

中国科学院中国孢子植物志编辑委员会 编辑

中国真菌志

第十二卷

黑粉菌科

郑林主编

科学出版社

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 二 卷

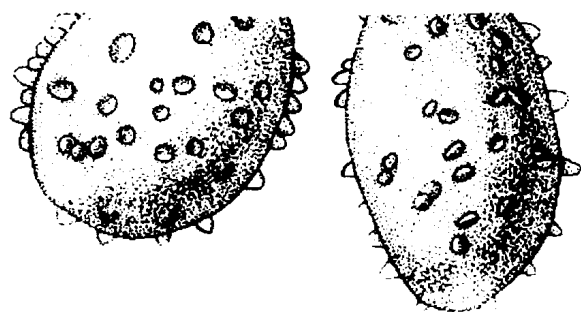
黑 粉 菌 科

郭 林 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

2000

内 容 简 介

黑粉菌是重要的植物病原菌,可引起农作物及牧草严重病害。本卷简要地介绍了黑粉菌的经济重要性、症状、形态、生活史、分类标准、分类地位、系统演化和亲缘关系、近代黑粉菌分类研究进展、中国黑粉菌研究简史、国外黑粉菌研究概况、分子生物学的研究和对某些黑粉菌分类问题的处理和依据;记述了黑粉菌科 16 属 139 种,包括检索表、形态特征和分布。共有 266 幅光学和扫描电子显微照片。书末附有中国黑粉菌科资料补遗,寄主植物各科、属、种上的中国黑粉菌科目录、参考文献和索引。

本书可供菌学科研人员、植物保护工作者、植病检疫工作者和大专院校相关专业的师生使用和参考。

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 二 卷

黑粉菌科

郭 林 主编

责任编辑 彭克里

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街16号

邮政编码: 100717

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

2000 年 9 月第 一 版 开本:787×1092 1/16

2000 年 9 月第一次印刷 印张:9 插页:24

印数:1—1 000 字数:184 000

ISBN 7-03-008228-1/Q·938

定价:28.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换(科印))

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，陆生和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

致 谢

首先,我要对郑儒永院士对本研究工作的关怀与帮助,并详细修改本书表示衷心的感谢。在黑粉菌的研究中,得到了王云章研究员、周与良教授和魏江春院士的极大帮助,在分子生物学的研究中得到了黄河研究员的热心指导,余永年研究员和庄剑云研究员详细修改本书,在此表示由衷的感谢。

沈阳农业大学白金铠教授曾赠送许多黑粉菌标本,并修改本书;臧穆研究员(HKUN)曾赠送某些炭黑粉菌属的标本,并借给我某些他本人采自云南和江西的黑粉菌属的未鉴定标本,丰富了本书的研究内容,谨表谢意。K. Vánky 博士曾赠送微生物研究所菌物标本馆大量世界各地的黑粉菌标本,对本人的研究很有帮助,深表感谢。下列标本馆,即BPI, C, UPS, HCIO, HUV, IMI, K, LE, TSH, UPS曾借给作者馆藏模式标本和许多中国的黑粉菌标本,对这些标本馆的负责人及其工作人员表示感谢。

曾在真菌研究室工作过的马启明、韩树金、邢俊昌、刘恒英、刘荣、王庆之、于积厚、杨玉川、宋明华和邢延苏等同志和本研究室刘锡璠、余永年、应建浙、胡复眉、徐连旺、宗毓臣、庄剑云、魏淑霞、田金秀、陈桂清、张小青、孙述霄和李滨等同志曾采集黑粉菌标本,甘肃农业大学王生荣教授、新疆八一农学院赵震宇教授、陈耀教授和惠友为女士、新疆塔城植保站符振声先生、内蒙古草原研究所侯天爵先生、云南红河州农业学校李夷波先生、广东仲恺农业技术学院向梅梅女士、山西省农业科学院高粱研究所姚建业先生以及曹晋忠先生曾赠送黑粉菌标本;承蒙中国科学院植物研究所周根生高级试验师、刘亮研究员、梁松筠研究员、戴伦凯研究员、张树仁先生、李安仁研究员和曹子余高级试验师鉴定寄主植物标本;本研究室孙述霄、吕红梅和符春蓝同志在标本借阅、入藏、管理等方面给予帮助;孙述霄和王云同志在计算机工作上给予帮助;本所苑兰翠、董光军和谢家仪同志在冲印照片和扫描电镜观察方面给予帮助,在此一并致谢。

说 明

本书是我国黑粉菌科分类研究的总结，包括绪论、专论、附录、参考文献和索引五大部分。

绪论部分简要地叙述了黑粉菌的经济重要性、症状、形态、生活史、分类标准、分类地位、系统演化和亲缘关系、近代黑粉菌分类研究进展、中国黑粉菌研究简史、国外黑粉菌研究概况、分子生物学的研究和对某些黑粉菌分类问题的处理和依据。

专论部分描述了我国黑粉菌科 16 属 139 种，包括黑粉菌科分属检索表和属下分种检索表。黑粉菌科各属、种按学名字母顺序排列。每个种包括正名、异名及其文献引证、形态描述和分布等。每个种记载的寄主和国内分布是根据作者研究的标本引注的。除少数标本注明标本馆的缩写外，其余括号内引证的号码为中国科学院微生物研究所菌物标本馆 (HMAS) 的标本号。国内分布以我国直辖市以及各省、市、自治区的市、县、山或河流等单位，按《中华人民共和国分省地图集》(1977, 汉语拼音版) 中地名出现的顺序排列。如果省、市、自治区后面无市、县、山等具体地名，则表示标本采集地不详。世界分布按《世界地图集》(1995) 中地名出现的顺序排列。

附录部分包括了我国黑粉菌科资料补遗和寄主植物各科、属、种上的中国黑粉菌科目录。

本书引证标本时采用国际通用的标本馆缩写，缩写及全称如下：

BPI = Herbarium, U. S. National Fungus Collections, Beltsville, Maryland, USA

C = Herbarium, Botanical Museum, University of Copenhagen, Copenhagen, Denmark

HCIO = Herbarium, Division of Mycology and Plant Pathology, Indian Agricultural Research Institute, New Delhi, India

HKAS = 中国科学院昆明植物研究所隐花植物标本馆

HMAS = 中国科学院微生物研究所菌物标本馆

HUV = Herbarium Ustilaginales Vánky, Tübingen, Germany

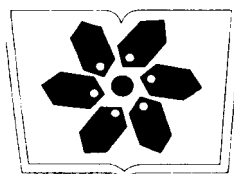
IMI = CAB International Mycological Institute, Egham, United Kingdom

K = Herbarium, Royal Botanic Gardens, Kew, United Kingdom

LE = Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, Petersburg, Russia

TSH = Institute of Agriculture and Forestry, University of Tsukuba, Tsukuba, Ibaraki, Japan

UPS = Botanical Museum, Uppsala University, Uppsala, Sweden



中国科学院科学出版基金资助出版 国家自然科学基金委员会资助出版

目 录

序

致谢

说明

绪论	1
经济重要性	1
症状	2
形态	2
生活史	3
黑粉菌的分类标准	4
黑粉菌的分类地位	4
黑粉菌的系统演化和亲缘关系	5
近代黑粉菌分类研究进展	6
中国黑粉菌研究简史	8
国外黑粉菌研究概况	11
分子生物学的研究	11
对某些黑粉菌分类问题的处理和依据	12
专论	13
黑粉菌科 USTILAGINACEAE L. R. & C. Tulasne	13
炭黑粉菌属 <i>Anthracoidea</i> Brefeld	15
1. 角孢炭黑粉菌 <i>A. angulata</i> (H. Sydow) Boidol & Poelt	16
2. 苔炭黑粉菌 <i>A. caricis</i> (Persoon: Persoon) Brefeld	17
3. 石竹叶苔炭黑粉菌 <i>A. caryophylleae</i> Kukkonen	17
4. 柄囊苔炭黑粉菌 <i>A. eleocharidis</i> Kukkonen	18
5. 嵩草炭黑粉菌 <i>A. elynae</i> (H. Sydow) Kukkonen	18
6. 细叶嵩草炭黑粉菌 <i>A. filifoliae</i> L. Guo	19
7. 居间炭黑粉菌 <i>A. intercedens</i> Nannfeldt	19
8. 林氏炭黑粉菌 <i>A. lindebergiae</i> (Kukkonen) Kukkonen	20
9. 小孢炭黑粉菌 <i>A. microspora</i> L. Guo	20
10. 米萨苔炭黑粉菌 <i>A. misandrae</i> Kukkonen	20
11. 尼泊尔炭黑粉菌 <i>A. nepalensis</i> Kakishima & Ono	20
12. 黍状苔炭黑粉菌 <i>A. paniceae</i> Kukkonen	21
13. 宽叶苔炭黑粉菌 <i>A. siderosticta</i> Kukkonen	21
14. 史密斯炭黑粉菌 <i>A. smithii</i> Kukkonen	21
15. 圆孢炭黑粉菌 <i>A. subinclusa</i> (Körnicker) Brefeld	22
16. 范基炭黑粉菌 <i>A. wankyi</i> Nannfeldt	22

核黑粉菌属 <i>Cintractia</i> Cornu	23
17. 飘拂草核黑粉菌 <i>C. axicola</i> (Berkeley) Cornu	23
皮堆黑粉菌属 <i>Dermatosorus</i> Sawada	25
18. 荸荠皮堆黑粉菌 <i>D. eleocharidis</i> Sawada	25
丝黑粉菌属 <i>Farysia</i> Raciborski	25
19. 巴特勒丝黑粉菌 <i>F. butleri</i> (H. & P. Sydow) H. & P. Sydow	25
皮特黑粉菌属 <i>Franzpetrakia</i> Thirumalachar & Pavgi emend. L. Guo, Vánky & Mordue	26
20. 莠竹皮特黑粉菌 <i>F. microstegii</i> Thirumalachar & Pavgi	27
21. 薏苡皮特黑粉菌 <i>F. okudairae</i> (Miyabe) L. Guo, Vánky & Mordue	27
利罗黑粉菌属 <i>Liroa</i> Ciferri	28
22. 埃地利罗黑粉菌 <i>L. emodensis</i> (Berkeley) Ciferri	28
瘤黑粉菌属 <i>Melanopsichium</i> Beck	28
23. 宾地瘤黑粉菌 <i>M. pennsylvanicum</i> Hirschhorn	28
莫氏黑粉菌属 <i>Moesziomyces</i> Vánky	29
24. 泡状莫氏黑粉菌 <i>M. bullatus</i> (Schröter) Vánky	29
独黑粉菌属 <i>Orphanomyces</i> Savile	30
25. 北极独黑粉菌 <i>O. arcticus</i> (Rostrup) Savile	31
裂孢黑粉菌属 <i>Schizonella</i> Schröter	31
26. 苔草裂孢黑粉菌 <i>S. melanogramma</i> (de Candolle) Schröter	31
团黑粉菌属 <i>Sorosporium</i> Rudolphi	32
27. 球柱草团黑粉菌 <i>S. kuwanoanum</i> Togashi & Maki	32
轴黑粉菌属 <i>Sphacelotheca</i> de Bary emend. Langdon & Fullerton	32
28. 荞麦轴黑粉菌 <i>S. fagopyri</i> H. & P. Sydow & Butler	32
29. 蓼轴黑粉菌 <i>S. hydropiperis</i> (Schumacher) de Bary	33
孢堆黑粉菌属 <i>Sporisorium</i> Ehrenberg ex Link	34
30. 大油芒孢堆黑粉菌 <i>S. abramovianum</i> (Lavrov) Karatygin	36
31. 须芒草孢堆黑粉菌 <i>S. andropogonis</i> (Opiz) Vánky	37
32. 竹节草孢堆黑粉菌 <i>S. andropogonis-aciculati</i> (Petch) Vánky	37
33. 粒孢堆黑粉菌 <i>S. anthistiriae</i> (Cobb) Vánky	38
34. 水蔗草孢堆黑粉菌 <i>S. apludae</i> (H. & P. Sydow) L. Guo	38
35. 球孢堆黑粉菌 <i>S. apludae-muticae</i> L. Guo	39
36. 荇草孢堆黑粉菌 <i>S. arthraxone</i> (Patouillard) L. Guo	39
37. 本格特孢堆黑粉菌 <i>S. benguetense</i> (Zundel) L. Guo	40
38. 黄茅穗孢堆黑粉菌 <i>S. caledonicum</i> (Patouillard) Vánky	40
39. 广州孢堆黑粉菌 <i>S. cantonense</i> (Zundel) L. Guo	40
40. 细柄草孢堆黑粉菌 <i>S. capillipedii</i> (Ling) L. Guo	41
41. 稷疣孢堆黑粉菌 <i>S. cenchri</i> (Lagerheim) Vánky	41
42. 高粱散孢堆黑粉菌 <i>S. cruentum</i> (Kühn) Vánky	42
43. 香茅粒孢堆黑粉菌 <i>S. cymbopogonis-distantis</i> (Ling) L. Guo	42
44. 稷光孢堆黑粉菌 <i>S. destruens</i> (Schlechtendal) Vánky	42

45. 埃氏孢堆黑粉菌 <i>S. ehrenbergii</i> (Kühn) Vánky	43
46. 突出孢堆黑粉菌 <i>S. exsertum</i> (McAlpine) L. Guo	44
47. 台湾孢堆黑粉菌 <i>S. formosanum</i> (Sawada) Vánky	44
48. 广西孢堆黑粉菌 <i>S. guangxiense</i> L. Guo	44
49. 海南孢堆黑粉菌 <i>S. hainanae</i> (Zundel) L. Guo	45
50. 柳叶箬孢堆黑粉菌 <i>S. isachnes</i> (H. & P. Sydow) Vánky	45
51. 贵州孢堆黑粉菌 <i>S. kweichowense</i> (Wang) Vánky	46
52. 牛鞭草孢堆黑粉菌 <i>S. lepturi</i> (Thümen) Vánky	46
53. 大孢孢堆黑粉菌 <i>S. macrosporum</i> (Yen & C. S. Wang) L. Guo & Y. B. Li	47
54. 芒孢堆黑粉菌 <i>S. miscanthi</i> (Yen) L. Guo	47
55. 黄茅粒孢堆黑粉菌 <i>S. moniliferum</i> (Ellis & Everhart) L. Guo	47
56. 蛇尾草孢堆黑粉菌 <i>S. ophiuri</i> (P. Hennings) Vánky	48
57. 狼尾草孢堆黑粉菌 <i>S. pamparum</i> (Spegazzini) Vánky	48
58. 雀稗孢堆黑粉菌 <i>S. paspali-thunbergii</i> (P. Hennings) Vánky	49
59. 麻孢孢堆黑粉菌 <i>S. punctatum</i> (Ling) Vánky	50
60. 丝孢堆黑粉菌 <i>S. reilianum</i> (Kühn) Langdon & Fullerton	50
61. 甘蔗粒孢堆黑粉菌 <i>S. sacchari</i> (Rabenhorst) Vánky	51
62. 高粱坚孢堆黑粉菌 <i>S. sorghi</i> Ehrenberg ex Link	51
63. 戴氏孢堆黑粉菌 <i>S. taianum</i> (H. Sydow) L. Guo	52
64. 东陵孢堆黑粉菌 <i>S. tanglinense</i> (Tracy & Earle) L. Guo	52
楔孢黑粉菌属 <i>Thecaphora</i> Fingerhuth	53
65. 苋楔孢黑粉菌 <i>T. amaranthi</i> (Hirschhorn) Vánky	54
66. 知母楔孢黑粉菌 <i>T. anemarrhenae</i> Chow & Chang	54
67. 紫草楔孢黑粉菌 <i>T. lithospermi</i> Vánky & Nannfeldt	54
68. 奥氏楔孢黑粉菌 <i>T. oberwinkleri</i> Vánky	55
69. 什瓦茨曼楔孢黑粉菌 <i>T. schwarzmaniana</i> Byzova	55
70. 田旋花楔孢黑粉菌 <i>T. seminis-convolvuli</i> (Desmazieres) S. Ito	55
71. 苦马豆楔孢黑粉菌 <i>T. sphaerophysae</i> Z. Y. Zhao & Xi	55
72. 特氏楔孢黑粉菌 <i>T. trailii</i> Cooke	56
73. 山野豌豆楔孢黑粉菌 <i>T. viciae-amoenae</i> Harada	56
亚团黑粉菌属 <i>Tolyposporium</i> Woronin	56
74. 苔亚团黑粉菌 <i>T. aterrimum</i> (L. R. & C. Tulasne) Dietel	56
75. 黑莎草亚团黑粉菌 <i>T. triste</i> Vánky	57
黑粉菌属 <i>Ustilago</i> (Persoon) Roussel	57
76. 燕麦散黑粉菌 <i>U. avenae</i> (Persoon; Persoon) Rostrup	61
77. 珠芽蓼黑粉菌 <i>U. bistortarum</i> (de Candolle) Körnicke	61
78. 波斯尼亚黑粉菌 <i>U. bosniaca</i> Beck	62
79. 孔颖草黑粉菌 <i>U. bothriochloae</i> Ling	62
80. 雀麦黑粉菌 <i>U. bullata</i> Berkeley	62
81. 菅囊黑粉菌 <i>U. bursa</i> Berkeley	63
82. 拂子茅黑粉菌 <i>U. calamagrostidis</i> (Fuckel) Clinton	63
83. 薏苡黑粉菌 <i>U. coicis</i> Brefeld	64

84. 鸭跖草黑粉菌 <i>U. commelinae</i> (Komarov) Zundel	64
85. 科尔达黑粉菌 <i>U. cordae</i> Liro	64
86. 粟黑粉菌 <i>U. crameri</i> Körnicke	66
87. 狗牙根黑粉菌 <i>U. cynodontis</i> (P. Hennings) P. Hennings	66
88. 戴维斯黑粉菌 <i>U. davisii</i> Liro	67
89. 开裂黑粉菌 <i>U. dehiscens</i> Ling	67
90. 野青茅黑粉菌 <i>U. deyeuxiae</i> L. Guo	68
91. 蒺藜草黑粉菌 <i>U. echinata</i> Schröter	68
92. 稗刺疣黑粉菌 <i>U. echinochloae</i> L. Guo & Wang	68
93. 雅致黑粉菌 <i>U. elegans</i> Griffiths	68
94. 菰黑粉菌 <i>U. esculenta</i> P. Hennings	69
95. 蓼花丝黑粉菌 <i>U. filamenticola</i> Ling	69
96. 甜茅黑粉菌 <i>U. filiformis</i> (Schränk) Rostrup	69
97. 芦苇茎黑粉菌 <i>U. grandis</i> Fries	70
98. 山慈姑黑粉菌 <i>U. heufleri</i> Fuckel	70
99. 喜马拉雅黑粉菌 <i>U. himalensis</i> (Kakishima & Ono) Vánky & Oberwinkler	71
100. 大麦坚黑粉菌 <i>U. hordei</i> (Persoon) Lagerheim	71
101. 茎黑粉菌 <i>U. hypodytes</i> (Schlechtendal) Fries	72
102. 伊朗黑粉菌 <i>U. iranica</i> H. Sydow	73
103. 高粱花黑粉菌 <i>U. kenjiana</i> S. Ito	73
104. 冰岛蓼黑粉菌 <i>U. koenigiae</i> Rostrup	73
105. 草野黑粉菌 <i>U. kusanoi</i> H. & P. Sydow	74
106. 长花黑粉菌 <i>U. longiflora</i> Mundkur & Thirumalachar	74
107. 长鬃蓼黑粉菌 <i>U. longiseti</i> Vánky & Oberwinkler	75
108. 玉米黑粉菌 <i>U. maydis</i> (de Candolle) Corda	75
109. 小黑粉菌 <i>U. minima</i> Arthur	75
110. 狗尾草黑粉菌 <i>U. neglecta</i> Niessl	76
111. 尼泊尔蓼黑粉菌 <i>U. nepalensis</i> Liro	76
112. 类芦黑粉菌 <i>U. neyraudiae</i> Mundkur	77
113. 大麦散黑粉菌 <i>U. nuda</i> (Jensen) Kellerman & Swingle	77
114. 钟形蓼黑粉菌 <i>U. oxearum</i> Berkeley	78
115. 酢浆草黑粉菌 <i>U. oxalidis</i> Ellis & Tracy	78
116. 芦苇粒黑粉菌 <i>U. phragmites</i> Ling	78
117. 鹊色黑粉菌 <i>U. picacea</i> Lagerheim & Liro	79
118. 派珀黑粉菌 <i>U. piperi</i> Clinton	79
119. 网状黑粉菌 <i>U. polygoni-alati</i> Thirumalachar & Pavgi emend. L. Guo	79
120. 斑疱黑粉菌 <i>U. pustulata</i> (de Candolle) Winter	80
121. 网孢黑粉菌 <i>U. reticulata</i> Liro	80
122. 大黄黑粉菌 <i>U. rhei</i> (Zundel) Vánky & Oberwinkler	80
123. 甘蔗鞭黑粉菌 <i>U. scitaminea</i> H. Sydow	81
124. 蜂窝状黑粉菌 <i>U. scrobiculata</i> Liro	81
125. 赖草黑粉菌 <i>U. serpens</i> (Karsten) Lindeberg	81
126. 白井黑粉菌 <i>U. shiraiana</i> P. Hennings	82

127. 画眉草黑粉菌 <i>U. spermophora</i> Berkeley & Curtis ex de Toni	82
128. 印度鼠尾粟黑粉菌 <i>U. sporoboli-indici</i> Ling	83
129. 条形黑粉菌 <i>U. striiformis</i> (Westendorp) Niessl	83
130. 马唐黑粉菌 <i>U. syntherismae</i> (Schweinitz) Peck	84
131. 田中黑粉菌 <i>U. tanakae</i> S. Ito	85
132. 碱草黑粉菌 <i>U. trebouxii</i> H. & P. Sydow	86
133. 稗黑粉菌 <i>U. trichophora</i> (Link) Körnicker	86
134. 小麦散黑粉菌 <i>U. tritici</i> (Persoon: Persoon) Rostrup	87
135. 赤胫散黑粉菌 <i>U. tuberculiformis</i> H. & P. Sydow	88
136. 土库曼黑粉菌 <i>U. turcomanica</i> Tranzschel ex Vánky	88
137. 绵枣儿黑粉菌 <i>U. vaillantii</i> L. R. & C. Tulasne	89
138. 花药黑粉菌 <i>U. violacea</i> (Persoon: Persoon) Roussel	89
139. 威廉斯黑粉菌 <i>U. williamsii</i> (Griffiths) Lavrov	90
附录 I. 中国黑粉菌科资料补遗	91
附录 II. 寄主植物各科、属、种上的中国黑粉菌科目录	95
参考文献	102
索引	110
寄主植物汉名索引	110
真菌汉名索引	113
寄主植物学名索引	116
真菌学名索引	119
图版	

绪 论

黑粉菌的名称,是由于许多种类的孢子堆在成熟时露出大量黑色粉末状的黑粉孢子而得名。依据 Hawksworth 等 (1995) 的统计,全世界黑粉菌目有 50 属 950 种,黑粉菌科有 33 属 629 种,寄生植物主要有禾本科、蓼科和莎草科等。按照 Vánky & Oberwinkler (1994) 的观点,全球在已知 1 万种禾本科植物上发现了黑粉菌约 800 种;在已知 800 种蓼科植物上发现了黑粉菌约 48 种;在已知 4000 种莎草科植物上发现了黑粉菌约 160 种。

黑粉菌的多数种寄生于高等植物的草本植物上,少数种可以寄生在木本植物上,例如:枝生黑粉菌属 (*Pericladium*) 寄生在椴树科 (Tiliaceae) 和胡椒科 (Piperaceae) 植物上,它们分布于南亚和非洲的一些国家,在我国尚无记载。另有少数黑粉菌寄生于蕨类植物上。黑粉菌的孢子堆常见于寄主植物的子房、小花、小穗、花序、叶、茎之上,也可以侵染花药和根等部位。

经济重要性

黑粉菌是重要的植物病原菌。由黑粉菌引起的植物病害称为黑粉病 (也叫黑穗病,俗称黑疸)。有的黑粉病毁坏农作物和牧草,造成不可弥补的经济损失。危害粮食作物的黑粉菌有许多种,例如,主要分布于欧洲和北美洲产麦区的小麦矮腥黑粉菌 (*Tilletia controversa* Kühn),可导致小麦减产,甚至绝收。此菌是中国重要的植物病害检疫对象,在我国尚无分布。麦粒被腥黑粉菌感染后,产生三甲胺气味,像腐烂的鱼腥味一样,因此这一类黑粉菌被称为腥黑粉菌。由于黑粉菌的侵染,使小麦变色和气味难闻,大大降低了小麦的营养,不适合人类消费。积集在脱粒机里的黑粉孢子有时会发生剧烈爆炸。此外,接触黑粉孢子的人可能产生过敏反应。危害小麦的还有小麦网腥黑粉菌 [*Tilletia caries* (de Candolle) L. R. & C. Tulasne]、小麦光腥黑粉菌 (*Tilletia laevis* Kühn) 和小麦散黑粉菌 [*Ustilago tritici* (Persoon: Persoon) Rostrup]。引起高粱黑粉病的有高粱散孢堆黑粉菌 [*Sporisorium cruentum* (Kühn) Vánky]、埃氏孢堆黑粉菌 [*Sporisorium ehrenbergii* (Kühn) Vánky]、丝孢堆黑粉菌 [*Sporisorium reilianum* (Kühn) Langdon & Fullerton]、高粱坚孢堆黑粉菌 (*Sporisorium sorghi* Ehrenberg ex Link) 和高粱花黑粉菌 (*Ustilago kenjiana* S. Ito)。危害玉米生产的黑粉病有丝孢堆黑粉菌和玉米黑粉菌 [*U. maydis* (de Candolle) Corda]。据 1975 年北方 9 个省、市统计,玉米因丝孢堆黑粉菌损失粮食达 3.25 亿公斤 (刘惕若 1984)。大麦坚黑粉菌 [*Ustilago hordei* (Persoon) Lagerheim] 可引起大麦、燕麦、莜麦和青稞黑粉病,作者 1984 年在神农架地区进行科学考察时曾见到,莜麦因大麦坚黑粉菌的侵染,造成颗粒无收。还有许多黑粉菌引起的农作物病害,在此不详细列出。

黑粉菌的少数种能食用,例如玉米黑粉菌产生的菌瘿是可食的 (Kealey & Kosikowski

1981)。墨西哥的部分地区已把这种菌瘿制成罐头食品，称其为“cuitlacoche”或“玉米蘑菇”。近几年来，美国出售这种菌瘿的商业性市场也发展起来。这就促使人们采用人工接种玉米的方法生产大量菌瘿供应市场 (Pataky 1991, Pope & McCarter 1992)。还有菰黑粉菌(茭白)也是人们喜爱的蔬菜。在日本，这种黑粉菌曾在药店出售，叫做菰炭或菰根炭；妇女们用橄榄褐色的黑粉孢子画眉，使眉毛的颜色变深，还将其混合油后用于染发 (Miyabe 1895; 余永年 1962)。这种孢子与虫胶混合后制成天然漆，用做涂料 (Kawagoe 1924)。丝孢堆黑粉菌 [*Sporisorium reilianum* (Kühn) Langdon & Fullerton] 能产生赤霉素 A₃。还有许多黑粉菌，例如玉米黑粉菌和花药黑粉菌 [*Ustilago violacea* (Persoon: Persoon) Roussel]，由于能在培养基中迅速生长，是进行遗传学研究的好材料。玉米黑粉菌能产生黑粉菌酸 (ustilagic acid)，黑粉菌酸是糖脂的混合物，具有抗生素的活力，能抗真菌，也能抗细菌，抗革兰氏阳性细菌的活性要比革兰氏阴性细菌强。

症 状

植物受黑粉菌的侵染发生病变，主要产生以下症状：

1. 肿胀 (swelling)：许多黑粉菌侵染植物后，引起受害部位肿大。
2. 菌瘿 (或菌瘤, gall)：受害部位明显肿大，形成大小不等的菌瘿。例如玉米黑粉菌 [*Ustilago maydis* (de Candolle) Corda] 的菌瘿在玉米的花序、叶和茎部形成，初期有白色的包被包围，后期包被破裂露出黑粉孢子。如果雌性花序被侵染，则使玉米少产籽或不产籽。
3. 矮化 (dwarfing)：受黑粉菌侵染的植物变矮，例如受小麦矮腥黑粉菌 (*Tilletia controversa* Kühn) 侵染的小麦病株比健株矮 25%~66%，分蘖增多。
4. 丛枝 (witches' broom)：黑粉菌侵染茎部或嫩枝，引起帚状分枝，如白井黑粉菌 (*Ustilago shiraiana* P. Hennings) 引起竹子产生丛枝。
5. 雌雄同株 (hermaphroditism)：花药黑粉菌诱发石竹科 (Carophyllaceae) 植物雌雄同株。正常石竹科植物为雌雄异株。花药黑粉菌侵染花药后，诱发子房的形成。由于昆虫的传播，使雌雄异株的雌花产生不育雄蕊，雄蕊的花药中充满黑粉孢子。

形 态

黑粉菌的菌丝体 (mycelium) 是无色的，含有一至二个或者多个细胞核。这些菌丝可以侵染整个植物或者局部，通常在寄主植物细胞间生长，有些种的菌丝还可以在寄主植物的细胞内，甚至穿透寄主细胞而生长。黑粉菌的某些种类有吸器 (Bushnell 1972, Nagler & Oberwinkler 1989, Bauer et al. 1997)。依据 Moore (1972) 的观点，黑粉菌缺乏桶孔隔膜 (dolipore septum)。但是，许多学者 (Deml 1977, Deml & Oberwinkler 1981, Roberson & Luttrell 1989, Bauer et al. 1997) 证明小麦网腥黑粉菌 [*Tilletia caries* (de Candolle) L. R. & C. Tulasne]、印度腥黑粉菌 (*Tilletia indica* Mitra)、狼尾草腥黑粉菌 [*Tilletia barclayana* (Brefeld) Saccardo & P. Sydow]、沼湿草尾孢黑粉

菌 [*Neovossia molinae* (Thümen) Körnicke]、*Entyloma arnosericidis* H. & P. Sydow 和灯心草根肿黑粉菌 [*Entorrhiza casparyana* (Magnus) Lagerheim] 等具有桶孔隔膜。Bauer 等 (1997) 证明毛茛条黑粉菌 [*Urocystis ranunculi* (Libert) Moesz] 等具有简单孔隔膜。居间炭黑粉菌 (*Anthracoidea intercedens* Nannfeldt) 和泡状莫氏黑粉菌 [*Moesziomyces bullatus* (Schröter) Vánky] 等具有无孔隔膜。O'Donnell 和 McLaughlin (1984) 和 Bauer 等 (1989) 发现燕麦散黑粉菌 [*Ustilago avenae* (Persoon: Persoon) Rostrup]、玉米黑粉菌 [*Ustilago maydis* (de Candolle) Corda] 和小麦散黑粉菌 [*Ustilago tritici* (Persoon: Persoon) Rostrup] 的隔膜显示小的孔状结构, 成熟时孔迅速关闭。

黑粉菌的多数种类仅形成黑粉孢子 (ustilospore) 和担孢子 (basidiospore), 少数种类, 例如叶黑粉菌属 (*Entyloma*) 能在寄主的表面形成分生孢子 (conidium)。

黑粉孢子通常内壁薄, 外壁厚, 表面光滑或有各种纹饰。

黑粉孢子是无柄的孢子, 数目和排列组合各式各样; 它们可以是单个的, 例如黑粉菌属 (*Ustilago*) 和腥黑粉菌属 (*Tilletia*); 或是两个的, 例如裂孢黑粉菌属 (*Schizonella*) 和蛤孢黑粉菌属 (*Mycosyrinx*)。黑粉孢子能形成全部由可育细胞组成的孢子球, 例如团黑粉菌属 (*Sorosporium*)、亚团黑粉菌属 (*Tolyposporium*) 和楔孢黑粉菌属 (*Thecaphora*)。黑粉孢子可被不育细胞包围, 例如条黑粉菌属 (*Urocystis*) 和实球黑粉菌属 (*Doassansia*)。黑粉孢子也可以包围不育细胞, 例如黏膜黑粉菌属 (*Testicularia*) 和虚球黑粉菌属 (*Doassansiopsis*)。

生 活 史

Fischer 和 Holton (1957) 曾对黑粉菌的生活史进行过详尽的讨论。生活史往往因种而异。通常黑粉孢子形成初期为双核, 经核配成为双倍体的单核孢子, 许多黑粉孢子形成后, 需要经过一段休眠方可萌发, 有的种类的黑粉孢子形成后即可萌发。黑粉孢子萌发产生有隔或无隔的先菌丝 (promycelium)。在先菌丝上产生不定数担孢子 (basidiospore), 或不产生担孢子。在先菌丝或黑粉孢子中发生减数分裂。黑粉菌的侵染方式主要有三种类型: ① 通过种子上的黑粉孢子侵染籽苗; ② 由于黑粉孢子在植物花期柱头萌发的结果, 在种子内通过菌丝侵染籽苗; ③ 黑粉菌在腐烂的植物中产生先菌丝, 形成担孢子, 通过风传播担孢子侵染植物 (Hawksworth et al. 1995)。黑粉菌对植物的侵染可以是多年生的, 它们在寄主组织中越冬, 例如条形黑粉菌 [*Ustilago striiformis* (Westendorp) Niessl], 第二年春天, 在植物的新叶中即可呈现孢子堆。

黑粉菌中少数种存在同宗配合 (Kukkonen 1963) 或假同宗配合 (Vánky 1994), 例如炭黑粉菌属。多数种为异宗配合, 需要可亲和担孢子交配产生致病双核体。

有性生殖不通过性器官来完成, 通过两个担孢子结合, 一个担孢子和一个先菌丝细胞结合, 一个先菌丝中的两个细胞结合。

黑粉菌是兼性腐生菌, 通常在寄主组织中形成菌丝体, 在培养基上形成酵母状细胞。例如, 丝孢堆黑粉菌当 pH 调到 7.3 时, 在培养液中形成酵母状细胞 (Yang et al. 1996)。黑粉菌的某些种类, 例如玉米黑粉菌, 在培养基上既能形成酵母状细胞, 也能

形成菌丝体。温度、湿度、pH 值和光等因素影响黑粉孢子的萌发。几个种被证明在人工培养基上能完成生活史，例如粟黑粉菌 (*Ustilago crameri* Körnicke) 等 (Paravicini 1917, Kniep 1921, Sartoris 1924, Wang 1934, Wang 1943, Leach et al. 1946)。

黑粉菌的分类标准

黑粉菌的分类标准主要基于黑粉孢子的形态、大小和表面纹饰；黑粉孢子的存在方式，例如单个、成对结合或者形成孢子球等；孢子堆的特征，包括不育细胞、包被和中轴的存在与组成等。扫描电镜的应用，是黑粉菌研究的一个重要里程碑。扫描电镜使黑粉孢子的表面纹饰更加清晰，而纹饰特征是分种的重要依据。萌发方式和寄主的专化性在分类中仍然起重要作用 (Durán 1987)。

黑粉菌的分类地位

Persoon (1801) 在其著名的《真菌纲要》(Synopsis Methodica Fungorum) 一书中，将黑粉菌放在锈菌的 *Aecidium* 和 *Uredo* 属，例如：① *Uredo caricis* Persoon [现用名 *Anthracoidea caricis* (Persoon: Persoon) Brefeld]，② *Uredo violacea* Persoon [现用名 *Ustilago violacea* (Persoon: Persoon) Roussel]。Fries (1829~1832) 则把黑粉菌作为半知菌的 *Hypodermii* (Coniomycetes 纲第 4 目) 处理。de Bary (1884) 认为黑粉菌介于藻状菌和子囊菌之间。Bessey (1894) 倾向于把黑粉菌作为子囊菌。Bennett 和 Murray (1899) 认为黑粉菌是接合菌。19 世纪末，Patouillard (1884) 把黑粉菌放在异担子菌纲 (*Heterobasidiomycetes*)，Brefeld (1895) 则放在半担子菌纲 (*Hemibasidiomycetes*)，当时，黑粉菌的分类地位相当混乱。

近 30 多年来，关于黑粉菌的分类地位曾提出许多方案，众说纷纭。von Arx (1967) 根据黑粉菌有酵母状时期，将黑粉菌目放在内孢霉纲 (*Endomycetes*)，此纲还含有其他 5 个目：内孢霉目 (*Endomycetales*)、掷孢酵母目 (*Sporobolomycetales*)、球拟酵母目 (*Torulopsidales*)、外囊菌目 (*Taphrinales*) 和外担菌目 (*Exobasidiales*)。此纲介于接合菌与子囊菌之间。Donk (1972~1973) 认为黑粉菌缺乏典型担子菌的特征，缺少担子结构，锁状联合不典型，缺乏典型桶孔隔膜，把黑粉菌放在半担子菌纲 (*Hemibasidiomycetes*)。Moore (1972) 提出黑粉菌的隔膜超微结构有层，没有子囊菌特有的伏鲁宁体 (Woronin body)，是简单隔膜，缺乏桶孔隔膜 (后来许多真菌学家证明黑粉菌的许多种具有桶孔隔膜)。黑粉孢子萌发产生具有一至多个小孢子的菌丝，他认为这种小孢子不是减数分裂产生的担孢子，也不是子囊菌类型，而称小孢子为 *ustidium* (pl.-ia)。他认为黑粉菌既不是担子菌，也不是子囊菌，而提出一个新门，黑粉菌门 (*Ustomycota*)。此门分为两纲，黑粉菌纲 (*Ustomycetes*) 和担孢酵母纲 (*Sporidiomycetes*)。

但是，许多真菌学家通过对黑粉菌生物学特性的研究，认为黑粉菌与担子菌接近。例如，黑粉菌细胞壁的 DBB 红色反应 (Hagler & Ahearn 1981)，有辅酶 Q-10 系统 (Yamada et al. 1987)，较高 G-C 百分含量 (Oberwinkler 1978)，对某些杀菌剂的反应 (Hall 1979) 以及 5S rRNA 序列分析 (Walker & Doolittle 1982) 等。后来，Moore