyanamide fertilizer and soil microorganisms [J]. The Journal of Agricultural Science, 2017, 155(4): 527-543.
- [8] SCHULLER A, LUDWIG-MÜLLER J. Histological methods to detect the clubroot pathogen *Plasmodiophora brassicae* during its complex life cycle [J]. Plant Pathology, 2016, 65(8): 1223-1237.
- [9] 季海雯, 任莉, 陈坤荣, 等. 油菜根肿病病原主要生理小种和品种抗病性鉴定[J]. 中国油料作物学报, 2013, 35(3): 301-306.
- [10] 彭丽莎, 袁天成, 李成琼, 等. 十字花科作物根肿病生防菌研究进展[J]. 植物保护, 2015, 41(4): 16-22.
- [11] 杨佩文, 赵江源, 李铭刚, 等. 马来西亚链霉菌 ECO-00002 产生的阿扎霉素 F3、阿扎霉素 F4 和尼非霉素: 分离纯化、结构解析及其抗植物病原真菌活性[C]//第八届全国新农药创制学术交流会论文集. 杭州: 中化化工科学技术研究总院, 2009: 352-362.
- [12] 陶伟林, 樊国昌, 周娜, 等. 高山甘蓝根肿病田间防效试验初报[J]. 南方农业, 2011, 5(7): 12-14.
- [13] ARAI M, HAMANO K. Isolation of three main components, F3, F4 and F5, from azalomycin F-complex [J]. The Journal of Antibiotics, 1970, 23(3): 107-112.
- [14] CHANDRA A, NAIR M G. Azalomycin F complex from *Streptomyces hygroscopicus*, MSU/MN-4 - 75B [J]. The Journal of Antibiotics, 1995, 48(8): 896-898.
- [15] CHENG J, YANG S H, PALANIYANDI S A, et al. Azalomycin F complex is an antifungal substance produced by *Streptomyces malaysiensis* MJM1968 isolated from agricultural soil [J]. Journal of the Korean Society for Applied Biological Chemistry, 2010, 53(5): 545-552.
- [16] BERLINCK R G S. Natural guanidine derivatives [J]. Natural Product Reports, 1999, 16(3): 339-365.
- [17] KUMAZAWA S, ASAMI Y, AWANE K, et al. Structural studies of new macrolide antibiotics, shurimycins A and B [J]. The Journal of Antibiotics, 1994, 47(6): 688-696.
- [18] KIM H Y, KIM J D, HONG J S, et al. Identification of antifungal niphimycin from *Streptomyces* sp. KP6107 by screening based on adenylate kinase assay [J]. Journal of Basic Microbiology, 2013, 53(7): 581-589.
- [19] YUAN G, HONG K, LIN H, et al. New azalomycin F analogs from mangrove *Streptomyces* sp. 211726 with activity against microbes and cancer cells [J]. Marine Drugs, 2013, 11(3): 817-829.
- [20] YUAN G, LIN H, WANG C, et al. ¹H and ¹³C assignments of two new macrocyclic lactones isolated from *Streptomyces* sp. 211726 and revised assignments of azalomycin F3a, F4a and F5a [J]. Magnetic Resonance in Chemistry, 2011, 49(1): 30-37.

(责任编辑: 杨明丽)

(上接 134 页)

- [17] BEGEROW D, STOLL M, BAUER R. A phylogenetic hypothesis of Ustilaginomycotina based on multiple gene analyses and morphological data [J]. Mycologia, 2007, 98(6): 906-916.
- [18] WANG Q M, BEGEROW D, GROENEWALD M, et al. Multi-gene phylogeny and taxonomic revision of yeasts and related fungi in the Ustilaginomycotina [J]. Studies in Mycology, 2015, 81: 55-83.
- [19] VÁNKY K. Illustrated genera of smut fungi [M]. 2nd edn. St. Paul, Minn: Press, 2002.
- [20] PIEPENBRING M. Taxonomic studies on Ustilaginales from Costa Rica [J]. Mycological Research, 1995, 99: 783-788.
- [21] PIATEK M, VÁNKY K, MOSSEBO D C, et al. *Doassansiopsis caldesiae* sp. nov. and *Doassansiopsis tomasii*: two remarkable smut fungi from Cameroon [J]. Mycologia, 2007, 100(4): 662-672.
- [22] NASR S, SOUDI M R, FAZELI S A S, et al. Expanding evolutionary diversity in the Ustilaginomycotina: *Fereydowniaceae* fam. nov. and *Fereydownia* gen. nov., the first urocystidalean yeast lineage [J]. Mycological Progress, 2014, 13(4): 1217-1226.
- [23] VÁNKY K, Lutz M. Revision of some *Thecaphora* species (Ustilaginomycotina) on Caryophyllaceae [J]. Mycological Research, 2007, 111: 1207-1219.
- [24] PIEPENBRING M, HAGEDORN G, OBERWINKLER F. Spore liberation and dispersal in smut fungi [J]. Botanica Acta, 1998, 111(6): 444-460.

(责任编辑: 杨明丽)