

用数量分类法讨论杨树栅锈菌的进化

戴玉成

(中国林业科学研究院林业研究所)

摘要 本文以一种新途径,即应用数量分类方法分析了14种杨树栅锈菌之间的进化关系,结果认为它们之间的进化程度是不同的。其结果支持了 Leppik 等提出的锈菌整体进化的理论。同时对某些杨树锈菌的进化方式也进行了讨论。

关键词 杨树栅锈菌;数量分类法;进化

锈菌学家对锈菌进化的研究,一般都是基于其寄主植物,即以寄主进化程度的高低决定寄生在寄主上的锈菌的进化程度,当然也考虑到锈菌本身的一些性状。这一方面是由于锈菌缺少化石证据;另一方面,锈菌是专性寄生菌,与寄主有一种特殊关系。很多学者都曾对锈菌的进化进行过研究,比较一致的观点认为:锈菌与寄主关系密切,有与寄主协同进化的关系,较原始的锈菌寄生在较低等的植物上,较高级的植物演化出较进化的锈菌,前者几乎都是转主寄生型,后者多是单主寄生、短生或缺孢型。因此可以说转主寄生起源较早,单主寄生或短生型发生较晚。转主寄生后来的演化是以梯式逐步上升的整体进化方式实现的,即锈菌的一个阶段从较原始的寄主转向较进化的寄主,在新的寄主上安居以后,另一个阶段才开始向更进化的寄主转移,这样两个阶段不是同时,而是先后交替更换新寄主的进化方式,即整体进化的方式进行的^[1-4]。

具体到栅锈菌 *Melampsora* 这类锈菌的整体发生阶梯, Leppik^[2] 曾提出把这类锈菌分成四个阶段:① *Proto-Melampsora*, 即锈子器在 *Abies* 上,冬孢子堆在蕨类上;② *Pino-Melampsora*, 锈子器在 *Pinus* 等上,冬孢子堆在被子植物上;③ *Salico-Melampsora*, 锈子器在裸子植物或被子植物上,冬孢子堆在 *Salicales* 上;④ *Neo-Melampsora* 锈子器在高等被子植物上,冬孢子堆在 *Salicales* 和比 *Salicales* 更进化的植物上。

有关杨树上栅锈菌之间的亲缘关系及进化方式,前人还没有做过具体的研究或讨论,只有 Leppik 用传统的方法对部分杨树栅锈菌的进化进行过一些研究^[2]。

作者曾对杨树栅锈菌进行数量分类研究^[6],基于数量分类的结果,用计算机对各个 OTU 的坐标分布图进行处理,得到一个各 OTU 之间的空间坐标关系。这个空间关系实际反映出了杨树栅锈菌之间的关系(见图1)。

由于数量分类选用大量锈菌本身的性状,当然也吸收了寄主因素,但寄主因素在所选用的全部数据中所占比例不大,因此,各种杨树栅锈菌在空间坐标图中的关系也是基于锈菌本身的。从图中可以看出,全部杨树栅锈菌的种类在纵轴上是按一定的梯度排列的,即, *M. medusae*, *M. abietis-populi*, *M. abietis-cannadensis*, *M. occidentalis*, *M. ciliata* 和 *M.*

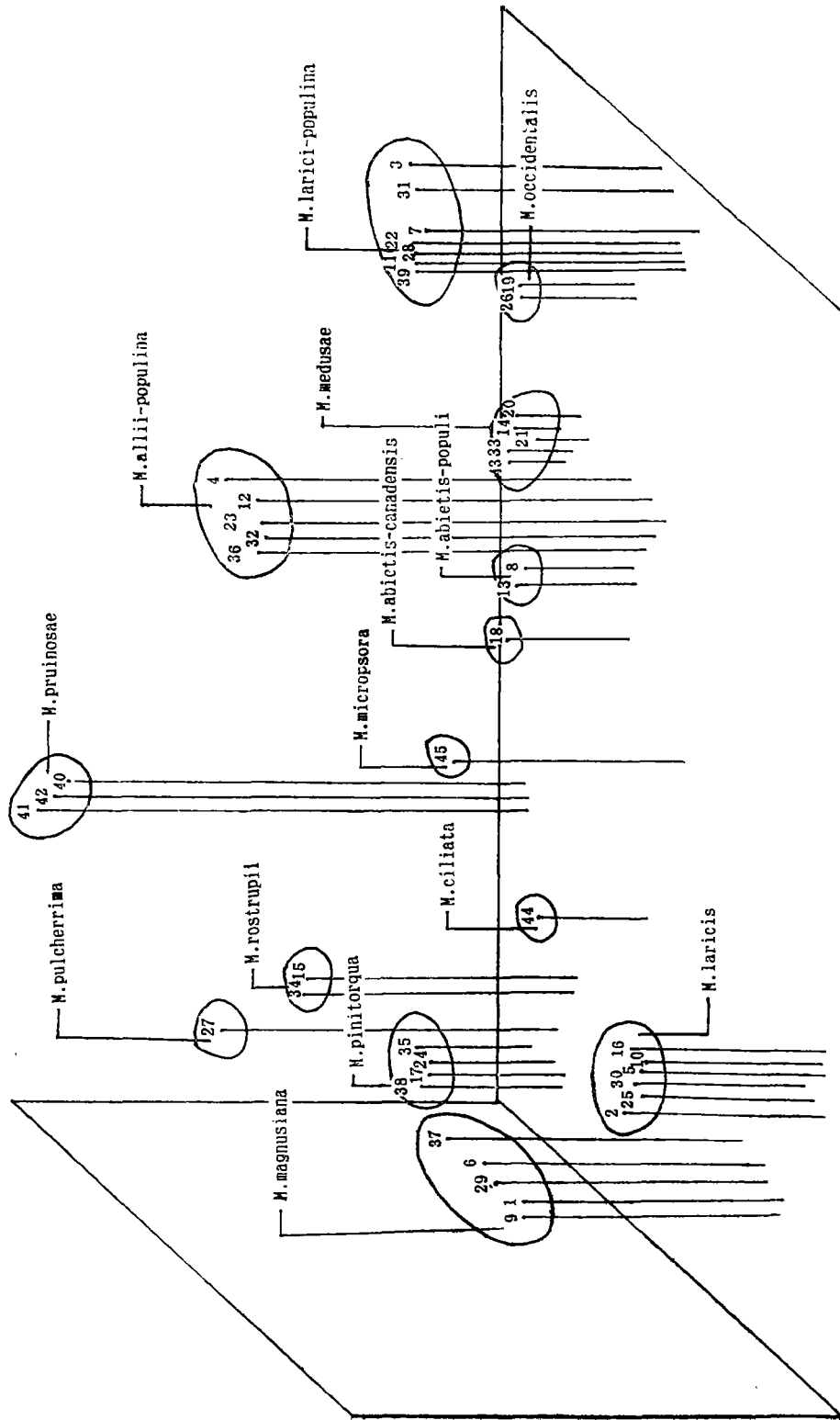


图 1 数量分类结果14种杨树栅锈菌的空间关系

pinitorqua 在较低的位置; *M. laricis*, *M. larici-populina* 和 *M. micropsora* 的位置要比前者高; *M. rostrupii*, *M. magnusiana*, *M. pulcherrima* 和 *M. allii-populina* 在较高的位置, *M. pruinosa* 在最高处(作者曾作过多次分析, 不论增加或减少几个 OTU's, 也不论增加或减少几个形态性状, 这种排列梯度仍然存在, 即这种序顺是非常稳定的)。据图 1, 作者认为 14 种杨树栅锈菌的进化程度是不同的: *M. medusae*, *M. abietis-populi*, *M. abietis-cannadensis*, *M. occidentalis*, *M. ciliata* 和 *M. pinitorqua* 是较原始的种类; *M. laricis*, *M. larici-populina* 和 *M. micropsora* 是较进化的种类; *M. rostrupii*, *M. magnusiana*, *M. pulcherrima*, *M. allii-populina* 和 *M. pruinosa* 是进化的种类。这个进化顺序恰恰与杨树锈菌的转主寄主的进化顺序相一致, 即: 较原始的种类 *M. medusae*, *M. abietis-populi*, *M. abietis-cannadensis*, *M. occidentalis* 和 *M. pinitorqua* 的转主寄主基本上在 *Abies*, *Pseudotsuga*, *Tsuga* 和 *Pinus* 上, 有个别的能在 *Larix* 上; 较进化的种类 *M. laricis* 和 *M. larici-populina* 的转主寄主在 *Larix* 上, 进化的种类 *M. magnusiana*, *M. rostrupii*, *M. pulcherrima* 和 *M. allii-populina* 的转主寄主是高等的被子植物。但这些进化的种类大都不经转主寄生而完成生活史。在它们中, *M. pruinosa* 在图中处于最高位置, *M. pruinosa* 的寄主是胡杨, 因此, 胡杨在杨树中可能是最进化的。事实上, 胡杨是假轴分枝, 叶缘大都有缺刻, 芽鳞有呈帽状的连生边缘, 心皮数目较小, 孢原组织一个细胞等性状居于杨属中较高的水平, 故胡杨要比其它派的杨树进化得多^[6], 按照较高等的植物演化出较进化锈菌的理论, 胡杨上的锈菌应比其它几派杨树上的锈菌进化, 从这一点看, 图 1 的结果是与这个原则相一致的。

在其它几派杨树中, 白杨亚派和山杨亚派、青杨派和黑杨派的亲缘关系较密切, 这一点可以帮助人们理解一些杨树栅锈菌的寄主范围, 如, *M. magnusiana*, *M. laricis*, *M. pinitorqua* 只寄生在白杨亚派和山杨亚派的树种上, 不在黑杨派和青杨派树种上; 而 *M. allii-populina*, *M. larici-populina*, *M. occidentalis* 只寄生在青杨派和黑杨派树种上, 不在白杨亚派和山杨亚派树种上。当然有些种类的寄主范围较大, 能在青杨派、黑杨派和山杨亚派的树种上, 如, *M. medusae*, *M. abietis-populi* 和 *M. abietis-cannadensis*; 有些种类的寄主范围较窄, 如 *M. pulcherrima* 只寄生在白杨亚派树种上。

在 14 种杨树栅锈菌中, 目前对 *M. pruinosa*, *M. micropsora* 和 *M. ciliata* 这三个种的转主寄主还不清楚, 但从图 1 中所处的位置可以推测它们的转主寄主。*M. pruinosa* 的转主寄主可能为高级被子植物, *M. micropsora* 的转主寄主可能为较低等的被子植物或较进化的裸子植物; *M. ciliata* 的转主寄主可能为裸子植物(据资料记载 *M. ciliata* 的转主寄主为 *Pinus* 属植物¹⁾)。

Jackson^[7]曾提出锈菌生活周期缩短也是一种进化的方式, 他认为锈菌减少生活周期有两种方式, 一种是由转主寄生转变成单主寄生即减少生活史中寄主的数量, 另一种为减少生活史中的某个阶段。Jackson 对后者讨论较多, 他认为后一种的进化方式具有不稳定的生活周期, 实际上这种进化方式的种类具有一种以上的生活循环, Johnson 和 Newton^[8]从实验中观察到了这些现象, 支持了 Jackson 的意见。Hennen^[1]提出的锈菌四种进化途径中, 有一种就是减少生活史周期中的某个阶段。在杨树栅锈菌中, *M. laricis* 和 *M. larici-*

1) 1981, L'Association Foret-Cellulose, Maladies des Peupliers, 1~196.

populina 的转主寄主都是 *Larix* 属植物，但从图中可以看出 *M. larici-populina* 要比 *M. laricis* 进化些，这是因为 *M. laricis* 必须经过转主寄生才能完成生活史，即是转主寄生型，而 *M. larici-populina* 在有落叶松生长的地方转主寄生，无落叶松生长的地方，有时不经转主寄生也能完成生活史(夏孢子越冬)，即有一种以上的生活循环，是一种进化的方式。*M. pruinosae* 和 *M. magnusiana* 等以双核菌丝在冬芽中越冬，不经转主寄生也能完成生活史，也是进化的方式。

杨树各派中，胡杨派的分布范围较小，因此，*M. pruinosae* 在整个胡杨的分布区变化也不大，这一点从图中可以看出。胡杨一般分布在较干旱地区，*M. pruinosae* 的夏孢子和冬孢子壁较厚，它的冬孢子壁达 $2.0\ \mu\text{m}$ ，是所有杨树栅锈菌冬孢子中壁最厚的，而且它的冬孢子堆蜡质，这些性状对于保持孢子中的水分是非常有利的，这与其所处的生态环境相适应。

由于锈病是杨树上普遍而严重的病害，抗锈病育种工作已经在很多国家展开，作为防治杨树锈病的经济有效办法，已经取得了一定的进展。有时培育出一个品种确实对某一种锈菌具有抗性，但对其它锈菌则无抗性，甚至容易感病，因此，搞清杨树栅锈菌之间的亲缘关系以及它们的寄主范围，对抗锈病育种工作及引种工作都是非常有意义的。

参 考 文 献

- [1] Hennen, J. F. et al., 1980, A brief summary of modern rust taxonomic and evolutionary theory, *Rept. Tottori Mycol. Inst.* (Japan), 18, 243~256.
- [2] Leppik, E. E., 1953, Some viewpoints on the phylogeny of rust fungi I: coniferous rusts, *Mycologia*, 45, 46~74.
- [3] Wang Yun Zhang, 1984, Evolution of some rust fungi in China, *Rept. Tottori. Mycol. Inst.* (Japan), 22, 164~170.
- [4] 王云章, 1983, 锈菌的起源和进化, 进化论论文集, 科学出版社, 163~164.
- [5] 戴玉成等, 1989, 杨树栅锈菌的数量分类研究, 林业科学, 25(1): 86~92.
- [6] [俄] Тапова, H. B., 1976(马常耕译, 1984), 杨柳科的育种, 中国科技文献出版社, 1~26.
- [7] Jackson, S. H., 1931, Present evolutionary tendencies and the origin of life cycles in the Uredinales, *Mem. Torrey Bot. Club.*, 18, 1~108.
- [8] Johnson, T. et al., 1938, The origin of abnormal rust characteristics through the inbreeding of physiologic races of *Puccinia graminis tritici*, *Can. J. Res. Sec. C*, 16, 38~52.

A Discussion on Evolution of Poplar Rusts (Melampsora spp.) by Numerical Taxonomic Method

Dai Yucheng

(The Research Institute of Forestry CAF)

Abstract The paper discusses the affinity of 14 Poplar Rusts by the results of numerical taxonomy, which is a new method to discuss the evolution of Poplar Rusts. The author thinks that 14 Poplar Rusts are in different level of evolution and the results support Leppik's viewpoint. The author also discusses the evolutionary pathway of some Poplar Rust Species.

Key words Poplar Rusts; numerical taxonomy; evolution