

丝核菌的分类系统：现状及存在问题

李伟^{*1,2}, 曹淑琳^{1,2}, 陈怀谷^{*1,2}

1 江苏省农业科学院植物保护研究所, 江苏 南京 210014

2 江苏省粮食作物现代产业技术协同创新中心(扬州大学), 江苏 扬州 225009

李伟, 曹淑琳, 陈怀谷. 丝核菌的分类系统：现状及存在问题[J]. 微生物学通报, 2022, 49(8): 3469-3491

Li Wei, Cao Shulin, Chen Huaigu. Taxonomy of *Rhizoctonia* fungi: status quo and problems[J]. Microbiology China, 2022, 49(8): 3469-3491

摘 要：以重要植物病原菌为特征的丝核菌是一类在土壤中广泛分布的丝状真菌，通常不产孢，以菌丝或菌核的形式存在，多样性非常丰富。本文基于国内外最新研究进展，对依据菌丝体的细胞核数目、菌丝融合、有性生殖和系统进化等方面的基本特征展开的丝核菌分类体系及分类现状进行了综述。基于菌丝的细胞核数目，丝核菌被分为单核、双核和多核丝核菌三大类群。自然界中单核丝核菌数量极少，多核和双核丝核菌在全球分布广泛，占丝核菌的绝大多数。基于菌丝融合试验的结果，目前多核丝核菌被分为 13 个菌丝融合群，双核丝核菌被分为 18 个菌丝融合群。部分融合群内又根据一些稳定的特征分了亚群，但亚群的建立标准并不统一。目前的分子系统学研究结果基本支持丝核菌的菌丝融合群及亚群的分类。基于部分有性世代被发现的菌株的形态特征，多核和双核丝核菌分别被鉴定为亡革菌属和角担菌属。此外，目前已有分属重要植物病原菌和兰科菌根菌类群的至少 9 个融合群或亚群的 17 个菌株完成了基因组测序，比较基因组学和线粒体组学开始在丝核菌分类和进化研究中发挥作用。丝核菌分类系统特殊且复杂，作者在文末提出了目前丝核菌分类学研究面临的问题和今后研究的趋势，期待更多的学者参与到这个重要菌群的研究中来。

关键词：多核丝核菌；双核丝核菌；菌丝融合群；角担菌科；兰科菌根菌

基金项目：国家自然科学基金(32072375)；国家现代农业产业技术体系项目(CARS-3)

Supported by: National Natural Science Foundation of China (32072375); China Agriculture Research System Program (CARS-3)

*Corresponding authors: E-mail: LI Wei: lw0501@jaas.ac.cn; CHEN Huaigu: huaigu@jaas.ac.cn

Received: 2021-11-26; Accepted: 2022-01-25; Published online: 2022-04-01

Taxonomy of *Rhizoctonia* fungi: status quo and problems

LI Wei^{*1,2}, CAO Shulin^{1,2}, CHEN Huaigu^{*1,2}

1 Institute of Plant Protection, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, Jiangsu, China

2 Jiangsu Co-Innovation Centre for Modern Production Technology of Grain Crops (Yangzhou University), Yangzhou 225009, Jiangsu, China

Abstract: Plant pathogens *Rhizoctonia* spp., which include diverse organisms, are soil inhabitants. They produce no spores and survive as hyphae and sclerotia. This paper reviewed classifications (according to number of nuclei, anastomosis, sexual reproduction, phylogeny, ect.) of *Rhizoctonia* fungi and analyzed the status quo of the taxonomy. Based on the number of hyphal nuclei, *Rhizoctonia* spp. are classified into uninucleate (UNR), binucleate (BNR), and multinucleate fungi (MNR). BNR and MNR are omnipresent, while UNR are rarely found in the nature. According to the result of anastomosis reactions, MNR and BNR are respectively categorized into 13 and 18 anastomosis groups (AGs). Some AGs are further divided into subgroups based on some stable characteristics, but the standards for the subclassification are not uniform. The results of molecular phylogenetic research also support the classification of AGs and subgroups. Based on the morphological characteristics of some *Rhizoctonia* isolates with sexual reproduction, MNR and BNR are identified as *Thanatephorus* and *Ceratobasidium*, respectively. At present, genome sequencing has been completed for at least 17 isolates of 9 AGs or subgroups which are important plant pathogens and orchid mycorrhizal fungi. Comparative genomics and mitogenomics have played an important role in the classification and phylogenetic research of *Rhizoctonia*. In summary, the classification systems of *Rhizoctonia* are special and complex. The authors also analyzed the problems in the taxonomy of *Rhizoctonia* and the future research trend, hoping to provide a reference for the future research on *Rhizoctonia*.

Keywords: multinucleate *Rhizoctonia*; binucleate *Rhizoctonia*; anastomosis group; *Ceratobasidiaceae*; orchid mycorrhizal fungi

丝核菌是一大类不产孢的丝核菌属 (*Rhizoctonia* DC)土生丝状真菌的统称,最早由德堪多(DeCandolle)于 1815 年描述, Parmeter 和 Whitney 于 1979 年重新总结和修订,用以容纳不产孢的植物根部病原真菌,至今已有近两百年历史,是较早被人们所记录的真菌之一^[1]。经过广义丝核菌(*Rhizoctonia* senso lato.)、丝核菌菌群(*Rhizoctonia* complex)等概念,属内成员经过了不断的变化,从最多 120 个成员的记录,经世界各地研究人员的整理、归纳和分类,不断将有疑问的菌株剔除,融入新的菌株,并对

少量形成有性世代的菌株确定有性世代命名,将丝核菌分别归为 37 或 49 个种^[2]。然而其中除立枯丝核菌 *R. solani* Kühn 和禾谷丝核菌 *R. cerealis* Van Der Hoeven 等少数几个种外均未被广泛使用,取而代之的是菌丝融合群(anastomosis group, AG)。这是丝核菌在分类上最独特之处。

丝核菌成员繁多、生态多样性丰富,包括一些重要的植物病原菌^[3-5]、兰科植物的根系共生菌^[6-8]及很多不同生境中的腐生真菌等^[2,9-10]。作为植物病原真菌,丝核菌广泛分布于世界各地

适合作物生长的土壤中, 侵害包括禾本科、豆科、茄科、葫芦科、棕榈科和松科等植物在内的至少 1 200 种植物^[11], 在全球造成严重的粮食减产, 导致巨大的经济损失, 构成对人类赖以生存的食物生产的最大威胁。仅就亚洲的水稻来说, 丝核菌引起的水稻纹枯病造成的产量损失可高达 45%^[5]。在我国, 丝核菌的一些类群能够侵染水稻、玉米、小麦、大豆和马铃薯这五大粮食作物, 每年造成的产量损失不可估量^[5,12-16]。截至目前, 丝核菌引起的病害一直是这些农作物生产中大量使用农药的主要原因之一^[17-18]。因此, 关于丝核菌的研究对于人类的粮食安全和生态环境均十分重要。

在我国, 李华荣和黄江华等分别于 1999 年和 2002 年曾对丝核菌的融合群分类法做过比较全面的综述^[19-20]。近二十年来, 和稻瘟病菌、赤霉病菌、锈菌等重要植物病原真菌相比, 关于丝核菌及其危害的研究和报道并不多, 从事丝核菌研究的人数也很少, 研究进展也不显著, 仅有少量对个别丝核菌类群引起的作物病害的报道^[4,21-23], 对丝核菌全面的分类学进展, 已经有约二十年无中文综述。与其危害及重要性相比, 我国目前对丝核菌研究的重视程度严重不足, 以至于一些从事植物病理的学者, 特别是一些初接触丝核菌的研究者往往对丝核菌的菌丝融合群分类感到陌生。即使一些从事丝核菌研究的学者, 也容易对融合群、亚群的多样性等产生错误的认识。

本团队自 20 世纪 80 年代起就开始对长江中下游地区由丝核菌引起的小麦纹枯病进行持续研究。因为丝核菌分布广、危害大、问题复杂, 所以我们分别对丝核菌的分类、致病性、遗传多样性及基因组研究的最新进展进行了梳理, 对丝核菌研究进行系统性介绍, 希望能为相关研究人员提供一些参考。本文聚焦于丝核

菌独特的分类系统。

1 丝核菌及其基本特征

丝核菌除典型的土传病菌外, 其生活史的绝大部分时间都存在于土壤中, 营腐生生活^[10], 但也有少数类群能够和兰科植物形成菌根营共生生活^[6]。研究结果显示, 丝核菌在全球农田、草原、森林等陆地范围内分布广泛^[1-2,10,12]。在北半球, 从赤道地区一直到北极圈内的区域如芬兰(北纬 60–67°, 1 月平均气温达 -4–16 °C 的湿冷环境), 均有丝核菌的自然分布^[24-25]。因此, 丝核菌的适应性非常强。

丝核菌在自然界中以无性繁殖(asexual growth)状态存在, 典型特征是不产生任何孢子(spores)结构, 仅少数菌株能在实验室内诱导出有性世代(sexual growth)^[26-29], 但这些结构在自然界尚未被发现。根据前人的总结, 同时满足以下 8 个条件即可判定为丝核菌: (1) 在新生营养菌丝远端隔膜附近产生分枝; (2) 靠近分枝处形成隔膜; (3) 分枝处溢缩; (4) 隔膜具桶孔; (5) 无锁状联合; (6) 除念珠状细胞外, 不产生分生孢子; (7) 菌核内外结构均一, 不分化为外壳和髓质; (8) 不产生根状菌索^[1]。这些丝核菌早期主要作为植物病原菌在植物病理学领域中研究, 其共同特征是引起植物的整体枯萎或局部病斑。然而从微生物学的角度来看, 丝核菌中含有多多样性十分丰富的菌群。这给丝核菌的分类带来更多混乱。

丝核菌的生活史研究主要是从植物病理学的视角展开。丝核菌营养菌丝发达、生长旺盛, 但在营养不足或其他逆境胁迫情况下, 菌丝紧密交织形成菌核(sclerotium) (图 1 中下)。菌核呈黑色或灰褐色, 质地较硬(图 1 左下), 是丝核菌重要的抗逆性组织, 能够在土壤中长期存活(图 1 中), 并保持随时可以萌发的状态等待适宜

的条件和寄主植物。土壤中或病残体上越冬或越夏后的菌核在合适的条件下能萌发长出新的菌丝继续侵染植物(图 1 左上)。丝核菌中部分类群能够侵染植物根、茎基部或土壤中的块根、块茎(图 1 中上),通过分泌细胞壁降解酶及毒素等杀死植物细胞引起病害(图 1 右)。在植物坏死组织上的菌丝或菌核随植物病残体落入土壤,开始新一轮循环。

在农业上,丝核菌中的很多类群显示植物病原性,能侵染禾本科作物、牧草、草坪草、

蔬菜、药用植物和观赏植物,甚至林木及其他野生植物,不同程度地引起各种重要的难防治土传病害^[3-4,10]。如禾谷类作物的纹枯病(rice and maize sheath blight, wheat sharp eyespot)^[5,21,30]、植物苗期猝倒病(seedling damping-off)和立枯病(web blight)^[1]、马铃薯的溃疡病(stem canker)和黑痣病(black scurf)^[14]、大豆立枯病^[31]、甜菜根腐和冠腐病(*Rhizoctonia* root and crown rot, 我国也称立枯病)^[32-33]等。在林木方面,丝核菌引起松树等针叶树的苗期立枯病,已受到人

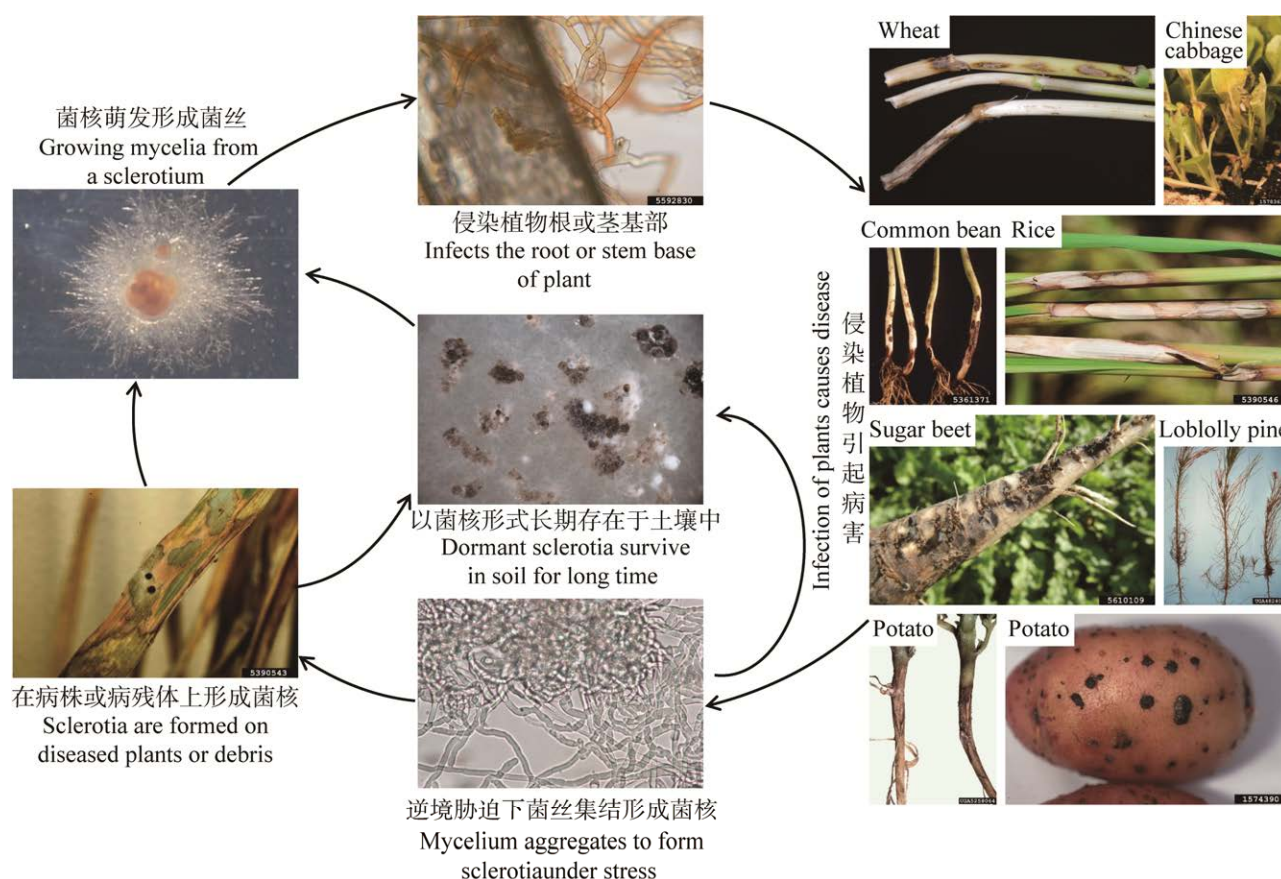


图 1 丝核菌作为植物病原菌的生活史简图 右下角有序号的图片来源于网站(<https://www.ipmimages.org/>), 根据序号可在该网站查询图片详细信息; 其余图片均为作者原图

Figure 1 Life cycle of *Rhizoctonia* fungi as plant pathogen. The photographs with image number at the bottom right obtained from IPM images (<https://www.ipmimages.org/>), more information could be checked out according to the number. Other photographs were taken by the authors.

们的关注^[9]。在草坪方面, 很多草坪草的斑类病害(patch)的主要病原也是丝核菌^[34]。这些病害每年在全球普遍发生且危害严重, 造成巨大的农业损失, 严重威胁全球粮食安全和食品安全^[5,12-14,35-36]。然而丝核菌中的另外一些成员对植物的生长繁殖有益或具有生防作用, 作为植物生长的促进因素逐渐受到关注。如一些兰科植物菌根菌即为丝核菌^[6-7,37-39], 它们为植物种子的萌发及正常生长提供碳源等营养物质。还有一些非病原丝核菌或其代谢产物等能激发植物的诱导抗性(induced resistance)^[40], 或作为生防菌协助植物抵御病原丝核菌的入侵, 在生物防治领域中受到越来越多的关注^[37,41]。

相比之下, 丝核菌在果园、经济林木、草坪等领域的研究尚不充分, 在天然草原、自然森林及天然湿地等自然生态环境中的研究依然接近空白。随着这些领域的微生物学研究越来越深入, 丝核菌在自然界的分布、作用及生物多样性也将得到进一步补充, 丝核菌的分类鉴定也将进一步完善。

2 丝核菌特殊的分类方法

真菌的分类通常以代表性菌株的生殖器官形态特征为基础, 结合其分子系统学特征决定菌株的分类地位。然而在目前的报道中, 丝核菌通常缺乏常规真菌分类学上所需要的形态特征, 难以用常规的方法进行分类^[1-3]。因此, 20 世纪 70-80 年代基本形成了基于菌丝融合现象(hyphal anastomosis)^[42-43]的比较特殊且复杂的分类系统。在实际运用中, 丝核菌属真菌常用的基本分类单位是菌丝融合群, 而生物学分类中最常用的种(species)却运用较少^[3,43-45]。这是丝核菌分类的最大特点, 也是不同于其他真菌分类的最大区别。

在长期研究中, 学术界逐渐形成了一套特殊的丝核菌分类系统: 首先根据单个细胞内细胞核的数目分成单核、双核和多核丝核菌, 再根据菌丝接触后发生的融合现象差异建立不同的菌丝融合群, 根据寄主种类、致病性或分子差异等特征进一步在融合群内划分亚群(subgroup)^[1,9,43,46]。近二十年来, 传统的分类方法结合分子系统学研究, 一些之前被认为是丝核菌的真菌被从丝核菌剔除, 一些融合群被合并, 建立了少量新的融合群, 部分融合群进一步细分成不同的亚群, 基因组学和线粒体组学的成果也开始应用在分子系统学研究中^[44-45,47-50]。因此有必要根据国内外近二十年的研究进展, 重新对丝核菌的分类系统进行梳理。

目前, 丝核菌按单个菌丝细胞所含细胞核数目分成 3 个类群: 单核丝核菌(uninucleate *Rhizoctonia*, UNR)、双核丝核菌(binucleate *Rhizoctonia*, BNR)和多核丝核菌(multinucleate *Rhizoctonia*, MNR), 其中双核丝核菌被分为 18 个菌丝融合群, 而多核丝核菌被分为 13 个菌丝融合群^[1,10,51]。根据少数菌株诱导出的有性世代形态特征, 结合最新的分子系统学研究, 这些丝核菌被归类于担子菌门(*Basidiomycota*)伞菌亚门(*Agaricomycotina*)伞菌纲(*Agaricomycetes*)鸡油菌目(*Cantharellales*)角担菌科(*Ceratobasidiaceae*), 其中单核和双核丝核菌归于角担菌属(*Ceratobasidium* Rogers), 多核丝核菌归于亡革菌属(*Thanatephorus* Donk)^[10,45,52]。

2.1 基于细胞核数目的分类

据 Ogoshi 的介绍, 1815 年德堪多建立丝核菌属时的模式种是 *R. crocorum* (Pers.) DC.^[1]。Kühn 于 1858 年建立的立枯丝核菌 *R. solani* Kühn 是目前使用最广泛的丝核菌种名, 当时仅是丝核菌属中的一个种。1915 年, Duggar 对立

枯丝核菌进行了详细的分类学描述,使其逐渐成为丝核菌的代表种而被广泛接受,而原来的模式种 *R. crocorum* 则基本不再使用^[46,53]。*R. solani* 实质上取代了 *Rhizoctonia* 属模式种的地位。

后续研究发现另有一部分丝核菌类群气生菌丝较细,产菌核也较小,与之前发现的立枯丝核菌 *R. solani* 各融合群不能发生菌丝融合,被称为“*R. solani*-like fungi”^[1,54-55]。1967 年 Parmeter 等首次发现这 2 种不同的丝核菌细胞内的细胞核数目存在差异^[54]。对更多菌株的细胞核数目研究将丝核菌分成 3 个类群:(1) 单核丝核菌,细胞内仅有 1 个细胞核,在自然界中数量很少;(2) 双核丝核菌,细胞内有 2 个细胞核(极少数有 1 个或 3 个);(3) 多核丝核菌,细胞内有 3 个或更多的细胞核^[1,10,51] (图 2)。

细胞核的数量是丝核菌的一个基本而又稳定的菌物学特征,作为菌株归类的依据是可靠的。然而,相对于菌株的数量和致病性等其他重要特征,细胞核数对于菌株分类和鉴定,又是不充分的。因此,还需要有其他特征进行补充。

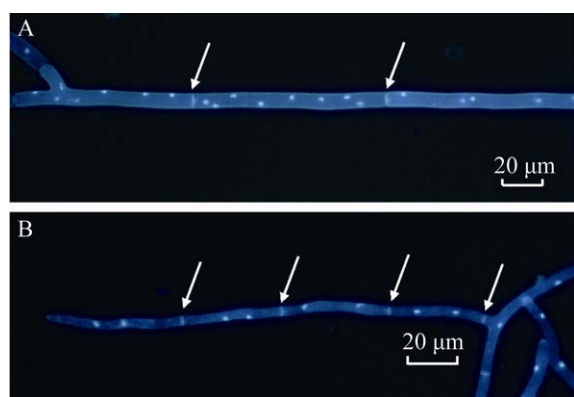


图 2 多核(A)和双核(B)丝核菌的细胞核染色
箭头表示隔膜(septum)位置

Figure 2 Fluorescence staining of the nuclei of MNR (A) and BNR (B). Arrows point out the septum in the hyphae (S).

2.2 基于菌丝融合的分类

丝状真菌生长过程中,通过菌丝融合(hyphal anastomosis)可使相邻菌丝共享水分、营养和信号分子,其对于菌丝间的信息传递、营养运输及维持群体的稳定具有重要的作用^[56]。菌丝融合也可能会在不同真菌个体间传播病毒等有害遗传物质,2 个具有遗传差异的个体间发生菌丝融合有时会引发融合细胞的死亡,以此来保持个体的完整性^[56-57]。因此,2 个菌株之间能否发生菌丝融合及发生融合后的表现,在一定程度上反映了菌株之间的亲缘关系^[43]。

早期的丝核菌研究者通常根据菌落特征、产色素颜色、生长速度、气生菌丝和菌核特征、致病性、寄主种类、生境等对不同菌株进行区分,但这种鉴定往往条件依赖性很强,结果并不可靠^[29]。早在 1932 年就有人根据菌丝融合的现象区分水稻纹枯病菌和其他丝核菌,之后陆续有研究者采用该方法对丝核菌进行分类,并分别建立了几个不同的菌丝融合群,但当时并未引起重视^[29]。

1969 年, Parmeter 等第一次系统提出了菌丝融合群分类法,建立了多核丝核菌的 4 个融合群,并发现了不同融合群之间有桥接(bridging)菌株的存在^[42]。1980 年, Burpee 等最早建立了双核丝核菌的 7 个融合群,以 CAG (*Ceratobasidium anastomosis grouping*) 1-7 命名^[55]。1983 年, Ogoshi 等将 CAG 系统整合,最终确定了 AG-A-AG-S 共 19 个融合群^[27],该系统在 1995 年召开的国际丝核菌大会上被作为双核丝核菌融合群的标准。此后,菌丝融合群分类法开始逐渐被丝核菌研究者接受^[1,9,43,46]。

菌丝融合是在实验室内观察到的细胞学现象,这个现象在不同菌株间至今比较稳定。因此,丝核菌的菌丝融合也是一个基本且稳定的菌物学特征,同样可用于丝核菌的菌株归

类。丝核菌的菌丝融合群分类法将菌丝融合过程分成 4 种类型, 对菌株间相互作用的程度及遗传差异的大小进行区分, 测定菌株之间的亲缘关系, 判断菌丝融合群: C0 和 C1 表示供试菌株属于不同的融合群; C2 通常发生在同一个融合群内, 但供试菌株遗传差异较大; C3 代表完全融合, 表示供试菌株亲缘关系比较近(表 1, 图 3)。

表 1 菌丝融合反应鉴定标准^[43]

Table 1 The criteria of classification of hyphal anastomosis reactions^[43]

类型	反应现象	菌株间的亲缘关系
Reaction	Phenotype	Nature of genetic relationship between isolates
C0 无相互作用	菌丝分别生长, 相互间无接触	无亲缘关系, 属于不同融合群
No interaction	Hyphae grow past each other, no recognition	Isolates have no genetic relationship and belong to different AG
C1 仅菌丝接触	细胞壁或膜接触不明显, 伴随或不伴随接触点细胞死亡	具有较远的亲缘关系, 通常属于不同融合群
Hyphal contact only	No evidence of wall or membrane contact, reaction may or may not be accompanied by cell death	Isolates have a distant genetic relationship and belong to either the same or different AG
C2 接触点细胞死亡	细胞壁接触并融合, 伴随接触点细胞的死亡, 可见明显的营养体不亲和性	个体间表现遗传差异, 属于同一个融合群
Killing reaction	Wall fusion (anastomosis) evident, with cell death of anastomosing and adjacent cells, somatic incompatibility response often macroscopically visible	Isolates represent genetically distinct individuals that belong to the same AG
C3 完全融合	细胞壁或膜融合, 无细胞死亡现象	无遗传差异或差异极小, 属于同一个融合群, 并可能是同一个菌株的不同株系
Perfect fusion	Wall and membrane fusion evident, point of anastomosis not clearly visible, cell death absent	Isolates are genetically identical or closely related, individuals belong to the same AG and may represent clones

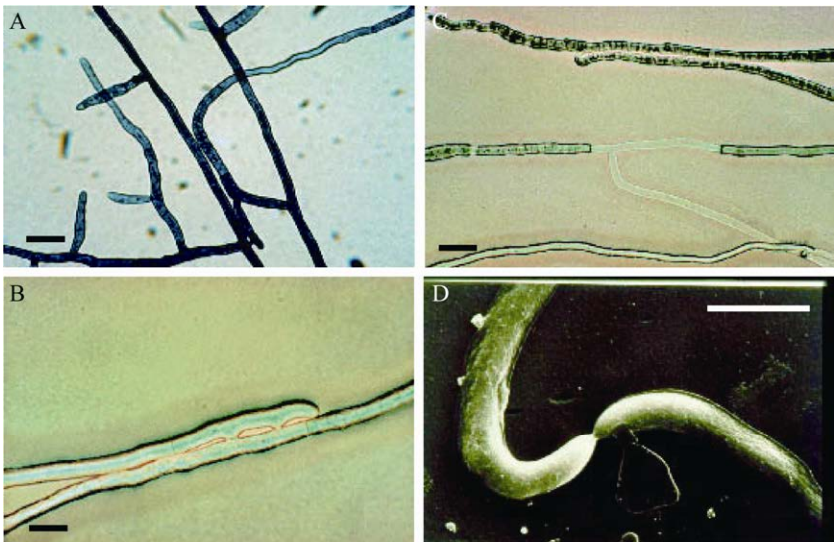


图 3 多核的 *R. solani* 菌株的菌丝融合反应现象^[2] A: 未融合; B: 融合但伴随融合细胞的死亡; C 和 D: 完全融合, 标尺为 10 μm

Figure 3 Anastomosis reactions in multinucleate *Rhizoctonia solani* strains^[2]. A: No fusion; B: Fusion with death of fused cells; C and D: Perfect fusion. Bars=10 μm.

然而在实际操作中,区分这4种融合类型仍然存在一些问题。首先,菌丝融合群的鉴定需要一整套标准融合群菌株。由于丝核菌的融合群比较多,一般的实验室很少能保存完整的一套标准菌株,这为新分离菌株的融合群鉴定带来了困难。其次,由于遗传差异的产生是一个渐变的过程,不同融合群菌株之间有时会出现桥接现象,即个别菌株能够和多个融合群发生菌丝融合^[2,19,43,58-59]。再次,一些菌株丧失了菌丝融合的能力,甚至不能发生自我融合(self-anastomose)^[60]。最后,试验操作、营养条件及供试菌株的遗传稳定性都会对融合反应产生影响^[12,15,59,61],从而影响操作人员的判断,因此结果判断需要一定的实践经验。

作者认为,菌丝融合是近缘菌株之间交换遗传物质和生理信息等的一种机制,在一定程度上可以用来判断菌株之间的亲缘关系,因而可以用于菌株分类。实际上,随着菌丝融合分类法被越来越多的人接受及其研究的深入,菌株的数量越来越多,分类越来越细,类群也越来越复杂,而且实施标准的菌丝融合测试难度也越来越大。因此,基于菌丝融合的分类方法也是有利有弊。事实上这也是其他类群存在的通病,可以说是分类学的普遍现象,亟需新的分类法产生。

2.3 基于多种标准的亚群分类

随着研究的深入和菌株数量的快速增加,在部分融合群内又分成不同的亚群。不同丝核菌的菌丝融合频率(anastomosis frequencies)、寄主植物(host origin)、致病性(pathogenicity)、培养特征(cultural characteristics)、维生素需求(vitamin requirement)、蛋白或分子差异等都曾被用来作为融合群内亚群建立的依据^[1,44,46]。

总体来说,亚群的细分大多数出现在多核丝核菌类群里(表2)。多核丝核菌 AG-1 融合群

不仅能够引起水稻的纹枯病,还能导致多种植物的立枯和叶枯(leaf blight),因此,根据菌株对不同寄主的致病性区分为 IA、IB 和 IC 亚群^[1]。另外3个亚群 ID、IE 和 IF 则是根据核糖体内部转录间隔区(ribosomal internal transcribed spacer, ITS)序列和同工酶的差异进行区分的^[67]。AG-2 融合群中,AG-2-1 和 AG-2-2 亚群是根据菌株间的融合频率区分的,但是 AG-2-2 IIIB 和 AG-2-2 IV、AG-2-2 LP (large-patch symptoms)则主要根据致病性和菌株的培养特征(culture type)差异区分^[62]。AG-3 融合群分为3个亚群 PT、TB 和 TM,分别对应各自的寄主马铃薯(potato)、烟草(tabaccoo)和番茄(tomato)^[68]。基于 DNA 杂交体现的同源性差异,AG-4 融合群又被分成 HG (homogeneous group)-I 和 HG-II 亚群,AG-6 融合群分成 HG-I 和 GV (genotypic variation)亚群^[1]。后又基于脂肪酸谱(fatty acid profiles)的差异,AG-4 融合群又分出了 HG-III 亚群^[69]。AG-9 融合群则是根据维生素 B₁ 的需求差异分成了维生素 B₁ 原养型 TP (thiamine prototrophic)和维生素 B₁ 缺陷型 TX (thiamine auxotrophic)亚群^[70]。

双核丝核菌中,融合群下再分亚群的目前只有 AG-B、AG-D 和 AG-F 这3个融合群(表3)。AG-B 的 Ba、Bb 和 Bo 亚群是根据菌丝融合频率和培养特征区分的^[46]。AG-D 的 DI、DII 和 DIII 亚群是根据培养特征、菌丝生长速度、融合频率、致病性及 ITS 序列差异划分的,引起小麦纹枯病、草坪草的 *Rhizoctonia*-patch、winter-patch 和 winter-stem-rot 等病害的是 DI 亚群,而引起草坪草 elephant-footprint 病害的是 DII 亚群^[35,71],引起草坪草 spring-rot 病害的是 DIII 亚群^[34]。AG-F 的 Fa 和 Fb 亚群根据菌丝融合频率和 ITS 序列差异区分^[44]。

表 2 多核丝核菌(*R. solani*)的融合群及亚群Table 2 The different anastomosis groups and subgroups of multinucleate *R. solani* isolates

融合群 Group	亚群 Subgroup	来源或寄主植物 Source or host plant
1	IA, IB, IC, ID, IE, IF	水稻、玉米、棉花、高粱、莴苣、卷心菜、荞麦、胡萝卜、亚麻、马铃薯、大豆等豆科植物等 Rice, corn, cotton, sorghum, lettuce, cabbage, buckwheat, carrot, flax, potato, soybean and other leguminous plants, etc.
2	1, 2-IIIB, 2-IV, 2-LP, 3, 4, I, I2T, BI	水稻、玉米、草莓、郁金香、姜、牧草、甜菜、十字花科植物等 Rice, corn, strawberry, tulips, ginger, grass, sugar beet, cruciferous plants, etc.
3	PT, TB, TM	马铃薯、烟草、番茄等 Potato, tobacco, tomatoes, etc.
4	HGI, HGII, HGIII	甜菜、西红柿、马铃薯、豌豆、洋葱、棉花、大豆等豆科植物等 Sugar beets, tomato, potato, pea, onion, cotton, soybean and other leguminous plants, etc.
5		土壤(无病原性), 马铃薯、牧草、大豆等豆科植物等 Soil (non pathogenic), potato, grass, soybean and other leguminous plants, etc.
6	HGI, GV1, GV2, GV3, GV4	土壤(无病原性), 甜菜等 Soil (non pathogenic), sugar beet, etc.
7		大豆 Soybean
8		小麦、大麦、大豆等豆科植物 Wheat, barley, soybean and other leguminous plants, etc.
9	TP, TX	马铃薯、十字花科植物 Potato, cruciferous plants
10		土壤(无病原性) Soil (non pathogenic)
11		小麦、大麦等 Wheat, barley, etc.
12		花椰菜、萝卜 Cauliflower, radish
13		土壤(无病原性) Soil (non pathogenic)

注: 总结自参考文献[1-2,31,51,59,62-66]

Note: Summarized from references [1-2,31,51,59,62-66].

我们认为丝核菌融合群内亚群的区分并不完全依据菌丝融合差异, 因此不能称之为“融合亚群”。亚群的建立进一步细化了丝核菌的分类系统, 尤其是那些具有明确的寄主植物及病害特征的亚群, 在病原鉴定、病害防控等植物病理学领域起到了重要的作用。然而, 在亚群的分类中所依据的表型(phenotype)比较随意, 多数也和传统的真菌分类无密切或普遍的关联。除真正在实际应用中具有可操作性的有效需求外, 作者不提倡这类在某个融合群内部的亚群细分。事实上, 后来的研究中很少出现这种亚群的细分了。

2.4 基于有性世代特征的分类

基于有性世代特征的分类是真菌分类学中最经典的做法, 遵从《国际藻类、菌物和植物命名法规: 深圳法规 2018》^[72]进行属以上分类地位的确定, 按照菌株有性世代的特征及

系统发育学特征进行种的确定(speciation)。采用土壤覆盖^[73]、富营养转贫营养培养^[74]、V8培养基诱导^[75]等方法在室内能够诱导出丝核菌部分融合群少量菌株的有性世代。在丝核菌研究历史上, 基于有限的有性世代形态特征曾经被分到 4 个属: 角担菌属(*Ceratobasidium* Rogers)、胶膜菌属(*Tulasnella* Schröt)、亡革菌属(*Thanatephorus* Donk)和 *Waitea* Warcup & Talbot^[1,51]。近年来, 形态特征结合分子系统学研究结果, 胶膜菌属和 *Waitea* 属已被移出角担菌科, 分别置于鸡油菌目下的胶膜菌科(*Tulasnellaceae*)和伏革菌目(*Corticiales*)下的伏革菌科(*Corticaceae*)^[10,45,52]。长期以来一直被认为是 *Waitea* 属的 *R. zae* 和 *R. oryzae*, 已被更名为 *W. zae* (Voorhees) Crouch & Cubeta 和 *W. oryzae* Crouch & Cubeta^[52]。

表 3 双核丝核菌的融合群及亚群

Table 3 The different anastomosis groups and subgroups of binucleate *Rhizoctonia* isolates

融合群 Group	亚群 Subgroup	来源或寄主植物 Source or host plant
A=CAG2		花生、马铃薯、园艺植物 Peanut, potato, horticultural plants
B	Ba, Bb, Bo	土壤(无病原性), 水稻、玉米等 Soil (non pathogenic), rice, maize, etc.
C		兰科植物、甜菜 Orchid, suger beet
D=CAG1	DI, DII, DIII	小麦、大麦、牧草和草坪草 Wheat, barley, forages and turfgrasses
E=CAG3=CAG6		土壤(无病原性), 酢浆草属植物、飞蓬属植物 Soil (non pathogenic), <i>Oxalis</i> , <i>Erigeron</i>
F=CAG4	Fa, Fb	土壤(无病原性), 草莓、大豆、豌豆、花生等 Soil (non pathogenic), strawberry, soybean, pea, peanut, etc.
G		繁缕属植物、花生、草莓等 <i>Stellaria</i> , peanut, strawberry, etc.
H		土壤(无病原性) Soil (non pathogenic)
I		土壤(无病原性), 甜菜、草莓、兰科植物等 Soil (non pathogenic), sugar beet, strawberry, orchid, etc.
K		土壤(无病原性), 甜菜、洋葱 Soil (non pathogenic), sugar beet, onion
L		土壤(无病原性) Soil (non pathogenic)
O		土壤(无病原性) Soil (non pathogenic)
P=U		兰科植物、茶树、桦木、姜 Orchid, tea, <i>Betula</i> , ginger
Q		牧草 Turfgrasses
R=CAG5		土壤(无病原性), 黄瓜、桦木、姜 Soil (non pathogenic), cucumber, <i>Betula</i> , ginger
S=CAG7		土壤(无病原性) Soil (non pathogenic)
V		芋头、姜 Taro, ginger
W		马铃薯、甜菜 Potato, suger beet

注: 总结自参考文献[2,10,33,38,44,47-48]

Note: Summarized from references [2,10,33,38,44,47-48].

目前, 根据有性世代的分类学特征, 多核的立枯丝核菌被归类为亡革菌属(*Thanatephorus*)^[76], 而且各融合群之间有性世代的担子(basidia)、担子梗(sterigmata)和担孢子(basidiospores)的形态特征差异不显著^[77], 因此认为它们属于同一个种, 即瓜亡革菌[*T. cucumeris* (Frank) Donk]。单核丝核菌和双核丝核菌被归类为角担菌属(*Ceratobasidium*)^[78]。双核丝核菌不同融合群之间有性世代的形态学差异较大。有人曾将部分双核丝核菌融合群归为角担菌, 分成了几个不同的种^[26], 但是这些种后来并未得到广泛的认可。目前双核丝核菌新发现的菌株往往用 *Ceratobasidium* sp. 加融合群来命名。单核丝核菌在自然界分布较少, 目前报道的仅在松树和杉树的树苗^[79-80]、草坪草^[81]和玉米^[82]上发现了

少量的菌株。根据诱导出的 5 个菌株的有性世代形态特征, Hietala 等认为单核丝核菌的有性世代形态特征与采集自丹麦的一种寄生在苔藓植物上的真菌 *C. bicornis* J. Erikss. & Ryvarden 相似度很高, 但由于缺少 *C. bicornis* 的标准菌株, 并未做进一步的确认^[79]。因此, 对于单核丝核菌的有性世代, 用 *Ceratobasidium* sp. 表示更为合理。

本团队曾开发了一套针对引起小麦纹枯病的双核丝核菌 AG-DI 亚群的 SSR 特异性引物, 并分析了采集自我国江苏、安徽、山东和河南的 4 个菌群的群体遗传结构, 结果表明, 双核丝核菌 AG-DI 亚群遗传物质的交换在种群形成及进化中可能起到了重要作用, 但在未发现其有性世代的情况下如何实现遗传物质的交换仍

不清楚^[35]。Liu 等采用我们开发的引物对北美洲的 7 个菌群开展了群体遗传研究, 他们的研究结果也证实了我们的观点^[83]。两者的研究都发现 AG-DI 亚群的进化起源可能不止一个, 进一步证明了丝核菌丰富的异质性。

作者认为, 丝核菌是具有丰富异质性的菌群, 其有性世代有可能呈现一定的多样性。类似的情况在 *Acremonium*、*Penicillium* 等属的异质性菌群的有性世代上已被证实^[84]。然而丝核菌菌群中已发现有性世代的案例不多, 这一想法尚未得到足够数据的证实。另外, 关于丝核菌有性世代形态学的研究集中在 20 世纪 70–80 年代, 在那之后关于丝核菌有性生殖的研究几乎未见报道。

基于分子系统学的研究结果, 很多真菌的分类地位发生了巨大变化。作者认为, 这样的变化今后还会继续延续下去。在今天看来, 四十多年前的这些进行有性世代形态学研究的丝核菌菌株, 与如今分子系统学研究所用的菌株是否能够对应还存在疑问。丝核菌进一步的分类研究还需要继续重视菌株有性世代的特征, 尤其是对一些新建立且至今尚未做过有性结构的诱导和观察的融合群。在此基础上, 再结合现代分子系统学分析才能得到比较合理的结果。

2.5 分子生物学技术在丝核菌分类中的应用

随着分子生物学技术的发展, 研究人员开始采用生物化学及分子生物学的方法如同工酶分析^[67]、细胞脂肪酸分析^[69]、电泳核型分析^[51]、DNA-DNA 杂交^[1]、DNA 指纹图谱包括 RAPD (random amplified polymorphic DNA)^[71]、SSR (simple sequence repeats)^[85] 和 ITS 序列分析等^[86–88], 揭示丝核菌的遗传多样性、系统进化关系及进行快速检测。

从以往报道的信息来看, 在这些分子生物学方法中, 根据 ITS 序列区分不同融合群及亚

群的结果与根据菌丝融合分类的结果吻合度相对较高^[10,44–45,51,63]。因此, 与其他生物类群相似, 近年来在丝核菌分类和鉴定中基于菌株 ITS 序列的系统进化分析成为应用最广泛的方法^[89]。然而, 在至今所解析的菌株中, 尽管基于 ITS 序列或多基因联合的分子系统学分析能够比较明确地把各融合群甚至亚群分开, 但在丝核菌不同等级的类群区分上仍然存在问题。在科一级的水平上, 已经明确角担菌科是一个单系群 (monophyletic group)^[10,45], 而在属一级的水平上, 多核丝核菌和双核丝核菌的表现则有所不同。所有多核丝核菌的各个融合群的菌株均在同一支聚类, 而双核丝核菌的 AG-E、AG-F、AG-P、AG-R 和 AG-S 融合群嵌套在多核丝核菌的分支里^[44]。这个结果表明, 目前所采用的分子系统学分析方法尚不能将两者完全区分开。从另一个角度来看, 少数菌株所对应的有性世代所属的角担菌属和亡革菌属并非并列的姊妹群 (sister group) 关系^[45]。这也预示着角担菌科内可能不止包含这 2 个属。

另外, 在有些融合群内不同亚群间的 ITS 序列相似度甚至低于 81%^[10,63], 说明该融合群含有亲缘关系比较远的多个类群, 也可能存在一些其他因素, 如含有未被发现的隐匿种 (cryptic species) 等。本团队对双核丝核菌 AG-DI 亚群 15 个菌株的 ITS 序列进行分析发现, 最多的一个菌株中含有 9 种有差异的 ITS 序列, 异质性非常丰富。分子进化分析及单倍型网络分析都显示, 这同一个亚群内所有的 ITS 序列可清晰地分成 3 个分支。这个结果进一步说明了丝核菌进化上的复杂性, 即使同一个亚群甚至同一个菌株内, 也可能存在多样的进化起源^[90–91]。

由于有性世代的缺乏、遗传多样性研究及分子系统学分析的一些缺陷等原因^[3,44–45], 丝核菌这个类群的分类尚有很大的不确定性。丝核

菌的菌丝融合群的分类体系仍将继续使用,在分子进化学研究的基础上建立系统发育学科(phylogenetic species)的条件尚未成熟。在进一步的分子系统学研究中,需要寻找更加合适的基因位点来区分多核和双核丝核菌,同时明确进化过程中产生如此分化的原因,或者从新视角对丝核菌的分类进行重新审视。

3 多核和双核丝核菌各菌丝融合群的特征

尽管存在一定的局限性,基于菌丝融合群的丝核菌分类无疑是截至目前最实用且被广泛接受的分类方法。目前,多核丝核菌共分为13个融合群,命名为AG-1-AG-13,以立枯丝核菌 *R. solani* 为统一的种名,有性型为瓜亡革菌 [*T. cucumeris* (Frank) Donk]。虽然亡革菌属是其有性型命名,但是由于立枯丝核菌有着约两百年的使用历史,Stalpers 等仍然建议丝核菌属 *Rhizoctonia* DC.应优先于亡革菌属 *Thanatephorus* Donk 使用^[52]。目前学术界有的双方分别使用,有的双方并记使用。

双核丝核菌分为18个融合群,命名为AG-A-AG-I、AG-K、AG-L、AG-O-AG-S、AG-V和AG-W,通常以 *Ceratobasidium* sp.后面加融合群名字命名。自1967年 Parmeter 等^[54]将部分菌株鉴定为角担菌属后,有超过20个种被描述和命名,但这些种名并未得到广泛的应用^[2,55]。目前,双核丝核菌无统一的种名。除多核和双核丝核菌外,还有极少数具有单核^[79,82],因其在自然界中数量很少而未进行融合群的区分。最近一个单核丝核菌基因组被测序,基因组研究表明单核丝核菌具有2套各16条染色体,而且与双核丝核菌染色体亲缘关系较近^[92]。我们认为,单核的染色体加倍可能是双核的染色

体未经分离而形成,单核丝核菌是双核丝核菌的特殊成员,这也是两者同属角担菌属的原因。

丝核菌广泛存在于土壤中,从丝核菌引起的病株上往往能够分离到多种融合群的菌株^[14,68]。本团队从有纹枯病症状的小麦茎基部分离鉴定了328株丝核菌,其中的优势菌群是双核的AG-DI融合群,占95%,对小麦致病力强^[15-16]。其余的5%包括了多核的AG-1、AG-2、AG-5和AG-11融合群,对小麦的多个品种几乎无致病性^[15-16]。因此,丝核菌的寄主特异性比较差,在进行丝核菌病害的病原鉴定时,优势菌群(dominant group)的概念值得提倡,从感病部位分离到的丝核菌必须经过致病力测定才能确定是否是该病害的病原菌。

3.1 多核丝核菌菌丝融合群的特征

菌丝融合分类法最早是在多核丝核菌中开始使用的,1969年 Parmeter 等建立了多核丝核菌的4个融合群,之后又陆续增加至13个(表2)^[42,54,61]。桥接群AG-BI曾一度被作为独立融合群,但根据ITS序列进行的系统进化分析将其归为AG-2融合群,成为一个单独的亚群^[10,51]。

多核丝核菌中很多是植物病原菌,备受植物病理学家关注。其寄主范围广泛,仅AG-1融合群即可侵染禾本科、豆科、锦葵科、菊科、十字花科、亚麻科、茄科等多种植物(表2)。AG-1融合群的IA亚群能够侵染水稻和玉米,引起纹枯病,造成严重的产量损失^[5,13]。在我国,2010-2020年间由纹枯病造成的水稻总体产量损失年均达102.5万t^[93]。此外,AG-1-IB亚群的丝核菌能够侵染十字花科和菊科的蔬菜作物,引起根茎部病害^[94]。AG-2-2和AG-4融合群不仅能够引起甜菜的立枯病和苗期猝倒病(seedling damping-off)^[33,95],还能引起棉花和大豆苗期的立枯病^[97-98]。AG3融合群的PT亚群引起的马铃薯茎溃疡病和黑痣病在全球马

铃薯种植区都有发生, 造成的产量损失最高可达 50%^[36]。

多核丝核菌目前被分为 13 个融合群, 但其中有 6 个融合群被细分为 28 个亚群。这些亚群的建立标准并不统一, 在实际使用中, 如此多的亚群带来的往往是混乱, 除了少数几个引起重要的作物病害的亚群外, 更多的亚群实际上不常用, 也不建议使用。

3.2 双核丝核菌菌丝融合群的特征

双核丝核菌各菌丝融合群的建立过程比较复杂。自 1983 年 Ogoshi 等确定了 AG-A-AG-S 共 19 个融合群之后^[27], 2005 年, Hyakumachi 等又建立了 2 个新的融合群 AG-T 和 AG-U, 将双核丝核菌的融合群扩大到 21 个^[91]。随着后续研究的继续及分子系统学技术的应用, AG-J 和 AG-N 被鉴定不属于丝核菌; AG-M 菌株丢失且再未被分离到; AG-T 被鉴定属于 AG-A; AG-U 被鉴定属于 AG-P, 因此双核丝核菌融合群缩减为 16 个^[44-45]。2015 年, 中国农业大学吴学宏团队从引起马铃薯茎腐烂病(potato stem canker)的双核丝核菌中鉴定了一个新的融合群 AG-W^[47]。2017 年云南农业大学杨根华和李成云团队从健康的芋头和姜的球茎上分离鉴定了双核丝核菌的 AG-V 融合群^[48]。因此, 双核丝核菌被归类为 18 个菌丝融合群(表 3)。

双核丝核菌中的多数融合群是兰科菌根菌和无病原性的土壤腐生菌, 植物病原菌比较少, 其中最有名的是引起小麦纹枯病和草坪草黄斑病的 AG-D 融合群的 DI 亚群^[15-16,89]。小麦纹枯病是一种全球性小麦病害, 几乎遍布全球各温带小麦种植区, 在欧洲、北美洲、非洲、大洋洲和亚洲都有报道^[12,17,35]。Van Der Hoeven 于 1977 年建立新种禾谷丝核菌 *R. cerealis* Van Der

Hoeven, 专门用以描述侵染小麦等禾本科作物的双核丝核菌^[98]。1984 年, Murray 和 Burpee 根据在水琼脂平板上诱导出的 2 个菌株的异担子(metabasidia)和担孢子的形态结构, 建立了禾谷丝核菌的有性型禾谷角担菌 *C. cereale* Murray & Burpee^[28]。禾谷丝核菌是为数不多、得到广泛应用的丝核菌种名。

目前报道的兰科植物菌根菌主要类群为担子菌门的角担菌科、胶膜菌科(*Tulasnellaceae*)和无孢蜡壳耳科(*Serendipitaceae*)^[8,99]。不多的研究报道表明, 双核丝核菌的 AG-G、AG-I、AG-P 和 AG-R 融合群是丝核菌类兰科菌根菌的主要类群^[7,38]。近年来, 虽然有一些作为兰科菌根菌的双核丝核菌完成了基因组测序, 但并未做深入的研究, 对于丝核菌与兰科植物之间的互作机制了解很少^[38-39]。

与多核丝核菌相比, 双核丝核菌的生态多样性更丰富。除少数营寄生或腐生生活的植物病原菌外, 还有营共生生活的兰科菌根菌、营腐生生活的无病原性的土壤腐生菌(表 2), 这也预示着双核丝核菌融合群之间更加复杂的相互关系。相较于多核丝核菌所有融合群被归为同一个种, 双核丝核菌不同融合群之间可能存在种一级的差异, 这在有性世代的形态差异上已经被证明。因此, 目前将双核丝核菌归为角担菌属的分类意见今后可能还会有变化。将来从中分出多个属一级的分类单元也是有可能的。然而, 目前的丝核菌研究往往更关注那些引起重要作物病害的多核丝核菌, 对双核丝核菌的重视程度严重不足, 对于那些可能具有重要生态作用的兰科菌根菌、土壤腐生丝核菌等的研究几乎一片空白。因此, 作者呼吁更多的研究者投入到双核丝核菌的研究中。

4 丝核菌基因组学研究进展及其在分类进化中的应用前景

自 2013 年四川农业大学郑爱萍教授团队发布第一个多核丝核菌基因组以来^[13], 丝核菌中一些重要的植物病原菌和兰科菌根菌基因组被陆续公布。目前, 引起水稻纹枯病的 AG-1-IA 亚群已经有至少来自中国、美国、印度和马来西亚的 7 个菌株进行了基因组测序^[13,92,100-101], AG-1-IB、AG-2-IIIB、AG-3 和 AG-3-PT、AG-4、AG-8 等融合群或亚群也有菌株完成了基因组测序^[32,36,94,102-105]。双核丝核菌中, 分离自玉米上的 AG-Ba 和兰科菌根菌 AG-I 融合群的基因组已测序完成^[38,92]。其中, 中国农业大学陈旭君团队采用 Illumina 结合 PacBio 的测序方法, 对多核丝核菌 AG-1-IA、双核丝核菌 AG-Ba 和一个单核丝核菌菌株进行了基因组测序及分析, Scaffold 数量分别减少到 21、19 和 36 条, 大幅提高了基因组组装的完整性^[92]。

目前的数据表明, 丝核菌的基因组大小在 28.93–96.41 Mb 之间, 菌株之间有着比较大的变化。本团队曾在 2014 年用 qPCR 法预测双核丝核菌 AG-DI 亚群的基因组大小在 32.2–36.6 Mb 之间^[106], 与已经测序的双核丝核菌基因组 (48.66–58.44 Mb)^[38,92]相比偏小, 但与多核丝核菌 AG-1-IA 亚群的基因组 (平均 38.56 Mb)^[13,92,100-101]相比, 差距不大, 该研究也为正在进行的小麦纹枯病菌基因组测序组装提供了参考。这些数据也显示丝核菌这一群体的不同类群、不同菌株之间异质性可能比较丰富。这也给丝核菌分类的后续发展提供了参考。

基因组学的快速发展为丝核菌分类和进化研究提供了大量的数据, 据此进行的多基因联合或核心基因组联合系统进化分析成为真菌分类鉴定常用的方法^[45,92,101]。与基因组相比, 真

菌的线粒体基因组结构和基因组成相对保守, 而且具有多拷贝、进化速率适中、在分子水平上具有明显差异等优点, 目前已经应用在丝核菌的分子系统学研究中^[49-50]。基于全基因组序列的生物分类逐渐形成学术界的一个趋势。基于至今有限的基因组信息, 就科及以上的高级分类群而言, 各个类群里均有基因组大小差异很大的种属的案例。因此, 这一现象应该是普遍存在的。真菌基因组大小的变化也给基于基因组序列进行生物分类带来新的问题。目前, 解决真菌基因组大小不稳定问题的处理方法, 可能是基于基因组序列的真菌分类的先决条件。这可能需要依靠生物信息学手段来解决。

丝核菌中的一部分是重要的植物病原菌, 而另外一些却是对植物有益的菌根菌, 进化与比较基因组学研究对解析丝核菌进化过程中产生如此分化的机制具有重要意义。然而, 目前已进行全基因组测序的丝核菌种类还不够多, 另外, 受多个细胞核、大量重复片段对基因组拼接的干扰, 丝核菌高质量染色体级别的基因组仍未获得。从丝核菌中分离出单细胞核进行测序可能是解决这一问题的途径之一。随着测序技术的发展和成本的降低, 必然有越来越多的丝核菌完成基因组测序, 利用这些数据可望揭示更多丝核菌进化上的问题。但同时也要注意, 真菌的分类从来不是仅仅依靠 DNA 序列来进行的, 与形态学数据的结合才是丝核菌分类的正确之路。

5 展望

丝核菌作为重要的植物病原真菌而备受关注, 两百年来, 其研究一直在植物病理学领域里展开。可以说, 丝核菌在从赤道到北极圈内适合人类生活的范围内均有分布, 作为植物病原菌, 对人类的粮食安全和生活环境都有着巨大的影响, 其研究史和植物病理学的研究史一

样悠久。此外, 无论是作为兰科菌根菌还是生防菌, 人们对这个菌群的了解才刚刚开始。

根据目前的生物学、分子系统学、群体遗传学及基因组学研究结果, 作者对丝核菌的种属关系及生态位进行了总结和预测(图 4)。其中主要观点包括:(1) 双核丝核菌所在的角担菌属是丝核菌中最原始的类群, 单核丝核菌是双核丝核菌的一个分支;(2) 基于分子系统学分析, 多核丝核菌相对独立, 而双核丝核菌有一部分和多核丝核菌聚在一起, 另外双核丝核菌生态多样性更丰富, 多核丝核菌以植物病原菌为主, 因此推测多核丝核菌很可能也是从双核丝核菌中分离出来的一个进化等级更高的分支;(3) 目前双核丝核菌的融合群分类不能区分成员间的亲缘关系, 进一步的研究除了可从中建立一系列的种以外, 还可能从中分出属一级的分类单

元;(4) 单核丝核菌可能更多地存在于包括森林、苗圃林木等生态系统中, 并在其中起重要作用;(5) 尽管目前多核丝核菌都归为一个种, 但根据营寄生、共生和腐生等不同营养方式成员间的生态学差异, 很有可能分离出更多的种, 甚至是属。

丝核菌对地球生态和人类生存均具有重要的影响, 但是人们对丝核菌的了解与其重要性相比还很不匹配。丝核菌不产生孢子等特征给微生物学特性的研究带来了困难, 双核和多核现象又给遗传学研究带来障碍。在基因组研究越来越日常化的当今, 丝核菌多个细胞核的基因组拼接仍然面临挑战。此外, 目前遗传转化体系的不完善及替代技术的缺乏严重限制了现代生物学的研究手段在丝核菌研究方面的应用, 这也直接导致了人们对丝核菌与植物之

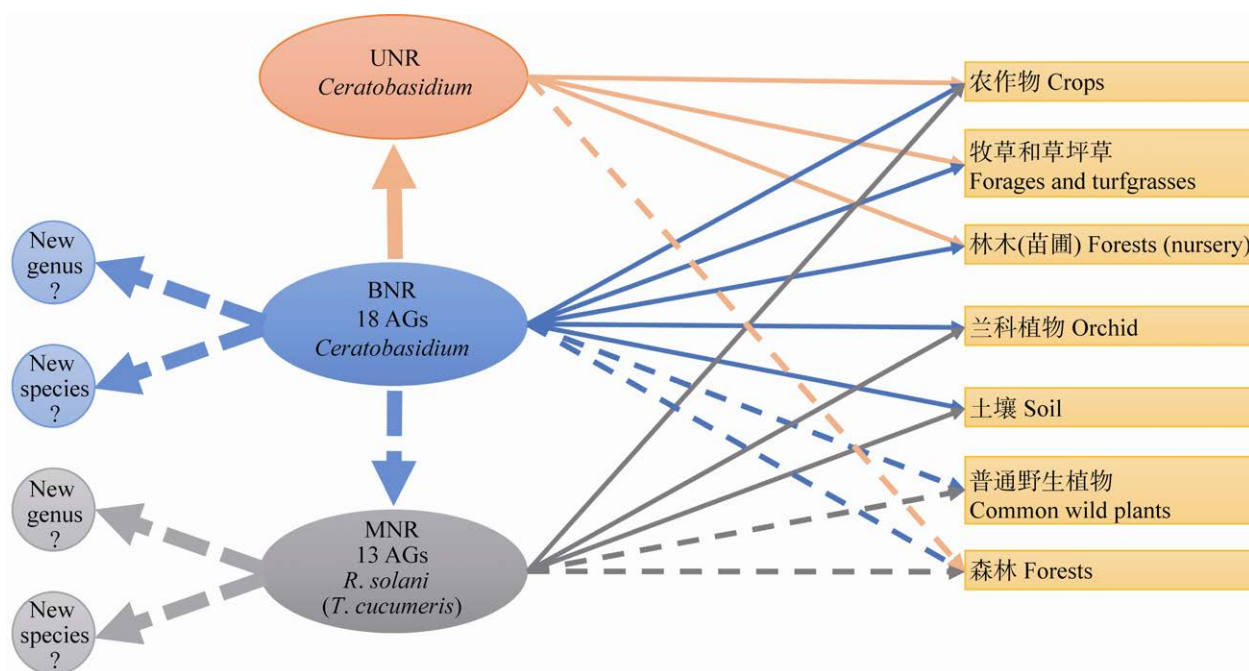


图 4 丝核菌种属进化关系及生态位示意图 实线代表已有数据支持, 虚线代表作者的预测

Figure 4 Illustration of the evolutionary relationship and ecological niche of *Rhizoctonia* fungi. The solid line represents existing data support, and the dashed line represents the authors' prediction.

间(包括病原丝核菌与寄主植物之间、共生丝核菌与兰科植物之间)相互作用的了解严重不足。本文仅对丝核菌的分类学研究及其分类系统进行了介绍。

在丝核菌的分类学及其相关研究方面,我们认为仍存在以下问题:

(1) 丝核菌分类学研究相对不够活跃,亟待加强。由于丝核菌在植物防疫方面的重要性,关于丝核菌的研究绝大部分集中在应用及应用基础方面,为分类学服务的基础研究很少。在我国,遗传多样性等能快速获得某些结果的工作备受青睐,需要长期积累的分类学研究则鲜有人问津。在国外,20世纪80年代日本和欧美还有不少学者在研究实验室内诱导丝核菌产生有性世代的方法,但在那之后几无相关报道。由于缺少形态学描述,丝核菌的种的建立困难,而菌丝融合测试在很大程度上又依赖研究者丰富的经验和足够的标准菌株。正是基于以上原因,丝核菌的分类学研究很长时间无突破。然而,抗病育种、药剂筛选等重大应用性研究又离不开分类学研究,这也是不争的事实。作者认为在显微技术、微生物培养技术等获得长足进步的情况下,诱导出丝核菌的有性世代、获得丝核菌更详细的形态学数据是可以实现的,而基于基因组和线粒体组的分子系统学研究在丝核菌的分类中应当发挥更大的作用。传统分类方法与分子系统学相结合是丝核菌分类的发展方向,也是在菌丝融合群基础上建立新的生物物种的必然趋势。

(2) 作为植物病原菌研究很多,生态学意义却被忽视。丝核菌在200年前作为植物病原菌被记录,并且长期以来一直在植物病理学领域中被研究,因此,与植物病害相关的研究积累较多,但是,丝核菌在自然界的生存方式,包括水和空气等远距离和近距离传播途径以及在

生物物质循环中的作用等方面则鲜有涉及。随着近年来兰科植物菌根菌的生态学意义逐渐被人们所认识,这些丝核菌在自然界的作用和地位已开始引起人们的关注^[8,38],但研究积累还远远不够;而且森林、草原和湿地等天然环境中可能还有更多的菌群有待于我们去发现和挖掘。另外,随着植物内生菌研究的继续发展^[107],兰科植物之外的植物内生菌中的丝核菌也将引起人们的关注。随着环境中丝核菌成员的加入,丝核菌的分类可能会迎来进一步的修正,在兰科植物根部的生态位及作用也有待进一步研究。

(3) 菌丝融合现象的意义。菌丝融合是不同菌丝体之间交换遗传和生理信息的一种方式,在一部分真菌中得到了确认。丝核菌菌丝融合的研究结果显示,相似度较高的菌丝体之间才能融合,因此可以将其用于丝核菌的分类,建立菌丝融合群。然而,丝核菌的菌丝融合现象是在实验室发现和记录的,在自然界是否发生,至今尚未有更多的信息^[1,45]。基于某些DNA片段序列分子系统学研究的结果显示,菌丝融合群和分子系统学聚类群比较一致^[44]。虽然目前的菌株数量还比较有限,这似乎也预示着菌丝融合在自然界比较频繁地发生。因此,如何获得菌丝融合现象在自然条件下也频繁发生的证据将十分重要。菌丝融合现象可能并不局限于丝核菌等有限的菌群。如能证实菌丝融合在自然界普遍发生,则其也许可以作为真菌在自然界进行遗传物质交换的另一个通道和方式。这可能是人们认识真菌在自然界行为的另一扇窗。

(4) 丝核菌的生物多样性丰富。丝核菌是作为不产生孢子的植物病原真菌引起人们注意的。然而,联系到丝核菌的生活史及其引起病害的顽固性,不难想象丝核菌在自然界存在的

普遍性, 以及它们在引起植物病害之外的生物学功能也会比较丰富。近年来虽有报道陆续揭示了丝核菌作为植物共生菌、生防菌等具有潜在的功能, 作者认为, 其生理学、生态学方面的功能还有很大空间有待于今后去挖掘。从国内外的研究报道来看, 丝核菌的研究至今基本集中在植物病理学领域, 人们对于存在于土壤、森林、野生植物甚至水体中的一些病原性和无病原性丝核菌, 以及一些具有生防作用的丝核菌类群认识还非常有限。此外, 单核丝核菌的记录也很少。根据已有的研究, 单核丝核菌很可能更多地存在于森林等野生林木中, 但是这个领域丝核菌的研究基本未得到足够的推进。同样地, 截至目前的研究揭示了丝核菌和很多草本植物有关, 但是广袤的草原中丝核菌有什么样的存在、起什么样的作用、有什么样的特点, 人们目前尚无比较全面的了解。不仅这些类群在自然界物质循环中的生态学作用及是否具有应用潜力值得深入研究, 而且这些自然生态系统中丝核菌的种类及其对丝核菌分类学的影响十分令人关注。

(5) 丝核菌研究力量亟待加强。与丝核菌在全球分布的普遍性、危害的重大程度, 以及功能的多样性等相比, 丝核菌的研究还远远未受到应有的重视。首先, 就粮食作物而言, 丝核菌造成的危害可以和镰刀菌、锈病菌等类群相提并论, 甚至更重要。其次, 在植物病害方面, 丝核菌宿主范围之广、周年内危害作物的时间跨度之大可能是绝无仅有的, 甚至超过宿主范围广的镰刀菌。然而, 分别用 *Rhizoctonia* 和 *Fusarium* 作为关键词在 Google 学术上搜索时, 20 年来的 hit 数分别为 6 440 和 36 800, 用丝核菌和镰刀菌在中国期刊网上的同期 hit 数也分别为 176 和 1 039, 在论文数量上, 丝核菌的国内外研究大致是镰刀菌的 1/6。可见, 有关丝核

菌的研究远远不及镰刀菌。这一点在国内的学位论文数量上也能得到印证。因此, 作者呼吁广大同行积极推进有关丝核菌的研究, 呼吁相关部门向丝核菌研究领域分配足够的研究经费, 以推动丝核菌研究, 抑制丝核菌所引起的巨大损失。

此外, 丝核菌生长快、生存能力强, 也有利于植物生长的一面。丝核菌作为菌根菌的作用已引起人们的注意, 关于丝核菌的其他功能研究也方兴未艾, 日后应有更多更大的进展。高通量测序技术和生物信息学分析方法的进步极大地促进了丝核菌的研究, 对各种生态环境进行的宏基因组分析也有望发现一些以前未被关注的丝核菌。特别是关于森林、草原、湿地等至今研究比较薄弱的区域中的丝核菌检测, 以及由此带动的这些区域丝核菌的分离和功能研究, 来填补丝核菌研究几近空白的领域。期待丝核菌研究能给学术界带来更多、更有意义的研究材料, 也期待丝核菌的分类体系能得到进一步的完善和发展。

致谢: 感谢南京农业大学王志伟教授在文章内容及观点等方面提出的创新性意见, 感谢河北大学孙翔副教授在真菌分类方面提出的修改意见。

REFERENCES

- [1] Ogoshi A. Ecology and pathogenicity of anastomosis and intraspecific groups of *Rhizoctonia solani* Kühn[J]. Annual Review of Phytopathology, 1987, 25: 125-143
- [2] González García V, Portal Onco MA, Rubio Susan V. Review. Biology and systematics of the form genus *Rhizoctonia*[J]. Spanish Journal of Agricultural Research, 2006, 4(1): 55-79
- [3] Anderson NA. The genetics and pathology of *Rhizoctonia solani*[J]. Annual Review of Phytopathology, 1982, 20: 329-347
- [4] 骆丹, 田慧, 张彩霞, 方香玲. 植物立枯丝核菌根腐病研究进展[J]. 中国植保导刊, 2020, 40(3): 23-31
Luo D, Tian H, Zhang CX, Fang XL. Advances in the research on plant root rot caused by *Rhizoctonia*

- solani*[J]. China Plant Protection, 2020, 40(3): 23-31 (in Chinese)
- [5] Singh P, Mazumdar P, Harikrishna JA, Babu S. Sheath blight of rice: a review and identification of priorities for future research[J]. Planta, 2019, 250(5): 1387-1407
- [6] Yagame T, Orihara T, Seloosse MA, Yamato M, Iwase K. Mixotrophy of *Platanthera minor*, an orchid associated with ectomycorrhiza-forming *Ceratobasidiaceae* fungi[J]. New Phytologist, 2012, 193(1): 178-187
- [7] Jiang JH, Lee YI, Cubeta MA, Chen LC. Characterization and colonization of endomycorrhizal *Rhizoctonia* fungi in the medicinal herb *Anoetochilus formosanus* (Orchidaceae)[J]. Mycorrhiza, 2015, 25(6): 431-445
- [8] Li TQ, Yang WK, Wu SM, Seloosse MA, Gao JY. Progress and prospects of mycorrhizal fungal diversity in orchids[J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 646325
- [9] Sneh B, Jabaji-Hare S, Neate S, Dijst G. *Rhizoctonia* Species: Taxonomy, Molecular Biology, Ecology, Pathology and Disease Control[M]. Springer, Dordrecht, 1996
- [10] Veldre V, Abarenkov K, Bahram M, Martos F, Seloosse MA, Tamm H, Kõljalg U, Tedersoo L. Evolution of nutritional modes of *Ceratobasidiaceae* (Cantharellales, Basidiomycota) as revealed from publicly available ITS sequences[J]. Fungal Ecology, 2013, 6(4): 256-268
- [11] Farr DF, Rossman AY. Fungal Databases, U.S. National Fungus Collections, ARS, USDA. Retrieved December 1, 2021, from <https://nt.ars-grin.gov/fungalDATABASES/>
- [12] Hamada MS, Yin YN, Chen HG, Ma ZH. The escalating threat of *Rhizoctonia cerealis*, the causal agent of sharp eyespot in wheat[J]. Pest Management Science, 2011, 67(11): 1411-1419
- [13] Zheng A, Lin R, Zhang D, Qin P, Xu L, Ai P, Ding L, Wang Y, Chen Y, Liu Y, et al. The evolution and pathogenic mechanisms of the rice sheath blight pathogen[J]. Nature Communications, 2013, 4: 1424
- [14] Yang YG, Zhao C, Guo ZJ, Wu XH. Anastomosis group and pathogenicity of *Rhizoctonia solani* associated with stem canker and black scurf of potato in China[J]. European Journal of Plant Pathology, 2015, 143(1): 99-111
- [15] 方正, 陈怀谷, 陈厚德, 王裕中. 江苏省小麦纹枯病病原组成及其致病力研究[J]. 麦类作物学报, 2006, 26(1): 117-120
- Fang Z, Chen HG, Chen HD, Wang YZ. The profile and virulence of wheat sharp eyespot pathogens in Jiangsu[J]. Journal of Triticeae Crops, 2006, 26(1): 117-120 (in Chinese)
- [16] 陈莹, 李伟, 张晓祥, 张伯桥, 于汉寿, 陈怀谷. 中国北纬 33 度地区小麦纹枯病菌的群体组成及致病力研究[J]. 麦类作物学报, 2009, 29(6): 1110-1114
- Chen Y, Li W, Zhang XX, Zhang BQ, Yu HS, Chen HG. Composition and virulence of pathogen of wheat sharp eyespot in north latitude 33° of China[J]. Journal of Triticeae Crops, 2009, 29(6): 1110-1114 (in Chinese)
- [17] 孙海燕, 丁晓菲, 杜文珍, 李伟, 陈怀谷. 江苏、河南、安徽和山东四省小麦纹枯病菌对井冈霉素的敏感性监测[J]. 农药学报, 2011, 13(6): 653-656
- Sun HY, Ding XF, Du WZ, Li W, Chen HG. Monitoring of sensitivity of *Rhizoctonia cerealis* to jinggangmycin in Jiangsu, Henan, Anhui and Shandong provinces[J]. Chinese Journal of Pesticide Science, 2011, 13(6): 653-656 (in Chinese)
- [18] Sun HY, Wang CF, Li W, Zhang AX, Deng YY, Chen HG. Characterization of *Rhizoctonia cerealis* sensitivity to thifluzamide in China[J]. Crop Protection, 2015, 69: 65-69
- [19] 李华荣. 丝核菌的菌丝融合群及其遗传多样性研究的新进展[J]. 菌物系统, 1999, 18(1): 100-107
- Li HR. Recent research achievements in anastomosis grouping and genetic diversity of *Rhizoctonia* genus fungi[J]. Mycosystema, 1999, 18(1): 100-107 (in Chinese)
- [20] 黄江华, 杨媚, 周而勋, 戚佩坤. 丝核菌研究进展[J]. 仲恺农业技术学院学报, 2002, 15(1): 61-67
- Huang JH, Yang M, Zhou EX, Qi PK. Research advances in *Rhizoctonia*[J]. Journal of Zhongkai Agrotechnical College, 2002, 15(1): 61-67 (in Chinese)
- [21] 张会云, 陈荣振, 冯国华, 刘东涛, 王静, 王晓军, 楼辰军, 张凤. 中国小麦纹枯病的研究现状与展望[J]. 麦类作物学报, 2007, 27(6): 1150-1153
- Zhang HY, Chen RZ, Feng GH, Liu DT, Wang J, Wang XJ, Lou CJ, Zhang F. Research advances and prospect on wheat sharp eyespot in China[J]. Journal of Triticeae Crops, 2007, 27(6): 1150-1153 (in Chinese)
- [22] 李雪婷, 徐梦亚, 郑少兵, 孙正祥, 周赉. 水稻纹枯病研究进展[J]. 长江大学学报(自然科学版), 2017, 14(14): 15-18, 77
- Li XT, Xu MY, Zheng SB, Sun ZX, Zhou Y. Research progress of rice sheath blight[J]. Journal of Yangtze University: Natural Science Edition, 2017, 14(14): 15-18, 77

- 15-18, 77 (in Chinese)
- [23] 宁晓雪, 苏跃, 马玥, 宁晓宇, 张俊华. 立枯丝核菌研究进展[J]. 黑龙江农业科学, 2019(2): 140-143
Ning XX, Su Y, Ma Y, Ning XY, Zhang JH. Research progress on *Rhizoctonia solani*[J]. Heilongjiang Agricultural Sciences, 2019(2): 140-143 (in Chinese)
- [24] Lehtonen MJ, Ahvenniemi P, Wilson PS, German-Kinnari M, Valkonen JPT. Biological diversity of *Rhizoctonia solani* (AG-3) in a northern potato-cultivation environment in Finland[J]. Plant Pathology, 2008, 57(1): 141-151
- [25] González-Vera AD, Bernardes-de-Assis J, Zala M, McDonald BA, Correa-Victoria F, Graterol-Matute EJ, Ceresini PC. Divergence between sympatric rice- and maize-infecting populations of *Rhizoctonia solani* AG-1 IA from Latin America[J]. Phytopathology, 2010, 100(2): 172-182
- [26] Ogoshi A, Oniki M, Araki T, Ui T. Studies on the anastomosis groups of binucleate *Rhizoctonia* and their perfect states[J]. Journal of the Faculty of Agriculture, Hokkaido University, 1983, 61(2): 244-260
- [27] Ogoshi A, Oniki M, Araki T, Ui T. Anastomosis groups of binucleate *Rhizoctonia* in Japan and North America and their perfect states[J]. Transactions of the Mycological Society of Japan (in Japanese), 1983, 24(1): 79-87
- [28] Murray DIL, Burpee LL. *Ceratobasidium cereale* sp. nov., the teleomorph of *Rhizoctonia cerealis*[J]. Transactions of the British Mycological Society, 1984, 82(1): 170-172
- [29] Ogoshi A. Introduction-the genus *Rhizoctonia*[A]// Sneh B, Jabaji-Hare S, Neate S, Dijst G. *Rhizoctonia* Species: Taxonomy, Molecular Biology, Ecology, Pathology and Disease Control[M]. Dordrecht: Springer, 1996
- [30] Chen HG, Cao QG, Xiong GL, Li W, Zhang AX, Yu HS, Wang JS. Composition of wheat rhizosphere antagonistic bacteria and wheat sharp eyespot as affected by rice straw mulching[J]. Pedosphere, 2010, 20(4): 505-514
- [31] Godoy-Lutz G, Kuninaga S, Steadman JR, Powers K. Phylogenetic analysis of *Rhizoctonia solani* subgroups associated with web blight symptoms on common bean based on ITS-5.8S rDNA[J]. Journal of General Plant Pathology, 2008, 74(1): 32-40
- [32] Wibberg D, Andersson L, Tzelepis G, Rupp O, Blom J, Jelonek L, Pühler A, Fogelqvist J, Varrelmann M, Schlüter A, et al. Genome analysis of the sugar beet pathogen *Rhizoctonia solani* AG2-2IIIB revealed high numbers in secreted proteins and cell wall degrading enzymes[J]. BMC Genomics, 2016, 17(1): 245
- [33] Zhao C, Li YT, Liu HJ, Li SW, Han CG, Wu XH. A binucleate *Rhizoctonia* anastomosis group (AG-W) is the causal agent of sugar beet seedling damping-off disease in China[J]. European Journal of Plant Pathology, 2019, 155(1): 53-69
- [34] Hayakawa T, Toda T, Ping Q, Mghalu JM, Yaguchi S, Hyakumachi M. A new subgroup of *Rhizoctonia* AG-D, AG-D III, obtained from Japanese *Zoysia* grass exhibiting symptoms of a new disease[J]. Plant Disease, 2006, 90(11): 1389-1394
- [35] Li W, Guo YP, Zhang AX, Chen HG. Genetic structure of populations of the wheat sharp eyespot pathogen *Rhizoctonia cerealis* anastomosis group D subgroup I in China[J]. Phytopathology, 2017, 107(2): 224-230
- [36] Patil VU, Girimalla V, Sagar V, Bhardwaj V, Chakrabarti SK. Draft genome sequencing of *Rhizoctonia solani* anastomosis group 3 (AG3-PT) causing stem canker and black scurf of potato[J]. American Journal of Potato Research, 2018, 95(1): 87-91
- [37] Mosquera-Espinosa AT, Bayman P, Prado GA, Gómez-Carabalí A, Otero JT. The double life of *Ceratobasidium*: orchid mycorrhizal fungi and their potential for biocontrol of *Rhizoctonia solani* sheath blight of rice[J]. Mycologia, 2013, 105(1): 141-150
- [38] Miyauchi S, Kiss E, Kuo A, Drula E, Kohler A, Sánchez-García M, Morin E, Andreopoulos B, Barry KW, Bonito G, et al. Large-scale genome sequencing of mycorrhizal fungi provides insights into the early evolution of symbiotic traits[J]. Nature Communications, 2020, 11(1): 5125
- [39] Hoang NH, Kane ME, Radcliffe EN, Zettler LW, Richardson LW. Comparative seed germination and seedling development of the ghost orchid, *Dendrophylax lindenii* (Orchidaceae), and molecular identification of its mycorrhizal fungus from South Florida[J]. Annals of Botany, 2017, 119(3): 379-393
- [40] 陈怀谷, 陈利锋, 王裕中, 林玲, 史建荣. 禾谷丝核菌胞外产物对小麦抗病性的诱导作用[J]. 江苏农业学报, 2002, 18(4): 213-217
Chen HG, Chen LF, Wang YZ, Lin L, Shi JR. Elicitation of extracellular metabolite of *Rhizoctonia cerealis* Vander Hoeven to disease resistance of

- wheat[J]. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 2002, 18(4): 213-217 (in Chinese)
- [41] Villajuan-Abgona R, Kageyama K, Hyakumachi M. Biocontrol of *Rhizoctonia* damping-off of cucumber by non-pathogenic binucleate *Rhizoctonia*[J]. European Journal of Plant Pathology, 1996, 102(3): 227-235
- [42] Parmeter JR, Sherwood RT, Platt WD. Anastomosis groupings among isolates of *Thanatephorus cucumeris*[J]. Phytopathology, 1969, 59: 1270-1278
- [43] Cubeta MA, Vilgalys R. Population biology of the *Rhizoctonia solani* complex[J]. Phytopathology, 1997, 87(4): 480-484
- [44] Sharon M, Kuninaga S, Hyakumachi M, Naito S, Sneh B. Classification of *Rhizoctonia* spp. using rDNA-ITS sequence analysis supports the genetic basis of the classical anastomosis grouping[J]. Mycoscience, 2008, 49(2): 93-114
- [45] González D, Rodríguez-Carres M, Boekhout T, Stalpers J, Kuramae EE, Nakatani AK, Vilgalys R, Cubeta MA. Phylogenetic relationships of *Rhizoctonia* fungi within the *Cantharellales*[J]. Fungal Biology, 2016, 120(4): 603-619
- [46] Sneh B, Burpee LL, Ogoshi A. Identification of *Rhizoctonia* species[M]. St. Paul: American Phytopathological Society Press, 1991
- [47] Yang YG, Zhao C, Guo ZJ, Wu XH. Characterization of a new anastomosis group (AG-W) of binucleate *Rhizoctonia*, causal agent for potato stem canker[J]. Plant Disease, 2015, 99(12): 1757-1763
- [48] Dong WH, Li YQ, Duan CF, Li XG, Naito S, Conner RL, Yang GH, Li CY. Identification of AG-V, a new anastomosis group of binucleate *Rhizoctonia* spp. from taro and ginger in Yunnan province[J]. European Journal of Plant Pathology, 2017, 148(4): 895-906
- [49] Li C, Zhou SY, Zhang MM, Guo ZJ, Chen XJ. Comparison of mitochondrial genomes from multi-, bi-, and uninucleate *Rhizoctonia*[J]. Mitochondrial DNA Part B, 2021, 6(2): 472-474
- [50] Lin RM, Xia Y, Liu Y, Zhang DH, Xiang X, Niu XY, Jiang LJ, Wang XL, Zheng AP. Comparative mitogenomic analysis and the evolution of *Rhizoctonia solani* anastomosis groups[J]. Frontiers in Microbiology, 2021, 12: 707281
- [51] Sharon M, Kuninaga S, Hyakumachi M, Sneh B. The advancing identification and classification of *Rhizoctonia* spp. using molecular and biotechnological methods compared with the classical anastomosis grouping[J]. Mycoscience, 2006, 47(6): 299-316
- [52] Stalpers JA, Redhead SA, May TW, Rossman AY, Crouch JA, Cubeta MA, Dai YC, Kirschner R, Langer GJ, Larsson KH, et al. Competing sexual-asexual generic names in *Agaricomycotina* (*Basidiomycota*) with recommendations for use[J]. IMA Fungus, 2021, 12(1): 22
- [53] Parmeter JR, Whitney HS. Taxonomy and nomenclature of the imperfect state. Parmeter JR. *Rhizoctonia solani*, Biology and Pathology[M]. Berkeley: University of California Press, 1970: 7-19
- [54] Parmeter JR, Whitney HS, Platt WD. Affinities of some *Rhizoctonia* species that resemble mycelium of *Thanatephorus cucumeris*[J]. Phytopathology, 1967, 57(2): 218-223
- [55] Burpee LL, Sanders PL, Cole H, Sherwood RT. Anastomosis groups among isolates of *Ceratobasidium cornigerum* and related fungi[J]. Mycologia, 1980, 72(4): 689-701
- [56] Read ND, Goryachev AB, Lichius A. The mechanistic basis of self-fusion between conidial anastomosis tubes during fungal colony initiation[J]. Fungal Biology Reviews, 2012, 26(1): 1-11
- [57] Zhang DX, Nuss DL. Engineering super mycovirus donor strains of chestnut blight fungus by systematic disruption of multilocus *vic* genes[J]. PNAS, 2016, 113(8): 2062-2067
- [58] Carling DE. Grouping in *Rhizoctonia solani* by hyphal anastomosis reaction[A]//Sneh B, Jabaji-Hare S, Neate S, Dijst G. *Rhizoctonia* Species: Taxonomy, Molecular Biology, Ecology, Pathology and Disease Control[M]. Dordrecht: Springer, 1996
- [59] Carling DE, Kuninaga S, Brainard KA. Hyphal anastomosis reactions, rDNA-internal transcribed spacer sequences, and virulence levels among subsets of *Rhizoctonia solani* anastomosis group-2 (AG-2) and AG-BI[J]. Phytopathology, 2002, 92(1): 43-50
- [60] Hyakumachi M, Ui T. Non-self-anastomosing isolates of *Rhizoctonia solani* obtained from fields of sugarbeet monoculture[J]. Transactions of the British Mycological Society, 1987, 89(2): 155-159
- [61] 陈延熙, 唐文华, 张敦华, 简小鹰. 我国小麦纹枯病病原学的初步研究[J]. 植物保护学报, 1986, 13(1): 39-44
- Chen YX, Tang WH, Zhang DH, Jian XY. A preliminary study on etiology of sharp eyespot of wheat in China[J]. Journal of Plant Protection, 1986, 13(1): 39-44

- 39-44 (in Chinese)
- [62] Hyakumachi M, Mushika T, Ogiso Y, Toda T, Kageyama K, Tsuge T. Characterization of a new cultural type (LP) of *Rhizoctonia solani* AG2-2 isolated from warm-season turfgrasses, and its genetic differentiation from other cultural types[J]. *Plant Pathology*, 1998, 47(1): 1-9
- [63] González D, Carling DE, Kuninaga S, Vilgalys R, Cubeta MA. Ribosomal DNA systematics of *Ceratobasidium* and *Thanatephorus* with *Rhizoctonia* anamorphs[J]. *Mycologia*, 2001, 93(6): 1138-1150
- [64] Kanematsu S, Naito S. Genetic characterization of *Rhizoctonia solani* AG-2-3 by analyzing restriction fragment length polymorphisms of nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacers[J]. *Japanese Journal of Phytopathology*, 1995, 61(1): 18-21
- [65] Schneider JHM, Schilder MT, Dijst G. Characterization of *Rhizoctonia solani* AG 2 isolates causing bare patch in field grown tulips in the Netherlands[J]. *European Journal of Plant Pathology*, 1997, 103(3): 265-279
- [66] Hyakumachi M, Priyatmojo A, Kubota M, Fukui H. New anastomosis groups, AG-T and AG-U, of binucleate *Rhizoctonia* spp. causing root and stem rot of cut-flower and miniature roses[J]. *Phytopathology*, 2005, 95(7): 784-792
- [67] Liu ZL, Sinclair JB. Differentiation of intraspecific groups within anastomosis group 1 of *Rhizoctonia solani* using ribosomal DNA internal transcribed spacer and isozyme comparisons[J]. *Canadian Journal of Plant Pathology*, 1993, 15(4): 272-280
- [68] Ceresini PC, Shew HD, Vilgalys RJ, Cubeta MA. Genetic diversity of *Rhizoctonia solani* AG-3 from potato and tobacco in North Carolina[J]. *Mycologia*, 2002, 94(3): 437-449
- [69] Johnk JS, Jones RK. Differentiation of three homogeneous groups of *Rhizoctonia solani* anastomosis group 4 by analysis of fatty acids[J]. *Phytopathology*, 2001, 91(9): 821-830
- [70] Carling DE. DNA base sequence homology in *Rhizoctonia solani* Kühn: inter- and intragroup relatedness of anastomosis group-9[J]. *Phytopathology*, 1990, 80(12): 1362
- [71] Toda T, Hyakumachi M, Suga H, Kageyama K, Tanaka A, Tani T. Differentiation of *Rhizoctonia* AG-D isolates from turfgrass into subgroups I and II based on rDNA and RAPD analyses[J]. *European Journal of Plant Pathology*, 1999, 105: 835-846
- [72] 国际藻类、菌物和植物命名法规编辑委员会. 国际藻类、菌物和植物命名法规(深圳法规)2018[M]. 邓云飞, 张力, 李德铎译. 第一版. 北京: 科学出版社, 2021, 81-90
- International code of Nomenclature for Algae, Fungi, and Plants editorial Committee. International Code of Nomenclature for Algae, Fungi, and Plants (Shenzhen Code) 2018[M]. Translated by Deng YF, Zhang L, Li DZ. First Ed. Beijing: Science Press, 2021, 81-90
- [73] Flentje NT, Stretton HM, Hawn EJ. Nuclear distribution and behaviour throughout the life cycles of *Thanatephorus*, *Wailea*, and *Ceratobasidium* species[J]. *Australian Journal of Biological Sciences*, 1963, 16(2): 450-467
- [74] Murray DIL. A modified procedure for fruiting *Rhizoctonia solani* on agar[J]. *Transactions of the British Mycological Society*, 1982, 79(1): 129-135
- [75] Uchida JY, Aragaki M, Yahata PS. Basidiospore formation by *Ceratobasidium* sp. on agar[J]. *Mycologia*, 1986, 78(4): 587-592
- [76] Donk MA. Notes on resupinate *Hymenomyces*-II. The tulasnelloid fungi[J]. *Reinwardtia*, 1956, 3: 363-379
- [77] Ogoshi A. Grouping of *Rhizoctonia solani* Kühn and their perfect stages[J]. *Review of Plant Protection Research*, 1975, 8: 93-103
- [78] Rogers DP. Notes on the lower *Basidiomycetes*[J]. *University of Iowa Studies in Natural History*, 1935, 17: 1-43
- [79] Hietala AM, Sen R, Lilja A. Anamorphic and teleomorphic characteristics of a uninucleate *Rhizoctonia* sp. isolated from the roots of nursery grown conifer seedlings[J]. *Mycological Research*, 1994, 98(9): 1044-1050
- [80] Lilja A, Hietala AM, Karjalainen R. Identification of a uninucleate *Rhizoctonia* sp. by pathogenicity, hyphal anastomosis and RAPD analysis[J]. *Plant Pathology*, 1996, 45(5): 997-1006
- [81] 石仁才, 商鸿生, 张敬泽. 草坪禾草丝核菌的核相研究[J]. *菌物学报*, 2007, 26(2): 221-225
- Shi RC, Shang HS, Zhang JZ. Nucleus number of *Rhizoctonia* mycelium cells from turf-grasses in China[J]. *Mycosystema*, 2007, 26(2): 221-225 (in Chinese)
- [82] Zhou SY, Zhang M, Liu Y, Zhen J, Liang WX, Chen XJ, Guo ZJ, Li BD. A uninucleate *Rhizoctonia* sp. from maize plant with ITS heterogeneity and hypersensitive

- to abiotic stresses[J]. *European Journal of Plant Pathology*, 2015, 142(2): 397-401
- [83] Liu J, Mundt CC. Genetic structure and population diversity in the wheat sharp eyespot pathogen *Rhizoctonia cerealis* in the Willamette Valley, Oregon, USA[J]. *Plant Pathology*, 2020, 69(1): 101-111
- [84] Glenn AE, Bacon CW, Price R, Hanlin RT. Molecular phylogeny of *Acremonium* and its taxonomic implications[J]. *Mycologia*, 1996, 88(3): 369-383
- [85] 李伟, 张兴, 孙海燕, 邓渊钰, 张爱香, 马东方, 陈怀谷. 禾谷丝核菌基因组 SSR 标记的开发及评价[J]. *植物病理学报*, 2017, 47(4): 487-494
- Li W, Zhang X, Sun HY, Deng YY, Zhang AX, Ma DF, Chen HG. Development and evaluation of genomic SSR markers in *Rhizoctonia cerealis*[J]. *Acta Phytopathologica Sinica*, 2017, 47(4): 487-494 (in Chinese)
- [86] 陈怀谷, 方正, 陈厚德, 林玲, 王裕中. 小麦纹枯病菌的分子检测[J]. *植物保护学报*, 2005, 32(3): 261-265
- Chen HG, Fang Z, Chen HD, Lin L, Wang YZ. PCR-based detection of *Rhizoctonia cerealis*[J]. *Journal of Plant Protection*, 2005, 32(3): 261-265 (in Chinese)
- [87] Okubara PA, Schroeder KL, Paulitz TC. Identification and quantification of *Rhizoctonia solani* and *R. oryzae* using real-time polymerase chain reaction[J]. *Phytopathology*, 2008, 98(7): 837-847
- [88] Guo YP, Li W, Sun HY, Wang N, Yu HS, Chen HG. Detection and quantification of *Rhizoctonia cerealis* in soil using real-time PCR[J]. *Journal of General Plant Pathology*, 2012, 78(4): 247-254
- [89] González D, Cubeta MA, Vilgalys R. Phylogenetic utility of indels within ribosomal DNA and beta-tubulin sequences from fungi in the *Rhizoctonia solani* species complex[J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2006, 40(2): 459-470
- [90] 陈怀谷, 方正, 陈厚德, 林玲, 王裕中. 小麦纹枯病菌核糖体基因内转录区序列比较[J]. *植物病理学报*, 2005, 35(1): 24-29
- Chen HG, Fang Z, Chen HD, Lin L, Wang YZ. Comparison of wheat sharp eyespot pathogenic isolates based on the internal transcribed spacer sequence[J]. *Acta Phytopathologica Sinica*, 2005, 35(1): 24-29 (in Chinese)
- [91] Li W, Sun HY, Deng YY, Zhang AX, Chen HG. The heterogeneity of the rDNA-ITS sequence and its phylogeny in *Rhizoctonia cerealis*, the cause of sharp eyespot in wheat[J]. *Current Genetics*, 2014, 60(1): 1-9
- [92] Li C, Guo Z, Zhou S, Han Q, Zhang M, Peng Y, Hsiang T, Chen X. Evolutionary and genomic comparisons of hybrid uninucleate and nonhybrid *Rhizoctonia* fungi[J]. *Communications Biology*, 2021, 4(1): 201
- [93] 亓璐, 张涛, 曾娟, 李春广, 李天娇, 赵艳丽, 闫硕. 近年我国水稻五大产区主要病害发生情况分析[J]. *中国植保导刊*, 2021, 41(4): 37-42, 65
- Qi L, Zhang T, Zeng J, Li CG, Li TJ, Zhao YL, Yan S. Analysis of the occurrence and control of diseases in five major rice-producing areas in China in recent years[J]. *China Plant Protection*, 2021, 41(4): 37-42, 65 (in Chinese)
- [94] Wibberg D, Jelonek L, Rupp O, Hennig M, Eikmeyer F, Goesmann A, Hartmann A, Borriss R, Grosch R, Pühler A, et al. Establishment and interpretation of the genome sequence of the phytopathogenic fungus *Rhizoctonia solani* AG1-IB isolate 7/3/14[J]. *Journal of Biotechnology*, 2013, 167(2): 142-155
- [95] 乔志文, 陆安军, 韩成贵. 黑龙江省甜菜立枯病区 and 品种抗病性分类研究[J]. *中国农学通报*, 2018, 34(12): 152-158
- Qiao ZW, Lu AJ, Han CG. Classification of sugar beet seedling blight areas and varieties' resistance in Heilongjiang[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2018, 34(12): 152-158 (in Chinese)
- [96] 井岩, 李晓妮, 于金凤. 中国北方棉花主产区立枯丝核菌的融合群鉴定[J]. *菌物学报*, 2012, 31(4): 540-547
- Jing Y, Li XN, Yu JF. Anastomosis groups of *Rhizoctonia solani* from cotton in northern China[J]. *Mycosystema*, 2012, 31(4): 540-547 (in Chinese)
- [97] 叶文武, 郑小波, 王源超. 大豆根腐病监测与防控关键技术研究进展[J]. *大豆科学*, 2020, 39(5): 804-809
- Ye WW, Zheng XB, Wang YC. Research progress on key technologies for monitoring and control of soybean root rot[J]. *Soybean Science*, 2020, 39(5): 804-809 (in Chinese)
- [98] Boerema GH, Verhoeven AA. Check-list for scientific names of common parasitic fungi. Series 2b: Fungi on field crops: Cereals and grasses[J]. *Netherlands Journal of Plant Pathology*, 1977, 83: 165-204
- [99] 唐燕静, 郭顺星, 陈娟. 兰科植物与菌根真菌专一性研究进展[J]. *首都师范大学学报(自然科学版)*, 2021, 42(3): 63-74
- Tang YJ, Guo SX, Chen J. Advances in the specificity of orchid-mycorrhizal fungi[J]. *Journal of Capital*

- Normal University: Natural Science Edition, 2021, 42(3): 63-74 (in Chinese)
- [100]Nadarajah K, Mat Razali N, Cheah BH, Sahrana NS, Ismail I, Tathode M, Bankar K. Draft genome sequence of *Rhizoctonia solani* anastomosis group 1 subgroup 1A strain 1802/KB isolated from rice[J]. Genome Announcements, 2017, 5(43): e01188-17
- [101]Lee DY, Jeon J, Kim KT, Cheong K, Song H, Choi G, Ko J, Opiyo SO, Correll JC, Zuo SM, et al. Comparative genome analyses of four rice-infecting *Rhizoctonia solani* isolates reveal extensive enrichment of homogalacturonan modification genes[J]. BMC Genomics, 2021, 22(1): 242
- [102]Cubeta MA, Thomas E, Dean RA, Jabaji S, Neate SM, Tavantzis S, Toda T, Vilgalys R, Bharathan N, Fedorova-Abrams N, et al. Draft genome sequence of the plant-pathogenic soil fungus *Rhizoctonia solani* anastomosis group 3 strain Rhs1AP[J]. Genome Announcements, 2014, 2(5): e01072-14
- [103]Hane JK, Anderson JP, Williams AH, Sperschneider J, Singh KB. Genome sequencing and comparative genomics of the broad host-range pathogen *Rhizoctonia solani* AG8[J]. PLoS Genetics, 2014, 10(5): e1004281
- [104]Wibberg D, Genzel F, Verwaaijen B, Blom J, Rupp O, Goesmann A, Zrenner R, Grosch R, Pühler A, Schlüter A. Draft genome sequence of the potato pathogen *Rhizoctonia solani* AG3-PT isolate Ben3[J]. Archives of Microbiology, 2017, 199(7): 1065-1068
- [105]Zhang ZK, Xia XY, Du Q, Xia L, Ma XY, Li QY, Liu WD. Genome sequence of *Rhizoctonia solani* anastomosis group 4 strain Rhs4ca, a widespread pathomycete in field crops[J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2021, 34(7): 826-829
- [106]张春燕, 李伟, 孙海燕, 邓渊钰, 张爱香, 陈怀谷, 王志伟. 实时定量 PCR 法预测禾谷丝核菌 *Rhizoctonia cerealis* 基因组大小[J]. 微生物学通报, 2014, 41(9): 1917-1923
- Zhang CY, Li W, Sun HY, Deng YY, Zhang AX, Chen HG, Wang ZW. Genome size estimation of *Rhizoctonia cerealis* with quantitative real-time PCR[J]. Microbiology China, 2014, 41(9): 1917-1923 (in Chinese)
- [107]王志伟, 纪燕玲, 陈永敢. 植物内生菌研究及其科学意义[J]. 微生物学通报, 2015, 42(2): 349-363
- Wang ZW, Ji YL, Chen YG. Studies and biological significances of plant endophytes[J]. Microbiology China, 2015, 42(2): 349-363 (in Chinese)