

茭白“雄茭”和“灰茭”的形成及遗传特性

闫宁^{1,2} 薛惠民¹ 石林豫¹ 范菁¹ 徐晓峰¹ 王志丹¹ 郭得平^{1*}

(¹浙江大学农业与生物技术学院园艺系, 浙江杭州 310058; ²中国农业科学院烟草研究所, 山东青岛 266101)

摘要:以浙茭2号(双季茭)的“雄茭”、“灰茭”和正常茭植株为试材,比较了“雄茭”、“灰茭”和正常茭植株的株高、叶数、分蘖数、植株地上部(叶片、叶鞘和地上茎)生物量和地上茎的质量、形态指标,同时研究了杀菌剂、水分、辐照等环境因子对“雄茭”和“灰茭”形成的影响,以及“雄茭”和“灰茭”的遗传特性。结果表明:“雄茭”植株最高,“灰茭”次之,正常茭最矮;正常茭和“灰茭”分蘖数和每墩植株地上部鲜质量显著高于“雄茭”;正常茭单个地上茎的鲜质量和体积最大,“灰茭”次之,“雄茭”最小。田间施用杀菌剂可能是影响“雄茭”形成的主要因素,而辐照、干旱和自然环境条件下“灰茭”均可形成。“雄茭”和“灰茭”具有遗传稳定性。

关键词:茭白;“灰茭”;遗传

中图分类号: S645.2 文献标识码: A 文章编号: 1000-6346 (2013) 16-0035-08

The Growth and Heritability of *Zizania latifolia* Plants Infected with Sporidial Strain of *Ustilago esculenta*

YAN Ning^{1,2}, XUE Hui-min¹, SHI Lin-yu¹, FAN Jing¹, XU Xiao-feng¹, WANG Zhi-dan¹, GUO De-ping^{1*}

(¹Department of Horticulture, College of Agriculture and Biotechnology, Zhejiang University, Hangzhou 310058, Zhejiang, China; ²Tobacco Research Institute of Chinese Academy of Agricultural Sciences, Qingdao 266101, Shandong, China)

Abstract: The swollen culm of *Zizania latifolia* induced by a smut fungus *Ustilago esculenta* is used as a vegetable in China. During the cultivation of *Z. latifolia*-*U. esculenta* associations, some of them escape from the infection of *U. esculenta* (as control plant), some may produce swollen culms containing mature, pigmented teliospores when infected by sporidial (T) strains of the fungus, and some produce the normal swollen culms when infected by mycelia-sporidial (M-T) strains. In this study, *Z. latifolia* (cv. 'Zhejiao No.2', a double-harvest variety) plants infected with *U. esculenta* mycelia-sporidial (M-T) and T strains, were used to measure plant height, leaf number, tiller number, aboveground biomass (leaf, sheath, culm) and morphological parameters. The effects of environmental factors (fungicide, water and irradiation) on growth of plants infected by *U. esculenta* and control plants were also investigated. The results showed that plant height was suppressed by *U. esculenta* infection, and it decreased

收稿日期: 2013-03-29; 接受日期: 2013-05-31

基金项目: 国家公益性行业(农业)科研专项(200903017-03)

作者简介: 闫宁,男,博士研究生,专业方向:植物生理和分子生物学, E-mail: yanning5110@163.com

*通讯作者(Corresponding author): 郭得平,男,教授,博士生导师,专业方向:蔬菜生理和分子生物学, E-mail: dpguo@zju.edu.cn

according to the order: control plants > plants infected by T strain > plants infected by M-T strain. It was also observed that plants infected by two distinct strains of the fungus had significantly higher tiller number and aboveground biomass (especially sheath and culm biomass) compared to control plants. In addition, fresh weights and volumes of the culms decreased according to the order: plants infected by M-T strain > plants infected by T strain > control plants. Our study also indicated that application of fungicide was considered to be the main factor causing plants to escape from fungal infection, while, irradiation and water deficiency were observed to facilitate the generation of T strain mutant from M-T strain fungus. Our results showed that T strain fungus was genetically stable.

Key words: *Zizania latifolia* Turcz.; Plants infected with sporidial strain of *Ustilago esculenta*; Heritability

茭白 (*Zizania latifolia* Turcz.) 是我国南方广泛栽培的一种重要水生蔬菜, 其产品器官——膨大的肉质茎是受茭白黑粉菌 (*Ustilago esculenta*) 侵染后诱导形成的。茭白黑粉菌是专性侵染茭白植株的一种内生活体营养真菌, 其在茭白植株地上茎基部完成菌丝生长和厚垣孢子形成, 并能侵染新生芽 (Chan & Thrower, 1980a; Zhang et al., 2012)。未受该菌侵染的茭白植株不能形成膨大茎, 生产上称之为“雄茭” (曹侃等, 1965)。正常茭和“灰茭”均可形成膨大肉质茎, 二者分别由该菌的不同生理小种侵染后形成: 正常茭是由菌丝型 (M-T 型) 茭白黑粉菌侵染后形成的, 其膨大茎可食用; 而“灰茭”是由孢子型 (T 型) 茭白黑粉菌侵染后形成的, 其膨大茎内部充满灰褐色的冬孢子堆, 不能食用 (Yang & Leu, 1978; 柯卫东等, 1996; You et al., 2011)。“雄茭”和“灰茭”在茭白生产上没有价值, 一旦形成即应人工去除 (柯卫东, 2000)。“雄茭”、“灰茭”和正常茭在植物学和生理特性上存在差异。例如, 有报道认为“雄茭”、“灰茭”和正常茭的叶脉数不同 (王雨生, 1989); “雄茭”在株高、假茎粗度和出叶数等方面与正常茭差异明显 (江解增等, 1995); “雄茭”、“灰茭”和正常茭叶片叶绿素含量和光化学效率也存在差异 (徐晓峰等, 2011; 闫宁等, 2013; Yan et al., 2013)。

对“雄茭”和“灰茭”的形成原因也有一些报道。汪葛兴 (1986) 认为根状茎萌发的分蘖苗易形成“雄茭”, 而地上茎萌发的分蘖苗的“雄茭”形成概率较低。茭白栽培过程中, “雄茭”的分化形成被认为是由于分蘖期母茎中的茭白黑粉菌菌丝未能入侵新生分蘖腋芽所致, 而“灰茭”形成与茭白黑粉菌菌丝潜育期较短有关 (丁小余等, 1991)。在田间栽培条件下, 正常茭通常会分化出“雄茭”和“灰茭”植株, 严重影响茭白栽培效益。本试验比较了“雄茭”、“灰茭”和正常茭植株的株高、叶数、分蘖数、每墩植株地上部 (叶片、叶鞘和地上茎) 生物量、植株地上茎的质量和形态指标, 同时研究了杀菌剂、水分、辐照等环境因子对“雄茭”和“灰茭”形成的影响, 以及“雄茭”和“灰茭”的遗传特性。旨在了解“雄茭”和“灰茭”形成的原因, 在生产上控制和减少“雄茭”和“灰茭”发生, 提高茭白的产量和品质。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验在浙江大学实验农场进行。供试材料为浙茭 2 号 (双季茭) 的“雄茭”、“灰茭”和正常茭植株, 于 2010 年 4 月初种植, 以后每年春季重新种植一次。株距 80 cm, 行距 100 cm。所用种墩分蘖数为 3~4 个。水田土壤为砂壤土, 有机质含量为 $11.9 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、碱解氮含量为 $92.5 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、速效磷含量为 $25.6 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、速效钾含量为 $75.9 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。试验期间栽培管理措施同一般大田生产, 并及时进行病虫害防治。

1.2 试验方法

1.2.1 形态指标的测定 在孕茭前(9月5号)、孕茭始期(9月25号)和孕茭末期(10月15日)分别测定“雄茭”、“灰茭”和正常茭植株株高、叶数、分蘖数。株高和叶数选择每墩植株中主分蘖进行测定,每次测15墩。孕茭结束后,分别取15墩植株,用天平测定每墩植株的叶片、叶鞘、地上茎、地上部总鲜质量;再分别取30株植株,用直尺测量地上茎长度,用游标卡尺测定地上茎宽度,用天平测定地上茎质量,用排水法测定地上茎体积(张志良,1987)。

1.2.2 三唑酮处理 正常茭植株孕茭前喷洒 $15 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 三唑酮(25%可湿性粉剂)的试验设3个处理,分别为:a1,孕茭前7d喷洒1次;a2,孕茭前7、14d各喷洒1次;a3,孕茭前7、14、21d各喷洒1次,以叶片湿润为宜,对照植株不喷洒。另外,正常茭植株孕茭后喷洒 $15 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 三唑酮(25%可湿性粉剂)的试验设4个处理,分别为:b1,孕茭9d喷洒1次;b2,孕茭6、9d各喷洒1次;b3,孕茭3、6、9d各喷洒1次;b4,孕茭0、3、6、9d各喷洒1次,以叶片湿润为宜,对照植株不喷洒。孕茭14d后,每处理分别取20墩植株,统计每墩植株分蘖数(株高 $>50 \text{ cm}$)与膨大茎数(质量 $>10 \text{ g}$),用天平测定膨大茎质量,用排水法测定膨大茎体积(张志良,1987),计算孕茭率。

$$\text{孕茭率}(\%) = \text{总孕茭数} / \text{总分蘖数} \times 100\%$$

孕茭前喷洒三唑酮的各处理植株和对照植株翌年分别进行移栽,秋茭采收时每处理分别取20墩植株,统计植株的分蘖数、孕茭数等。

1.2.3 辐照处理 选择苗龄为三叶期的正常茭植株进行不同剂量(50、65、75、90、100、115、130、145、160、175 Gy)的 $^{60}\text{Co}-\gamma$ 射线处理,剂量率为 $1 \sim 4 \text{ Gy} \cdot \text{min}^{-1}$ (范菁等,2010),每剂量辐照15墩植株。对照植株不进行 $^{60}\text{Co}-\gamma$ 射线处理。采收期统计“灰茭”(部分灰和全灰)和正常茭墩数,计算半灰茭墩“灰茭”率和“灰茭”率。

$$\text{半灰茭墩“灰茭”率}(\%) = \text{“灰茭”数} / (\text{“灰茭”数} + \text{正常茭数}) \times 100\%$$

$$\text{“灰茭”率}(\%) = (\text{半灰墩数} + \text{全灰墩数}) / \text{总墩数} \times 100\%$$

1.2.4 水分处理 茭白栽培条件和正常田间水分管理参照余学元(2011)的方法。缺水处理的前期管理同正常栽培,从孕茭前2个月(8月初)持续到孕茭后1个月(11月初)田间无明水,但土壤保持湿润。孕茭末期随机抽取100墩植株,统计正常茭在正常水分和缺水条件下的“雄茭”墩数、“灰茭”墩数和总墩数,计算“雄茭”率和“灰茭”率。

$$\text{“雄茭”率}(\%) = \text{“雄茭”墩数} / \text{总墩数} \times 100\%; \text{“灰茭”率}(\%) = \text{“灰茭”墩数} / \text{总墩数} \times 100\%$$

1.2.5 “雄茭”和“灰茭”的遗传特性 2010~2012年,以“雄茭”和“灰茭”植株作为母株,翌年进行分株移栽。孕茭末期,每处理随机抽取20墩植株统计“雄茭”和“灰茭”后代中的雄茭墩数和灰茭墩数,计算“雄茭”率和“灰茭”率。

试验数据用Excel软件进行整理,进行Duncan多重比较(F 值显著)。孕茭率进行方差分析前,先对数据进行反正弦转化(袁志发和周静芋,2000)。用SPSS 17.0软件进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 植株形态指标

从表1可以看出,不同生长期株高均表现为:“雄茭” $>$ “灰茭” $>$ 正常茭。其中,孕茭前(9月5日)、孕茭始期(9月25日)和孕茭末期(10月15日)“雄茭”株高比正常茭分别高21.28%、20.12%和19.68%;而“灰茭”株高比正常茭分别高10.27%、9.92%和9.82%。各生长期正常茭和“灰茭”的分蘖数均显著大于“雄茭”,但正常茭和“灰茭”的分蘖数之间无显著差异。“雄茭”、正常茭和“灰茭”植株的叶片数之间无显著差异。“雄茭”地上茎不能膨大,

“灰茭” 9 月 25 日开始膨大, 正常茭 10 月 1 日开始膨大; 孕茭末期 (10 月 15 日), 正常茭和“灰茭” 孕茭率之间无显著差异。

表 1 不同生长期“雄茭”、正常茭和“灰茭”的株高、叶片数、分蘖数和孕茭率

测定时期 (月-日)	植株	株高/cm	叶片数/片	分蘖数/个·墩 ⁻¹	孕茭率/%
孕茭前 (09-05)	“雄茭”	219.44 ± 11.5 a	8.70 ± 0.48 a	19.94 ± 2.18 b	0 a
	正常茭	180.93 ± 5.55 c	9.50 ± 0.53 a	52.62 ± 4.55 a	0 a
	“灰茭”	199.52 ± 5.36 b	9.60 ± 0.52 a	52.34 ± 4.83 a	0 a
孕茭始期 (09-25)	“雄茭”	220.43 ± 6.43 a	8.90 ± 0.56 a	20.33 ± 2.11 b	0 b
	正常茭	183.51 ± 6.43 c	9.60 ± 0.52 a	54.25 ± 4.05 a	0 b
	“灰茭”	201.72 ± 5.12 b	9.80 ± 0.42 a	53.24 ± 4.59 a	4.51 a
孕茭末期 (10-15)	“雄茭”	220.71 ± 6.18 a	9.00 ± 0.47 a	20.46 ± 1.71 b	0 b
	正常茭	184.42 ± 5.78 c	9.60 ± 0.52 a	54.55 ± 4.74 a	48.32 a
	“灰茭”	202.53 ± 5.46 b	9.80 ± 0.41 a	53.75 ± 5.36 a	49.73 a

注: 表中同列数据后不同小写字母表示差异显著 ($\alpha=0.05$), 下表同。

与“雄茭”相比, 正常茭和“灰茭”每墩植株的地上部鲜质量显著增加, 主要表现为叶鞘鲜质量和地上茎鲜质量显著增加。“雄茭”、正常茭和“灰茭”叶片鲜质量差异不大 (表 2)。

单个地上茎的鲜质量、体积、长度和宽度表现为: 正常茭 > “灰茭” > “雄茭”。正常茭单个地上茎鲜质量、体积、长度和宽度分别为 73.98 g、102.82 mL、20.82 cm 和 4.12 cm; “灰茭”单个地上茎鲜质量、体积、长度和宽度分别为 31.41 g、40.63 mL、16.83 cm 和 2.94 cm; 而雄茭单个地上茎鲜质量、体积、长度和宽度分别为 7.36 g、18.61 mL、13.01 cm 和 2.12 cm (表 2)。

表 2 “雄茭”、正常茭和“灰茭”植株地上部的形态指标

植株	叶片鲜质量 kg·墩 ⁻¹	叶鞘鲜质量 kg·墩 ⁻¹	地上茎鲜质量 kg·墩 ⁻¹	地上部鲜质量 kg·墩 ⁻¹	地上茎鲜质量 g·个 ⁻¹	地上茎体积 mL·个 ⁻¹	地上茎长度 cm	地上茎宽度 cm
“雄茭”	0.63 ± 0.18 a	0.71 ± 0.13 b	0.12 ± 0.02 b	1.46 ± 0.33 b	7.36 ± 1.12 c	18.61 ± 2.30 c	13.01 ± 0.71 c	2.12 ± 0.13 c
正常茭	0.68 ± 0.22 a	1.46 ± 0.32 a	1.19 ± 0.23 a	3.33 ± 0.77 a	73.98 ± 11.5 a	102.82 ± 6.46 a	20.82 ± 1.30 a	4.12 ± 0.27 a
“灰茭”	0.64 ± 0.31 a	1.29 ± 0.15 a	1.21 ± 0.44 a	3.14 ± 0.90 a	31.41 ± 2.14 b	40.63 ± 2.70 b	16.83 ± 1.23 b	2.94 ± 0.11 b

注: 测定日期为 10 月 15 日, 下表同。

2.2 影响“雄茭”和“灰茭”形成的因素

2.2.1 杀菌剂三唑酮对孕茭的影响 由表 3 可知, 孕茭前三唑酮处理显著降低了正常茭的孕茭率, 且 3 个处理间差异显著。孕茭前三唑酮处理显著降低了单个膨大茎的质量和体积。孕茭前喷洒 3 次三唑酮 (a3) 处理的植株地上茎不能膨大, 单个膨大茎质量为 2.05 g; 孕茭前喷洒 2 次 (a2) 和孕茭前喷洒 1 次 (a1) 三唑酮处理, 单个膨大茎质量分别为 11.48 g 和 12.74 g, 分别是对照的 27.93% 和 30.99%。孕茭前喷洒 3 次、孕茭前喷洒 2 次和孕茭前喷洒 1 次三唑酮处理的单个膨大茎的体积分别为 3.11、13.88、15.33 mL, 分别是对照的 5.70%、25.45% 和 28.11%。

表 3 孕茭前不同三唑酮处理对正常茭孕茭的影响

处理	总分蘖数/个	膨大茎数/个	孕茭率/%	膨大茎质量/g·个 ⁻¹	膨大茎体积/mL·个 ⁻¹
a3	774	0	0 d	2.05 ± 0.56 c	3.11 ± 0.82 c
a2	801	102	12.73 c	11.48 ± 5.73 b	13.88 ± 6.59 b
a1	813	171	21.03 b	12.74 ± 7.18 b	15.33 ± 7.24 b
未处理 (CK)	852	387	45.42 a	41.11 ± 13.58 a	54.54 ± 16.51 a

孕茭后喷洒 4 次 (b4)、孕茭后喷洒 3 次 (b3)、孕茭后喷洒 2 次 (b2) 三唑酮处理的单个膨大茎的质量、体积与对照相比差异显著; 但孕茭后喷洒 1 次三唑酮 (b1) 处理的单个膨大茎的质量、体积与对照相比差异不显著 (表 4)。孕茭后喷洒 4 次、孕茭后喷洒 3 次、孕茭后喷洒 2 次和孕茭后喷洒 1 次三唑酮处理的单个膨大茎质量分别为 13.28、34.24、49.61、65.37

g, 分别为对照的 17.97%、46.33%、67.12% 和 88.45%; 单个膨大茎体积分别为 24.41、44.18、69.52、83.56 mL, 分别为对照的 21.69%、39.25%、61.77% 和 74.24%。

由表 5 可知, 孕茭前喷洒 3 次三唑酮 (a3) 处理的植株, 翌年仍未能孕茭; 孕茭前喷洒 2 次 (a2) 和孕茭前喷洒 1 次 (a1) 处理的植株, 翌年的孕茭墩数和总孕茭数都较少; 而未处理对照植株全部孕茭。

2.2.2 辐照对“灰茭”和“雄茭”形成的影响

由表 6 可知, 未经辐照的 145 墩正常茭植株产生了 2 墩半“灰茭”和 2 墩全“灰茭”, 即“灰茭”率为 2.76%; 与未经辐照的对照植株相比, 辐照植株的“灰茭”率都大幅增加, 辐射剂量为 50、65、75、90、100、115、130、145、160 Gy 和 175 Gy 时, 存活植株的“灰茭”率分别为 50.00%、33.33%、58.33%、27.27%、36.36%、42.86%、33.33%、50.00%、50.00% 和 100.00%。未经辐照的 145 墩正常茭植株产生了 3 墩“雄茭”, “雄茭”率为 2.07%; 而所有存活的辐照植株均未产生“雄茭”植株。

表 6 辐照对“灰茭”和“雄茭”形成的影响

辐射剂量/Gy	辐照后存活总墩数/墩	半灰墩数/墩	半灰茭墩数/墩	“灰茭”率/%	全灰墩数/墩	正常茭墩数/墩	“灰茭”率/%	“雄茭”墩数/墩	“雄茭”率/%
0 (CK)	145	2	27/53 (50.94%), 33/52 (63.46%)		2	138	2.76	3	2.07
50	14	1	32/46 (69.57%)		6	7	50.00	0	0
65	12	3	12/47 (25.53%), 19/57 (33.33%), 41/55 (74.55%)		1	8	33.33	0	0
75	12	6	5/51 (9.80%), 8/54 (14.81%), 8/50 (16.00%), 9/51 (17.65%), 14/56 (25.00%), 18/48 (37.50%)		1	5	58.33	0	0
90	11	3	8/45 (17.78%), 12/53 (22.64%), 16/46 (34.78%)		0	8	27.27	0	0
100	11	2	3/52 (5.77%), 6/51 (11.76%)		2	7	36.36	0	0
115	14	4	3/60 (5.00%), 6/51 (11.76%), 12/52 (23.08%), 19/57 (33.33%)		2	8	42.86	0	0
130	12	4	5/52 (9.62%), 8/48 (16.67%), 8/49 (16.33%), 13/55 (23.64%)		0	8	33.33	0	0
145	6	3	5/49 (10.20%), 8/54 (14.81%), 52/55 (94.55%)		0	3	50.00	0	0
160	2	1	23/48 (47.92%)		0	1	50.00	0	0
175	1	1	17/45 (37.78%)		0	0	100.00	0	0

2.2.3 水分对“雄茭”和“灰茭”形成的影响 由表 7 可知, 正常水分管理条件下, 104 墩正常茭植株产生了 2 墩“雄茭”, “雄茭”率为 1.92%; 缺水条件下, 98 墩正常茭植株产生了 1 墩“雄茭”, “雄茭”率为 1.02%。正常水分管理条件下, 104 墩正常茭植株仅产生 3 墩“灰茭”, “灰茭”率为 2.88%; 缺水条件下, 98 墩正常茭植株产生了 9 墩“灰茭”, “灰茭”率为 9.18%。

2.2.4 田间栽培条件下“雄茭”和“灰茭”的发生情况 由表 8 可知, 正常田间栽培条件下 2010、2011 年和 2012 年的“雄茭”率分别为 2.97%、3.06% 和 1.92%, 而“灰茭”率分别为

表 7 缺水对“雄茭”和“灰茭”形成的影响

处理	总墩数/墩	分蘖数 个·墩 ⁻¹	“雄茭”墩 数/墩	“雄茭”数 个·墩 ⁻¹	“雄茭” 率/%	“灰茭”墩 数/墩	“灰茭”数 个·墩 ⁻¹	“灰茭” 率/%
正常水分 (CK)	104	46.7	2	25.5	1.92	3	14.3	2.88
缺水	98	41.6	1	26.0	1.02	9	19.8	9.18

表 4 孕茭后不同三唑酮处理对膨大茎质量和体积的影响

处理	膨大茎质量/g·个 ⁻¹	膨大茎体积/mL·个 ⁻¹
b4	13.28 ± 3.64 d	24.41 ± 4.25 d
b3	34.24 ± 5.12 c	44.18 ± 8.09 c
b2	49.61 ± 6.84 b	69.52 ± 9.73 b
b1	65.37 ± 10.69 ab	83.56 ± 20.51 ab
未处理 (CK)	73.91 ± 14.95 a	112.55 ± 22.28 a

表 5 孕茭前不同三唑酮处理对翌年孕茭的影响

处理	总墩数/墩	总分蘖 数/个	孕茭墩 数/墩	总孕茭数/个
a3	20	398	0	0
a2	20	425	1	2
a1	20	458	3	6
未处理 (CK)	20	854	20	367

2.97%、2.04% 和 2.88%。

2.3 “雄茭”和“灰茭”的遗传特性

第 1 年和第 2 年,“雄茭”植株后代全部是“雄茭”;第 3 年,20 墩“雄茭”中有 1 墩植株有孕茭现象,有 5 株分蘖苗形成了膨大茎(表 9)。“灰茭”种植的 3 年间,其后代全部是“灰茭”(表 10),具有稳定的遗传特性。

表 8 田间栽培条件下“雄茭”和“灰茭”的发生率

年份	总墩数/墩	“雄茭”墩数/墩	“雄茭”率/%	灰茭墩数/墩	“灰茭”率/%
2010	101	3	2.97	3	2.97
2011	98	3	3.06	2	2.04
2012	104	2	1.92	3	2.88

表 9 “雄茭”的遗传特性

年份	总墩数/墩	分蘖数/个·墩 ⁻¹	“雄茭”墩数/墩	“雄茭”数/个·墩 ⁻¹	“雄茭”率/%	孕茭墩数/墩	孕茭数/个·墩 ⁻¹	孕茭率/%
2010	20	23.2	20	23.2	100.00	0	0	0
2011	20	23.7	20	23.7	100.00	0	0	0
2012	20	24.6	19	24.4	95.00	1	5	1.02

表 10 “灰茭”的遗传特性

年份	总墩数/墩	分蘖数/个·墩 ⁻¹	“灰茭”墩数/墩	“灰茭”数/个·墩 ⁻¹	“灰茭”率/%	正常孕茭墩数/墩	孕茭率/%
2010	20	52.8	20	24.5	100.00	0	46.40
2011	20	48.2	20	23.8	100.00	0	49.38
2012	20	49.7	20	25.4	100.00	0	51.10

3 结论与讨论

3.1 茭白植株生长受茭白黑粉菌侵染的影响

本试验结果表明,经茭白黑粉菌侵染后茭白植株株高显著降低,但分蘖数和地上部生物量却显著增加。与“雄茭”相比,“灰茭”和正常茭植株分蘖数大幅增加,这可能与茭白黑粉菌侵染导致植物组织中生长素和细胞分裂素含量的改变有关,因为该菌可刺激这两种植物激素分泌(余永年,1962; Chan & Thrower, 1980b; Lin & Lin, 1990; Chung & Tzeng, 2004)。已有研究证明植物形态建成与激素密切相关,例如生长素可促进腋芽的形成,而细胞分裂素对维持生长点的分生有重要作用(Wang & Li, 2008),这可能是“雄茭”和正常茭植株在分蘖数以及株高、叶长、叶宽等形态指标上表现差异的原因(江解增等,1995; 闫宁等,2013; Yan et al., 2013)。

本试验观察到“雄茭”植株的长势比正常茭强,这与以前的报道一致(曹侃等,1965; 闫宁等,2013; Yan et al., 2013)。同时,“灰茭”株高比正常茭高,表明“灰茭”长势比正常茭强,这与丁小余等(1991)观察到“灰茭”长势弱于正常茭的现象不同,这种差异产生的原因可能与茭白品种和生长季节有关。江解增等(1995)报道,“雄茭”的出叶数大于正常茭,而在本试验中并未观察到该现象。孕茭开始后,植株生长中心开始转移,光合产物主要流向膨大的肉质茎,肉质茎成为这一时期营养物质供应的最终库(江解增等,2001)。茭白黑粉菌侵染虽然提高了茭白叶片的光化学效率(徐晓峰等,2011; 闫宁等,2013; Yan et al., 2013),但却抑制了茭白植株生长(比如株高降低),这一方面可能与肉质茎成为一个典型的库器官有关,另一方面光合作用的部分同化物被调运到新生分蘖中,从而抑制主分蘖的生长。

3.2 施用杀菌剂是“雄茭”形成的重要因素

茭白植株产生膨大茎是因为受到了茭白黑粉菌的侵染,因此不利于茭白黑粉菌生长和繁殖的因素都可能导致“雄茭”的产生(徐蝉等,2012)。孕茭前喷洒 3 次三唑酮处理的正常茭植株不能孕茭,可能是植株地上茎中的茭白黑粉菌被杀死的缘故。但孕茭前喷洒 2 次和孕茭前喷洒 1 次三唑酮处理的植株仍可孕茭。根据第 2 年的观察,孕茭前喷洒 3 次三唑酮处理的植株不会孕茭,孕茭前喷洒 2 次和孕茭前喷洒 1 次三唑酮处理的植株有极少数可以孕茭,这可能是由于孕茭前

喷洒 3 次三唑酮处理的植株地上茎中的茭白黑粉菌被杀死, 而孕茭前喷洒 2 次和孕茭前喷洒 1 次三唑酮处理的植株地上茎中的茭白黑粉菌部分被杀死。

植株地上茎膨大前 21 d, 试验地的白天、夜晚温度均在 30 ℃ 以上, 不利于茭白黑粉菌菌丝的大量繁殖 (郭得平等, 1991; 徐蝉等, 2012), 此时植株地上茎中茭白黑粉菌菌丝生长量较小, 三唑酮处理几乎可以完全杀死地上茎中所有的茭白黑粉菌; 而植株地上茎膨大前 7、14 d, 环境温度低于 30 ℃, 茭白黑粉菌菌丝快速生长并且大量繁殖 (郭得平等, 1991, 徐蝉等, 2012), 此时三唑酮处理不能完全杀死植株地上茎中的茭白黑粉菌, 植株仍可部分孕茭。孕茭后喷洒 4 次、孕茭后喷洒 3 次、孕茭后喷洒 2 次三唑酮处理的植株膨大茎质量、体积之间差异显著, 也说明地上茎膨大过程与茭白黑粉菌密切相关 (Chan & Thower, 1980b; 江解增等, 2004), 足够量的茭白黑粉菌菌丝生长是植株地上茎膨大的必要条件。

本试验结果显示, 杀菌剂三唑酮会杀死茭白植株中的茭白黑粉菌, 导致“雄茭”产生。同样, 其他杀菌剂, 如 Hg^{2+} 也能引发“雄茭”形成 (常福辰等, 2006)。值得注意的是, 生产上一些田块“雄茭”发生率很高, 这很可能与杀菌剂的不正确使用有关。所以, 为了防止“雄茭”形成, 生产上防治茭白锈病等真菌病害时要规范使用杀菌剂。

3.3 辐照影响“灰茭”的形成

本试验结果表明, 经 $^{60}Co-\gamma$ 射线辐射后“灰茭”率显著提高。电离辐射可通过对 DNA 的损伤而杀死微生物, 所以辐照对茭白黑粉菌来说是一种不良环境。T 型茭白黑粉菌更能适应辐照这种不良环境, 所以辐照使 M-T 型向 T 型茭白黑粉菌转化。黄建中等 (2011) 研究发现茭白黑粉菌在 10 kGy 以下的 $^{60}Co-\gamma$ 射线辐照后仍能生长。本试验中, 最高辐照剂量仅为 175 Gy, 不会有效杀死植株组织中的茭白黑粉菌, 因此本试验辐照条件并未导致“雄茭”形成。

3.4 田间栽培条件下“雄茭”和“灰茭”的产生

本试验观察到, 正常田间栽培条件下, 第 1 年、第 2 年和第 3 年“雄茭”的产生率分别为 2.97%、3.06% 和 1.92%。尽管正常田间栽培条件下正常茭也会变成“灰茭”, 但自然条件下的“灰茭”率远远低于 $^{60}Co-\gamma$ 辐射导致的“灰茭”率。缺水条件下“灰茭”率明显提高。这与曹侃等 (1965) 报道的缺水促进“灰茭”形成的结论一致。缺水环境可能促使茭白黑粉菌向更能适应环境的 T 型株系转化。

对生物学特性和形态的观察结果表明, “灰茭”膨大茎较小, 孕茭较早, 肉质茎被茭白黑粉菌的冬孢子堆充满, 与正常茭有明显区别 (Yang & Leu, 1978; Chan & Thower, 1980a; You et al., 2011)。本试验结果与 Chan 和 Thower (1980a) 观察到“灰茭”膨大茎与正常茭无显著差异的报道不一致, 这可能与所用的茭白品种有关。同时, 通过比较“灰茭”和正常茭解剖结构, 发现“灰茭”在孕茭开始时即为“灰茭”, 而正常茭在膨大肉质茎完全老熟后才出现零星的冬孢子堆, 并且不会变为严格意义上的“灰茭”。

3.5 “雄茭”和“灰茭”的遗传特性

根据多年观察, “雄茭”基本可以多代遗传, 也说明“雄茭”很难在田间条件下再次被侵染 (丁小余等, 1991)。有趣的是, 本试验发现, “雄茭”植株经 3 年种植后, 有 1 墩发生了地上茎膨大现象, 这可能是由于受到了茭白黑粉菌再次侵染而引起的, 但也不排除是与正常茭植株发生了机械混杂而产生。对该墩“雄茭”地上茎膨大的原因, 有待于进一步研究。

本试验结果显示, “灰茭”多年种植的后代全是“灰茭”, 说明“灰茭”具有遗传稳定性。根据多年观察, 正常田间栽培条件下, 正常茭可以分化出“灰茭”, 但“灰茭”不会分化出正常茭。这表明 T 型茭白黑粉菌可能对环境胁迫的适应能力更强, 因而 M-T 型会向 T 型转化, 而 M-T 型茭白黑粉菌的大量存在主要是由于栽培需要而进行人工选择的结果。

事实上,经过扩繁和一段时间的自然选择及人工选择后,茭白植株种性容易发生变异(刘义满等,2009)。在自然界中,植物芽变的频率是非常低的,因此茭白植株的遗传变异很可能主要是由茭白黑粉菌的变异引起的。为保持茭白品种的优良种性,必须注意精选种株,年年选,季季选,降低“雄茭”和“灰茭”的发生率,这是保证茭白产量和质量的关键,也是维持茭白种性的重要措施。

参考文献

- 曹侃,王槐英,赵有为,张亚芬. 1965. 江苏茭白调查研究的初步总结. 园艺学报, 4(4): 201-212.
- 常福辰,丁小余,罗玉明,耿智,杜寅,丁鸽. 2006. 汞离子胁迫对茭白及其体内黑粉菌的影响. 南京师范大学学报:自然科学版, 29(4): 79-81.
- 丁小余,徐祥生,陈维培. 1991. “雄茭”、灰茭形成规律的初步研究. 武汉植物学研究, 9(2): 115-120.
- 范菁,闫宁,黄建中,郭得平. 2010. 不同剂量 $^{60}\text{Co}-\gamma$ 射线辐射处理对茭白生长特性的影响. 长江蔬菜, (14): 24-26.
- 郭得平,李曙轩,曹小芝. 1991. 茭白黑粉菌(*Ustilago esculenta*)某些生物学特性的研究. 浙江农业大学学报, 17(1): 80-84.
- 黄建中,石敏,郭得平,陈子元. 2011. 菰黑粉菌对 $^{60}\text{Co}-\gamma$ 辐射的抗性研究. 长江蔬菜, (16): 72-74.
- 江解增,曹磊生,丁广建,司洪庆. 1995. 雄茭和正常茭部分性状比较研究. 江苏农学院学报, 16(1): 8-9.
- 江解增,邱届娟,曹磊生,李伶利,许秀成. 2001. 茭白膨大前后源库关系的研究. 扬州大学学报:自然科学版, 4(4): 39-42.
- 江解增,邱届娟,韩秀芹,曹磊生,朱庆森. 2004. 茭白生育过程中地上各部位内源激素的含量变化. 武汉植物学研究, 22(3): 245-250.
- 柯卫东,孔庆东,周国林. 1996. 菰黑粉菌不同菌株比较研究. 长江蔬菜, (8): 21-25.
- 柯卫东. 2000. 怎样防除雄茭和灰茭. 长江蔬菜, (3): 43.
- 刘义满,柯卫东,黄新芳,李峰,彭静,朱红莲,黄来春,李明华. 2009. 茭白遗传多样性与育种技术. 长江蔬菜, (16): 1-4.
- 汪葛兴. 1986. 茭白雄茭形成原因的调查及防止措施. 中国蔬菜, 6(1): 44.
- 王雨生. 1989. 雄茭灰茭在叶脉上的诊断及防治初探. 长江蔬菜, (1): 7-8.
- 徐蝉,张敬泽,王晓清,王志丹,郭得平. 2012. 美味黑粉菌冬孢子萌发条件的研究. 长江蔬菜, (16): 104-107.
- 徐晓峰,闫宁,张敬泽,黄建中,郭得平. 2011. 雄茭、灰茭、正常茭形态指标及光合特性研究. 长江蔬菜, (16): 31-33.
- 闫宁,王晓清,王志丹,张艳丽,薛惠民,郭得平. 2013. 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. 生态学报, 33(5): 1584-1593.
- 余学元. 2011. 茭白栽培管理技术. 安徽农学通报, 17(4): 136-137.
- 余永年. 1962. 茭白黑粉菌刺激生长物质的研究. 植物学报, 10(4): 339-350.
- 袁志发,周静芊. 2000. 试验设计与统计分析. 北京:高等教育出版社: 75-76.
- 张志良. 1987. 植物生理学实验指导. 北京:高等教育出版社: 154.
- Chan Y S, Thrower L B. 1980a. The host-parasite relationship between *Zizania caduciflora* Turcz. and *Ustilago esculenta* P. Henn. I. structure and development of the host and host-parasite combination. New Phytologist, 85(2): 201-207.
- Chan Y S, Thrower L B. 1980b. The host-parasite relationship between *Zizania caduciflora* Turcz. and *Ustilago esculenta* P. Henn. IV. growth substances in the host-parasite combination. New Phytologist, 85(2): 225-233.
- Chung K R, Tzeng D D. 2004. Biosynthesis of indole-3-acetic acid by the gall-inducing fungus *Ustilago esculenta*. Journal of Biological Sciences, 4(6): 744-750.
- Lin Y L, Lin C H. 1990. Involvement of tRNA bound cytokinin on the gall formation in *Zizania*. Journal of Experimental Botany, 41(3): 277-281.
- Wang Y, Li J. 2008. Molecular basis of plant architecture. Annual Review of Plant Biology, 59(1): 253-279.
- Yan N, Wang X Q, Xu X F, Guo D P, Wang Z D, Zhang J Z, Hyde K D, Liu H L. 2013. Plant growth and photosynthetic performance of *Zizania latifolia* are altered by endophytic *Ustilago esculenta* infection. Physiological and Molecular Plant Pathology, 83: 75-83.
- Yang H, Leu L. 1978. Formation and histopathology of galls induced by *Ustilago esculenta* in *Zizania latifolia*. Phytopathology, 68(11): 1572-1576.
- You W Y, Liu Q A, Zou K Q, Yu X P, Cui H F, Ye Z H. 2011. Morphological and molecular differences in two strains of *Ustilago esculenta*. Current Microbiology, 62(1): 44-54.
- Zhang J Z, Chu F Q, Guo D P, Hyde K D, Xie G L. 2012. Cytology and ultrastructure of interactions between *Ustilago esculenta* and *Zizania latifolia*. Mycological Progress, 11(1): 499-508.