

张治平,耿园,戴海博,等. 茭白黑粉菌(*Ustilago esculenta*)研究进展[J]. 江苏农业科学,2016,44(12):45-48.  
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2016.12.011

# 茭白黑粉菌(*Ustilago esculenta*)研究进展

张治平,耿园,戴海博,缪旻珉

(扬州大学园艺与植物保护学院,江苏扬州 225009)

**摘要:**茭白黑粉菌是专一寄生在茭白体内的一种活体营养型真菌,该菌与茭白植株共生后能刺激植株茎部组织膨大形成可以食用的美味蔬菜——茭白。本文综述了茭白黑粉菌病原菌的类型、形态特征、生活史、分离、鉴定,以及茭白黑粉菌与茭白孕茭关系等方面的研究进展,并对今后的研究方向进行了展望。

**关键词:**茭白;茭白黑粉菌;孕茭;研究进展

**中图分类号:** S436.45 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2016)12-0045-04

茭白(*Zizania latifolia* Turcz.) 别称茭瓜、茭笋、高瓜、菰等,是禾本科菰属(*Zizania* Gronov. ex L.) 的一种多年生水生宿根性草本植物,是我国重要的水生蔬菜之一。茭白肥美可口的肉质茎是由茭白黑粉菌(*Ustilago esculenta* P. Henn) 侵染茭白植株刺激茭白茎基部膨大形成的<sup>[1]</sup>。茭白黑粉菌的侵染及其与茭白植株的互作关系是茭白能否孕茭的关键,同时茭白黑粉菌的菌丝形态是决定茭白商品性和食用价值的关键因素<sup>[2-3]</sup>。本文就茭白黑粉菌的研究现状进行了综述,并探讨了今后茭白黑粉菌的研究方向和重点,以期揭示茭白孕茭机理,为茭白的生产和育种提供依据。

## 1 茭白黑粉菌病原菌的特性

茭白黑粉菌,为黑粉菌目(*Ustilaginales*) 黑粉菌科(*Ustilaginaceae*) 黑粉菌属[*Ustilago* (Pers.) Roussel] 真菌,是专一寄生在茭白植株体内的活体营养型真菌<sup>[4]</sup>。该病原菌原发源于我国,现广泛分布于东亚的日本、越南、印度以及俄罗斯、美国等地。

1.1.1 茭白黑粉菌的命名 目前文献中普遍承认的茭白黑粉菌拉丁名是 *Ustilago esculenta* P. Henn, 该拉丁名最早是被 Hennings<sup>[5]</sup> 命名的。Hori 认为,茭白黑粉菌冬孢子萌发方式

与长黑粉菌(*Ustilago ingissima* Sow. Tul)、芦苇黑粉菌(*Ustilago grandis* Fr.) 很相似,三者应同属于原黑粉菌属(*Proustilago* Bref.)<sup>[6]</sup>。

不同学者根据黑粉菌形态发生学的研究对其进行命名和归类,并明确新名字是否有效。茭白黑粉菌在文献中还出现过其他 2 个拉丁名,但都没有被学者认可。其中 1 个拉丁名的由来是, Mundkur 等研究茭白黑粉菌孢子堆形成过程,发现其与疣黑粉菌(*Melanopsichium* Beck) 的孢子堆形成过程相同,因此将其改名为 *Melanopsichium esculenta* (P. Henn.) Mundk. et Thir.<sup>[7]</sup>,但是两者的孢子堆除了形成过程一致,在形成部位、结构、萌发方式等其他方面都极其不同,从而被否定;另外 1 个拉丁名的由来是, Liou<sup>[8]</sup> 根据 Yan<sup>[9]</sup> 对茭白黑粉菌冬孢子萌发的研究结果,将其命名为 *Yenia esculenta* (P. Henn.) Liou, 并建立了菰黑粉属(*Yenia* Liou), 但是该菌的孢子萌发形态极易受到外界条件的影响<sup>[1]</sup>, 并且孢子萌发产生的先菌丝有分隔,与 Liou 建立的 *Yenia* Liou 属的其他种类黑粉菌不同<sup>[10]</sup>, 因而 *Yenia esculenta* (P. Henn.) Liou 也没有被学术界认可。郑传临等对黑粉菌属进行了类平均法的系统聚类分析,认为茭白黑粉菌应放在黑粉菌属内,学名为 *Ustilago esculenta* P. Henn 最适宜<sup>[11]</sup>。

1.1.2 茭白黑粉菌的类型 根据茭白黑粉菌在茭白肉质茎膨大期间形成孢子堆的早晚,将茭白黑粉菌分为 2 种株系, T 型(teliospore)、M-T 型(mycelia-teliospore) 黑粉菌<sup>[12]</sup>。T 型菌株来自于灰茭,它在灰茭的潜育期比正常茭白短,在肉质茎膨大初期就产生厚垣孢子堆;而 M-T 型菌株来自于正常膨大的茭白,在肉质茎膨大后期才形成孢子堆<sup>[3]</sup>。从余茭 4 号、浙茭 2 号 2 个品种正常茭白和灰茭中分离得到的 T 型、M-T 型菌株, 2 个菌株的 ITS-5.8S rRNA 序列在 152~158

transport in mouse blastocysts via IGF-I receptor[J]. Mol Reprod Dev, 1996, 44(1):71-76.

[37] Caboni P, Liori B, Kumar A, et al. Metabolomics analysis and modeling suggest a lysophosphocholines-PAF receptor interaction in fibromyalgia[J]. PLoS One, 2014, 9(9):e107626.

[38] O'Neill C, Gidley-Baird A A, Pike I L, et al. Use of a bioassay for embryo-derived platelet-activating factor as a means of assessing quality and pregnancy potential of human embryos[J]. Fertil Steril,

1987, 47(6):969-975.

[39] Roudebush W E, Wininger J D, Jones A E, et al. Embryonic platelet-activating factor: an indicator of embryo viability[J]. Hum Reprod, 2002, 17(5):1306-1310.

[40] Emerson M, Travis A R, Bathgate R, et al. Characterization and functional significance of calcium transients in the 2-cell mouse embryo induced by an autocrine growth factor[J]. J Biol Chem, 2000, 275(29):21905-21913.

位点的核苷酸存在 1 个碱基差异,但在蛋白质组上存在较大差异<sup>[2]</sup>。此外,T 型菌落的生长速率大于 M-T 型菌落,前者菌落需要 7 d 可以到达最大干物质质量,后者则需要 20 d<sup>[13]</sup>。柯卫东等报道,从野生茭和灰茭上分离的菌株与正常茭的菌株间存在较大差异<sup>[14]</sup>。不同品种的 T 型菌株间也有差异,茭白品种蒋墅茭 T 型菌株的生长速率均显著高于茭白品种葑红早 T 型菌株,且对 pH 值的反应比葑红早敏感,2 个品种 T 型菌株间主要矿质元素的原子百分比也存在一定差异<sup>[15]</sup>。

### 1.1.3 茭白黑粉菌的形态特征和生活史

1.1.3.1 茭白黑粉菌在寄主植株体内的形态特征和生活史 中国和日本等地灰茭植株体内的 T 型黑粉菌菌丝形态时间很短,孢子堆形成很早,植株上部茎开始膨大就产生且始终能观察到 T 型黑粉菌冬孢子时期,在灰茭肉质茎膨大后期,肉质茎内充满黑色的冬孢子<sup>[2,12]</sup>。Jose 等对印度、缅甸沼泽、湿地和栖息地生长的灰茭 T 型黑粉菌研究表明,T 型黑粉菌在寄主植株生长发育不同时期存在不同形态,孢子和菌丝周年存在于寄主的地下茎,4—9 月在幼苗中观察不到黑粉菌结构,从 9 月份早期到 12 月份,黑粉菌侵染的部位分散的菌丝形成孢子,但植株茎节区域观察不到冬孢子,在灰茭肉质茎膨大后期,肉质茎内黑粉菌冬孢子部分存在,还可以食用<sup>[16]</sup>。不同地区 T 型黑粉菌在寄主体内的形态和生活史差异,可能是茭白品种的不同造成的。

M-T 型黑粉菌在茭白植株体内是多年生的,以菌丝形态存在,冬孢子会在少数茭白品种的肉质茎生长后期零星产生<sup>[2]</sup>。冬季,黑粉菌菌丝主要分布在地下茎的节部和芽体附近,次年春季再从地下茎向植株侵染;茭白幼苗中,菌丝多为细线状、短而卷曲;随着茭白肉质茎的膨大,菌丝在茭白茎内开始分枝聚集,形成紧密的网状,此时菌丝具有明显的分隔,细胞双核,没有吸器;在茭白膨大末期,部分菌丝原生质收缩成团,细胞壁加厚,形成零星的冬孢子,冬孢子分散在距离生长点 10 mm 以下的膨大肉质茎中,而在生长点顶端黑粉菌始终是以菌丝形式存在<sup>[3,13,17]</sup>,这样黑粉菌完成了在活体寄主内的整个生命周期。Su 则认为,茭白黑粉菌在寄主体内主要以担孢子形式存在,并在茭白黑粉菌的整个生活史中占有重要地位<sup>[18]</sup>。

1.1.3.2 茭白黑粉菌在离体培养条件下的形态特征和生活史 在离体培养条件下,T 型黑粉菌菌落为圆形,表面湿润光滑,初为乳白色,以后慢慢变为淡黄色,周围产生白色菌丝,放入冰箱保存 15 d 后,菌落出现黑斑<sup>[2,19]</sup>。T 型菌落在半乳糖培养基上菌落较厚,在蔗糖、葡萄糖、果糖培养基上,菌落薄而平展,其冬孢子为土黑色,圆形或扁圆形,中间凹陷,表面具疣,直径一般为 5~7  $\mu\text{m}$ ,也可达到 10  $\mu\text{m}$ <sup>[19~20]</sup>。

T 型黑粉菌萌发方式为芽殖,先形成短且无分隔的单核担孢子原菌丝,经过一次核分裂,成为双核,以后逐渐长大,产生 1~4 个分隔的担孢子原菌丝<sup>[9~10,19~20]</sup>。在担孢子原菌丝的侧面分隔线处或顶部长出次生担孢子原菌丝或 1~7 个担孢子。担孢子极易脱落,而形成单核的小孢子,随后变为双核的小孢子,起初为棒状,长度为 30~250  $\mu\text{m}$ ;小孢子继续生长,形状多为细长两端尖锐的梭形,并出现 2 个到十几个不等的分隔。一部分担孢子以芽殖的方式长出新的担孢子,一部分担孢子可以发育形成菌丝,菌丝长度为担孢子的几倍,菌丝分

枝或不分枝,分枝数可达到 7 个<sup>[2,10,20]</sup>。在人工培养基上进行长时间培养后,营养菌丝或小孢子的两端或中间会出现原生质体收缩增多、细胞壁增厚、颜色加深的膨大细胞——厚垣孢子,厚垣孢子形状为圆形、椭圆形、近圆形或广卵形,表面粗糙,深褐色,可以单个或成串存在。厚垣孢子在离体培养条件下很难形成,并且没有休眠期,在适宜条件下就可萌发<sup>[2,10]</sup>。厚垣孢子能忍受恶劣环境,在 -15  $^{\circ}\text{C}$  仍能保持活性,急剧冷冻能促进厚垣孢子萌发,只有在 48  $^{\circ}\text{C}$  水浴 50 min 后,厚垣孢子才会丧失萌发活性<sup>[16,21]</sup>。

M-T 型黑粉菌菌落为圆形,淡黄色,干燥褶皱,且较致密,经过长时间培养后,菌落周围出现白色菌丝,M-T 菌株在离体培养条件下多以酵母型、短杆状、芽殖形态和分枝聚集的菌丝型形态存在,很难形成孢子完成生活史<sup>[2,22]</sup>。

You 等研究表明,黑粉菌 T 型和 M-T 型的阶段代表了茭白黑粉菌离体培养下 2 个相对稳定形态时期,同时可能代表了茭白黑粉菌生命周期中担孢子和菌丝时期的不同时期<sup>[2]</sup>。茭白黑粉菌在人工培养基上的生活史可以概括为 2 种形式:一种形式是由冬孢子萌发开始,经过担孢子先菌丝生长,形成担孢子,产生菌丝,最后形成厚垣孢子;另一种形式为冬孢子萌发开始,但不产生厚垣孢子,而是以担孢子芽殖结束<sup>[2,20,23]</sup>。

1.1.4 茭白黑粉菌的分离和鉴定 T 型黑粉菌的离体培养技术已经相对成熟,冬孢子萌发和菌丝生长均适宜在偏酸环境下;冬孢子在疏水界面上萌发较快,在 25~35  $^{\circ}\text{C}$  下均可萌发,最适萌发温度为 27~30  $^{\circ}\text{C}$ ,在蔗糖作为碳源的培养基上萌发最好;菌丝培养需要较高的相对湿度,其最佳培养温度为 28  $^{\circ}\text{C}$ ,菌丝在以蔗糖、葡萄糖、果糖作为碳源、蛋白胨、天门冬酰胺作为氮源的培养基上生长最好<sup>[2,10,19,24]</sup>。林源吉等研究表明,茭白黑粉菌在 28  $^{\circ}\text{C}$ 、pH 值为 6 的 PDA 综合培养液,摇床速度 130 r/min 的条件下,培养 6 d 可达到相对稳定生长期<sup>[25]</sup>。

M-T 型黑粉菌在 T 型黑粉菌培养条件下也可生长,只是 M-T 型菌株生长速度明显低于 T 型菌株<sup>[2,14,26]</sup>;王晓清等分别用单孢分离法从茭白中分离获得了 M-T 型菌株,但是对其生长萌发特性没有说明<sup>[27~28]</sup>;曹乾超等研究表明,用研磨法和切片法可以分离出茭白品种龙茭 2 号正常茭 M-T 型黑粉菌,在加入羧苄青霉素和卡那霉素的双抗 YEPS 固体培养基上,菌丝生长迅速<sup>[22]</sup>。

目前多用菌落特征、孢子、菌丝形态等方面的观察和基于 ITS-5.8S rDNA 的分子序列测定结果分析相结合的方法,来鉴定分离出茭白黑粉菌<sup>[2,22,29~30]</sup>。

## 2 茭白形态及孕茭与茭白黑粉菌的关系

茭白黑粉菌与茭白植株的共生关系直接影响了茭白形态。正常茭白孕茭是茭白黑粉菌侵入茭白嫩茎后,刺激细胞快速生长膨大所形成。在田间,茭白植株往往会表现出 3 种形态,即正常茭、雄茭、灰茭。正常茭的黑粉菌菌丝体在茭白植株中多年生,越冬前或越冬后的所有新生芽体中均带菌,到次年春天,茭白黑粉菌菌丝从母体通过维管束间组织、薄壁组织或维管束侵入由茭白地下茎的顶芽和腋芽形成的植株中,使新生植株从开始生长就受到菌丝侵染<sup>[12]</sup>;黑粉菌与茭白植

株共生后,抑制茭白植株的株高,刺激茭白地上生物量的产生,净光合速率和叶绿素含量也有所升高<sup>[31]</sup>。雄茭是植株逃避了黑粉菌的侵染,茎尖组织不再膨大形成茭笋,植株长势较旺,有时抽穗开花,并结实而导致的结果。灰茭分蘖是因其菌丝的潜育期比较短,在肉质茎膨大期间,部分菌丝较早地产生了不同程度的黑粉孢子堆,不能食用<sup>[3]</sup>,植株形态矮小瘦弱,产生的灰茭明显小于正常茭白。

茭白能否正常孕茭与黑粉菌密切相关。杜志贵等研究表明,25℃左右及其以下的温度条件对茭白肉质茎形成有决定性影响<sup>[32]</sup>。柯卫东等认为,茭白黑粉菌对较高温的敏感性可能是夏季茭白不能孕茭的一个主要原因<sup>[14]</sup>。茭白的耐热性与茭白内黑粉菌的耐热性密切相关,茭白的成熟性主要由黑粉菌控制,茭白黑粉菌的生长繁殖温度需求一般为 15~30℃,当温度达到 32℃时,菌丝体几乎不生长,相应的茭白品种小腊台孕茭适温为 14~22℃,刘谭茭正常孕茭温度为 19~27℃<sup>[33]</sup>。常福辰等发现,Hg<sup>2+</sup>浓度超过 2 mg/L 时能诱发茭白黑粉菌消亡,从而导致茭白茎尖不能膨大<sup>[34]</sup>。

### 3 茭白黑粉菌分子生物学研究进展

目前对于茭白黑粉菌的分子生物学研究还处在起步阶段。Nakajima 等克隆了具有降解宿主茭白细胞壁功能的  $\beta$ -葡萄糖苷酶编码基因 *Uebgl3A* 和修饰、降解茭白黑粉菌细胞壁  $\beta$ -1,3-葡聚糖的编码基因 *Lam16A*<sup>[35-36]</sup>。在茭白黑粉菌 T 型和 M-T 型二态型转换研究中,应荣克隆了茭白黑粉菌 cAMP 途径关键基因 (*Uepka*) 及 MAPK 途径关键基因 (*UeErk*、*UeMkk*、*UeSsk*)<sup>[37]</sup>;刘俊平克隆了茭白黑粉菌异柠檬酸裂合酶编码基因 *UeICL* 和线粒体氧化戊二酸载体蛋白编码基因 *UeMCP*,这 2 个基因是茭白黑粉菌乙醛酸循环中的关键基因<sup>[38]</sup>;胡鹏等利用菰黑粉菌的转录组数据设计特异性引物,分别从茭白品种龙茭 2 号的 M-T 型黑粉菌和 T 型黑粉菌中采用 RT-PCR 扩增得到 *Rbf1*、*Ueubc2* 基因及开放阅读框序列;进一步研究表明 *Uepka*、*UeErk*、*UeMkk*、*UeSsk*、*UeICL*、*UeMCP*、*Rbf1*、*Ueubc2* 基因在茭白黑粉菌的菌丝形成及真菌二态型转变过程中有重要作用<sup>[39-40]</sup>。Yu 等建立了茭白黑粉菌的原生质体再生体系<sup>[41]</sup>,Guo 等公布了茭白黑粉菌全基因组序列<sup>[42]</sup>,张雅芬等对 T 型黑粉菌和 M-T 型黑粉菌全基因组测序分析,结果显示 2 种类型的黑粉菌存在超过 100 个致病相关基因的差异,认为这可能是直接导致茭白在田间表现为灰茭和正常茭白的原因<sup>[43]</sup>。这些研究结果为揭示黑粉菌在茭白孕茭过程中的作用机理奠定了基础。

### 4 存在问题及研究展望

#### 4.1 黑粉菌种群差异和进化规律的研究

茭白黑粉菌与大麦黑粉菌 [*Ustilago hordei* (Pers.) Lagerh.]、玉米黑粉菌 [*Ustilago maydis* (DC.) Corola] 等为同一个属。黑粉菌侵入寄主后,一般都是引起病害,危害寄主植株叶片或果实生长,降低产量;而茭白黑粉菌侵染菰草分生组织仅仅是阻止其开花,在菰草茎上部产生膨胀结构,形成美味的可食用蔬菜,但寄主并没有表现出黄萎和坏死<sup>[12-13]</sup>,这显然和其他黑粉菌侵染寄主引起的病症截然不同。从分子生物学角度来系统研究黑粉菌种群之间的差异和进化规律,对于

揭示茭白黑粉菌与其他黑粉菌致病性差异有重要意义。

#### 4.2 茭白黑粉菌侵入茭白植株途径研究

关于茭白黑粉菌侵入茭白植株的途径,目前有以下几种说法:谢成章认为,黑粉菌以菌丝或厚垣孢子通过水流直接侵入幼芽<sup>[44]</sup>;施国新等则认为,黑粉菌以菌丝或冬孢子在体内过冬,次年产生小孢子侵入幼芽<sup>[17]</sup>;丁小余等认为,黑粉菌是以菌丝形式在茭白植株体内过冬,次年春天恢复生长,不是由外界侵入<sup>[45]</sup>。以上研究结果,均是采用组织切片观察法研究茭白黑粉菌在茭白体内的形态特征得出的结论。因此,开展黑粉菌侵入茭白植株途径的分子生物学研究是今后研究方向。

#### 4.3 人工接种黑粉菌的研究

茭白品种选育实际上是一个无性系育种过程;生产上强调必须年年季季不断选种,才能保持其优良种性<sup>[31]</sup>。柯卫东指出,因为茭白形成与 M-T 型黑粉菌的共生密切相关,任何一方发生变异均能产生茭白品种的变异<sup>[14]</sup>。石敏筛选到茭白黑粉菌的耐热突变体<sup>[28]</sup>。但是,茭白黑粉菌的冬孢子在培养过程中没有严格的休眠期,用小孢子或冬孢子进行多种方法接种茭白试验均未成功<sup>[14]</sup>,若能成功实现人工接种黑粉菌,不仅可以直接揭示茭白孕茭与黑粉菌的关系,而且可以提供一种新的茭白育种途径。

#### 4.4 黑粉菌与茭白植株互作刺激茭白孕茭的分子机理研究

前人研究表明,不同茭白黑粉菌菌株在 ITS-5.8S rRNA 区序列、蛋白质组、培养条件、菌落大小、对茭白的致病性等方面存在明显差异,这说明茭白黑粉菌可能存在多个生理小种<sup>[2,14-15,46]</sup>。不同茭白品种的黑粉菌是否属于同一种,以及这些茭白黑粉菌的亲缘关系等方面的问题都没有进行系统研究。

茭白黑粉菌的侵入是茭白肉质茎膨大的关键,茭白肉质茎是茭白植株受到黑粉菌侵染产生的肥大菌樱,茭白孕茭实际上是受到病原菌侵染的结果<sup>[47-48]</sup>,茭白黑粉菌存在 T 型和 M-T 型 2 种形态,黑粉菌二态型转换与其致病性密切相关<sup>[38]</sup>。目前对于茭白肉质茎膨大的研究多集中在孕茭产生以后,茭白自身生理生化的研究;对茭白黑粉菌的研究多数是离体培养条件下的生物学特性研究;对茭白和黑粉菌的互作关系,主要是在细胞学水平上对茭白植株体内黑粉菌的观察,少数分子生物学的研究也是集中在个别基因的表达和克隆,迄今茭白和黑粉菌互作的机理还不是很明确<sup>[2-3,38,47]</sup>。

随着茭白黑粉菌和茭白全基因组序列的公布,对茭白的研究也会越来越深入,运用分子生物学手段,深入研究黑粉菌种群的多样性,揭示黑粉菌与茭白植株互作、茭白孕茭的分子机理将成为未来研究热点。

#### 参考文献:

- [1] 余永年. 茭白黑粉菌刺激生长物质的研究[J]. 植物学报, 1962, 10(4): 339-350.
- [2] You W Y, Liu Q, Zou K Q, et al. Morphological and molecular differences in two strains of *Ustilago esculenta*[J]. Current Microbiology, 2011, 62(1): 44-54.
- [3] Zhang J Z, Chu F Q, Guo D P, et al. Cytology and ultrastructure of interactions between *Ustilago esculenta* and *Zizania latifolia* [J].

- Mycological Progress, 2012, 11(2): 499–508.
- [4] 闫宁, 薛惠民, 石林豫, 等. 茭白“雄茭”和“灰茭”的形成及遗传特性[J]. 中国蔬菜, 2013, 16(8): 35–42.
- [5] Hennings P. Neue und interessante Pilze aus dem Königlich botanischen Museum in Berlin. III [J]. Hedwigia, 1895, 34(1): 10–13.
- [6] Hori S. On *ustilago esculenta* P. Henn [J]. Annales Mycologici, 1907, 5(150): 150–154.
- [7] Mundkur B B, Thirumalalacher M J. Revisions of and additions to Indian fungi I [J]. Indian Mycologici Papers, 1946, (16): 1–27.
- [8] Liou T N. Sur l'existence d'une nouvelle famille des Ustilaginales [J]. Contributions from the Institute of Botany, National Academy of Peiping, 1949, 6: 37–47.
- [9] Yan W Y. Duxieme note sur quelques Ustilaginees de Chine [J]. Contributions From the Institute of Botany, National Academy of Peiping, 1935, 3: 5–15.
- [10] 程岩, 沈崇尧, 裴维蕃. 关于茭白黑粉菌的正名问题[J]. 真菌学报, 1989, 8(1): 9–16.
- [11] 郑传临, 沈崇尧, 裴维蕃. 黑粉菌属的聚类分析[J]. 真菌学报, 1990, 9(3): 196–201.
- [12] Yang H C, Leu L S. Formation and histopathology of galls induced by *Ustilago esculenta* in *Zizania latifolia* [J]. Phytopathology, 1978, 68(11): 1572–1576.
- [13] Chan Y S, Thrower L B. The host parasite relationship between *Zizania caduciflora* Turcz. and *Ustilago esculenta* P. Henn. , II. *Ustilago esculenta* in culture [J]. New Phytologist, 1980, 85(2): 209–216.
- [14] 柯卫东, 孔庆东, 周国林. 菰黑粉菌不同菌株比较研究[J]. 长江蔬菜, 1996(8): 21–24.
- [15] 江解增, 韩秀芹, 曹盛生, 等. 茭白品种间黑粉菌部分生物学特性[J]. 江苏农业学报, 2006, 22(1): 71–75.
- [16] Jose R C, Goyari S, Louis B A, et al. Investigation on the biotrophic interaction of *Ustilago esculenta* on *Zizania latifolia* found in the Indo–Burma biodiversity hotspot [J]. Microbial Pathogenesis, 2016, 98: 6–15.
- [17] 施国新, 徐祥生. 茭白黑粉菌在茭白植株体内形态发育的初步研究[J]. 云南植物研究, 1991, 13(2): 167–172.
- [18] Su H J. Some cultural studies on *Ustilago esculenta* [J]. Agriculture National Taiwan University, 1961, 10: 139–160.
- [19] 郭得平, 李曙轩, 曹小芝. 茭白黑粉菌(*Ustilago esculenta*)某些生物学特性的研究[J]. 浙江农业大学学报, 1991, 17(1): 80–84.
- [20] 李志兰, 尤文雨, 邹克琴, 等. 菰黑粉菌孢子萌发过程形态学观察及系统发育研究[J]. 中国计量学院学报, 2010, 21(2): 140–145.
- [21] Terrell E E, Batra L R. *Zizania latifolia* and *Ustilago esculenta*, a Grass–Fungus association [J]. Economic Botany, 1982, 36(3): 274–285.
- [22] 曹乾超, 张雅芬, 崔海峰, 等. 菰黑粉菌分离方法的研究[J]. 长江蔬菜, 2015(22): 195–197.
- [23] Chung K R, Tzeng D D. Nutritional requirements of the edible gall–producing fungus *Ustilago esculenta* [J]. Journals of Biological Sciences, 2004, 4(2): 246–252.
- [24] 徐蝉, 张敬泽, 王晓清, 等. 美味黑粉菌冬孢子萌发条件的研究[J]. 长江蔬菜, 2012(16): 104–107.
- [25] 林源吉, 夏湛恩, 俞晓平. 茭白黑粉菌摇瓶发酵条件的研究[J]. 浙江农业学报, 2006, 18(5): 344–347.
- [26] 赵煦泓, 尤文雨, 崔海峰, 等. 茭白黑粉菌核相变化及 ISSR 分子标记筛选的研究[J]. 中国计量学院学报, 2011, 22(2): 176–180.
- [27] 王晓清. 茭白黑粉菌原生质体制备及核型初步分析[D]. 杭州: 浙江大学, 2013.
- [28] 石敏. 茭白黑粉菌耐热突变体的筛选与抗氧化特征研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2013.
- [29] 尤文雨, 邹克琴, 俞晓平, 等. 菰黑粉菌的分离鉴定及其发酵液中植物激素的检测[J]. 菌物学报, 2010, 29(2): 178–184.
- [30] 赵海伟, 邹克琴, 叶子弘, 等. 茭白黑粉菌的分离鉴定研究[J]. 中国新技术新产品, 2010(4): 22.
- [31] 闫宁, 王晓清, 王志丹, 等. 食用黑粉菌侵染对茭白植株抗氧化系统和叶绿素荧光的影响[J]. 生态学报, 2013, 33(5): 1584–1593.
- [32] 杜志贵, 吴景云, 刘显国, 等. 水库深层低温水灌溉茭田的效应[J]. 中国蔬菜, 1996(1): 36–37.
- [33] 褚福强. 美味黑粉菌与菰草互作的细胞学研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2012.
- [34] 常福辰, 丁小余, 罗玉明, 等. 汞离子胁迫对茭白及其体内黑粉菌的影响[J]. 南京师范大学学报: 自然科学版, 2006, 29(4): 79–81.
- [35] Nakajima M, Yamashita T, Takahashi M, et al. Identification, cloning, and characterization of beta–glucosidase from *Ustilago esculenta* [J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2012, 93(5): 1989–1998.
- [36] Nakajima M, Yamashita T, Takahashi M, et al. A novel glycosyl phosphatidylinositol–anchored glycoside hydrolase from *Ustilago esculenta* functions in beta–1,3–glucan degradation [J]. Applied and Environmental Microbiology, 2012, 78(16): 5682–5689.
- [37] 应荣. 茭白黑粉菌 cAMP 及 MAPK 途径关键基因的克隆及表达分析[D]. 杭州: 中国计量学院, 2014.
- [38] 刘俊平. 茭白黑粉菌二型态转换的影响因素分析及乙醛酸循环关键基因功能初探[D]. 杭州: 中国计量学院, 2014.
- [39] 胡鹏, 张雅芬, 崔海峰, 等. 菰黑粉菌转录调节因子 Rbf1 的克隆及表达分析[J]. 长江蔬菜, 2015(22): 198–201.
- [40] 余佳佳, 张雅芬, 崔海峰, 等. 菰黑粉菌中 *Ueub2* 的克隆及表达分析[J]. 长江蔬菜, 2015(22): 202–207.
- [41] Yu J J, Zhang Y F, Cui H F, et al. An efficient genetic manipulation protocol for *Ustilago esculenta* [J]. FEMS Microbiology Letters, 2015, 362(12): 87.
- [42] Guo L B, Qiu J, Han Z J, et al. A host plant genome (*Zizania latifolia*) after a century–long endophyte infection [J]. The Plant Journal, 2015, 83(4): 600–609.
- [43] 张雅芬, 崔海峰, 叶子弘. 菰黑粉菌作用于茭白孕茭的分子机制初步研究[C]. 中国植物病理学会 2015 年学术年会论文集, 2015: 86.
- [44] 谢成章. 茭白 (*Zizania caduciflora* Hand. – Mazz.) 营养体解剖[J]. 华中农学院学报, 1984, 3(3): 70–77.
- [45] 丁小余, 陈维培, 徐祥生. 茭白分蘖苗端的结构及发育研究[J]. 南京师大学报: 自然科学版, 1991, 14(2): 60–68.
- [46] 柯卫东, 孔庆东. 茭白肉质茎形成的初步研究[J]. 长江蔬菜, 1996(12): 23.
- [47] 江解增, 张强, 曹盛生. 茭白肉质茎膨大过程中保护酶的活性变化[J]. 江苏农业科学, 2007(3): 93–95.
- [48] 张聂, 寿森炎. 茭白孕茭的生理变化研究[J]. 浙江农业科学, 2006(6): 613–617.