

竹丛枝病病原研究进展

杨永刚, 吴小芹

(南京林业大学 森林资源与环境学院 江苏省有害生物预防与控制重点实验室, 江苏南京 210037)

摘要: 竹丛枝病是竹类植物产生丛枝状病害的总称, 是竹林退化最具破坏性的病害之一。大量研究表明: 竹针孢座囊菌 *Aciculosporium take*, 异香柱菌属 *Heteroepichloë*, 竹暗球腔菌 *Phaeosphaeria bambusae* 以及植原体 (phytoplasma) 等均能引起竹丛枝病。长期以来这些病原物所处分类地位的变化较大且它们的致病机制尚不清楚, 这对竹丛枝病的防治造成了极大的困难。对上述病原物所处分类地位的演变过程及其致病机制的研究进行了综述, 并对竹丛枝病今后的研究方向进行了展望。参 26

关键词: 森林保护学; 竹丛枝病; 病原; 分类地位; 致病机制

中图分类号: S763.1 文献标志码: A 文章编号: 2095-0756(2011)01-0144-05

Research progress on pathogens of witches' broom of bamboo

YANG Yong-gang, WU Xiao-qin

(The Key Laboratory of the Pest Prevention and Control of Jiangsu Province, College of Forest Resources and Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, Jiangsu, China)

Abstract: The witches' broom of bamboo is one of the most destructive causes of the deterioration of bamboo forests. A large number of studies have shown that *Aciculosporium take*, *Heteroepichloë*, *Phaeosphaeria bambusae* and phytoplasma are pathogens of witches' broom of bamboo. However, since the taxonomic status of these pathogens have been changing for a long time and their pathogenesis are unclear, it's too difficult to control this disease efficiently in bamboo forests. The evolution of the taxonomic status of these pathogens and studies on their pathogenesis were reviewed and the prospects of the future study on witches' broom of bamboo were discussed. [Ch, 26 ref.]

Key words: forest protection; witches' broom of bamboo; pathogen; taxonomic status; pathogenesis

竹是禾本科 Poaceae 竹亚科 Bambusoideae 植物的总称。竹丛枝病 (witches' broom of bamboo) 在日本^[1]、印度^[2]、韩国^[3]、中国^[4-5]都有报道, 它能导致竹类植物长势衰弱, 发笋量减少, 竹秆材质降低, 还能对风景园林中竹林所形成的景观造成严重破坏, 是引起竹林退化的重要病害之一。竹针孢座囊菌 *Aciculosporium take*, 异香柱菌属 *Heteroepichloë*, 竹暗球腔菌 *Phaeosphaeria bambusae* 以及植原体 (phytoplasma) 等均能引起竹丛枝病, 这对该病害的系统研究及防治工作都造成了极大的不便。本文归纳了引起竹丛枝病的几种主要病原物在分类地位上的演变过程, 同时对竹丛枝病致病机制的研究进展进行了综述, 并指出了目前竹丛枝病研究存在的不足以及今后可能的研究方向。

1 竹瘤座菌型丛枝病病原分类地位的演变

竹瘤座菌型丛枝病病原为竹针孢座囊菌, 其寄主包括刚竹属 *Phyllostachys*, 倭竹属 *Shibataea*, 业平竹属 *Semiarundinaria*, 苦竹属 *Pleioblastus* 和赤竹属 *Sasa* 等 5 个属的竹种^[1]。*Aciculosporium* 属由 Miyake

收稿日期: 2010-03-24; 修回日期: 2010-05-30

基金项目: “十一五”国家林业科技支撑项目(2006BAD19B0105)

作者简介: 杨永刚, 从事森林病理学研究。E-mail: youngbs@163.com。通信作者: 吴小芹, 教授, 博士生导师, 从事森林病理学等研究。E-mail: xqwu@njfu.com.cn

在 1908 年确立, 典型种即为 *A. take*; 竹针孢座囊菌与瘤座菌族 Balansieae 具有一些相似的特征。例如①具有 2 种类型的分生孢子: 一种是两端膨大的三细胞丝状分生孢子, 另一种为两细胞的全壁芽生式大型分生孢子, 其两端具有二叉状分枝的顶端附属物并通过中间分隔破裂而分开, 新芽从底端发生。②内寄生于禾本科(竹子)的营养枝。③在丛枝梢端形成分生孢子座和无柄的子囊座^[6]。因而 1919 年, Hara 将 *Aciculosporium take* 修订为竹瘤座菌 *Balansia take*; 1962 年, Hino 指出 *Albomyces* 是 *Aciculosporium* 的无性世代^[7]; 2002 年, Tanaka 等^[8]通过对第一内转录间隔区(ITS 1), 第二内转录间隔区(ITS 2)和 5.8 S rDNA 的序列分析发现 *A. take* 在系统发育上应属于一个独立的组; 2008 年, Tanaka 等^[6]对 *ALDH1-1*(1 个编码乙醛脱氢酶家族成员的基因)第 3 个外显子(Exon-3)的序列分析也表明 *Aciculosporium* 在系统发育上更接近麦角菌属 *Claviceps*, 而不是瘤座菌属 *Balansia*。2008 年第 10 版真菌词典^[9]将 *Aciculosporium take* 归类为子囊菌门 Ascomycota 粪壳菌纲 Sordariomycetes 肉座菌目 Hypocreales 麦角菌科 Clavicipitaceae 针孢座囊菌属 *Aciculosporium*, 无性世代为 *Albomyces*。2001 年, Oguchi^[7]在赤竹属的竹种 *Sasa senanensis* 上发现了 1 个新种, 并将其命名为 *Aciculosporium sasicola*, 它的子囊和子囊孢子较 *A. take* 的小, 但两者所引起的竹类植物丛枝症状相似, 均表现为感病枝条叶片变小呈鳞片状, 顶端产生白色米粒状假子座(由菌丝和部分竹组织共同形成)。

竹针孢座囊菌的分生孢子主要通过风雨传播, Tsuda 等^[1]研究发现自然状态下形成的具有 2 个隔膜的分生孢子在人工培养时产生一种顶端具二叉状附属物丝的分生孢子, 并推断这种具有附属物的培养型分生孢子有助于在野外通过竹子上的水滴传播。薛振南等^[10]观察发现竹针孢座囊菌通过伤口侵入, 而竹尖胸沫蝉 *Aphrophora horizontalis* 是毛竹丛枝病的传播媒介, 研究发现病原菌的分生孢子随风雨飘散, 粘附在沫蝉的泡沫中或虫体上, 而泡沫有助于病原菌孢子的附着和萌发, 沫蝉取食伤口便于病原菌的侵入, 从而引起健康小枝发病。

2 竹香柱型丛枝病病原的分类地位及其亲缘关系分析

竹香柱型丛枝病症状表现为感病枝条不断长出细长的蔓枝, 多至几十根组成一束, 呈丛枝状下垂; 子囊座随着滚筒状的幼叶而生长, 从叶鞘顶端突出或从叶鞘中部膨胀而出, 初期柔软呈肉状, 后期变硬呈胶状, 黑色形如香柱, 所以又称竹香柱病^[8]。病原通过菌丝体在感病枝条的叶鞘或隐叶芽中越冬, 成熟的子囊孢子借助风雨传播, 侵入新枝叶鞘或隐叶芽^[11]。

1897 年, Patouillard 首先在巨竹属 *Gigantochloa* 竹种上发现了荔竹香柱菌 *Epichloë bambusae*; 1922 年, Hara 在赤竹属竹种上发现 1 个新种, 并将其命名为箬竹香柱菌 *Epichloë sasae*, 观察发现这 2 种竹生真菌所引起的丛枝症状几乎一样, 不同的是早期 *E. bambusa* 的子座呈淡黄色而 *E. sasae* 的子座呈淡紫色^[6]; *E. bambusa* 的寄主为大型竹类, 主要分布在亚洲热带地区, 而 *E. sasae* 的寄主则是原产于北亚北部的赤竹属竹种, 分布在日本群岛的冷凉地区。

1998 年, White 等^[12]在检测一些香柱菌属真菌 *Epichloë* spp. 和一个瘤座菌 *Balansia cynodontis* 之间的系统发育关系时提出一个新属——*Parepichloë*, 并将寄生在竹子上的 2 种香柱菌 *E. bambusa* 和 *E. sasae* 归入其中, 而代表种为寄生于热带禾草 *Eragrostis* 和 *Sporobolus* spp. 上的灰香柱菌 *Epichloë cinerea*。然而, Tanaka 等^[6]提出这 2 种竹生真菌与其他 *Parepichloë* 种存在一些不同的特征: 如 *Parepichloë* 种没有无性世代的记录, 而 *E. bambusae* 和 *E. sasae* 在 CM 琼脂培养基上能产生无性的分生孢子; 此外, 寄生于竹子的 2 个 *Epichloë* 种的子囊座发生在寄主植物的叶鞘上, 子囊壳规则地埋生于子囊座, 而 *Parepichloë cinerea* (= *Epichloë cinerea*) 生长在寄主植物的花序上并且包裹整个花序, 子囊稀疏且无规律地排列在子囊座上。2002 年, Tanaka 等^[8]通过对 ITS 1, ITS 2 和 5.8 S rDNA 的序列分析发现这 2 种竹生真菌与 *Epichloë*, *Parepichloë* 在系统发育上处于不同分枝, 因此, 他们为这 2 种竹生真菌提出了一个新的属——异香柱菌属 *Heteroepichloë*。在 2008 年出版的第 10 版真菌词典中, Kirk 等^[9]采纳了这个新属, 将这 2 种竹生真菌归为子囊菌门 Ascomycota 粪壳菌纲 Sordariomycetes 肉座菌目 Hypocreales 麦角菌科 Clavicipitaceae 异香柱菌属 *Heteroepichloë*, 无性型为 *Ephelis*。因而, 荔竹香柱菌和箬竹香柱菌相应的变更为荔竹异香柱菌 *Heteroepichloë bambusae* 和箬竹异香柱菌 *H. sasae*。

3 竹叶枯型丛枝病病原分类地位的变化

竹叶枯型丛枝病病原为竹暗球腔菌 *Phaeosphaeria bambusae*。发病初期嫩叶产生宽条形水渍状斑，后期嫩叶、新梢相继枯死，从而刺激侧芽萌发形成丛枝。与瘤座菌型丛枝不同，病枝顶端无白色米粒状物产生，且发病初期叶片不变小，只是随着年复一年地发病，丛生小枝成簇时叶片才逐渐变小^[13]。病原以菌丝体在病部越冬，翌年3—4月产生子囊孢子，借雨滴顺着组织流下或飞溅传播^[11]。

Phaeosphaeria 属由 Miyake 在 1909 年确立，它在形态学上与小球腔菌属 *Leptosphaeria* 相似^[14]。在很长一段时间内，该属的分类地位都受到怀疑，这可能是因为最初描述时认为其子囊器是无侧丝的。1957 年，Holm 在关于格孢腔菌科的研究中发现 *Phaeosphaeria* 是一个具有拟侧丝的单独的属，因而他将 *Phaeosphaeria oryzae* 定为模式种，并将小球腔菌属中子囊器小型且具有拟薄壁组织和以单子叶植物为寄主的 17 个种转到暗球腔菌属；1967 年，Eriksson 也证实了 *P. oryzae* 上有拟侧丝的存在^[14]；2002 年，Camara 等^[15]指出 *Phaeosphaeria* 的子囊座壁为拟薄壁组织而 *Leptosphaeria* 的为厚密丝组织，它们的无性世代分别为 *Stagonospora* 与 *Phoma*，寄主则分别为单子叶植物和双子叶植物，这些区别对 2 个属的界定在系统发育上都具有重要意义；而分子系统发育研究也支持 Holm 和 Eriksson 所提出的 *Phaeosphaeria* 的概念。Kirk 等^[9]在真菌词典第 10 版中将 *Phaeosphaeria bambusae* 归类为子囊菌门 Ascomycota 座囊菌纲 Dothideomycetes 格孢菌目 Pleosporales 格孢菌科 Phaeosphaeriaceae 暗球腔菌属 *Phaeosphaeria*。

4 竹植原体型丛枝病病原的研究

目前，许多植物丛枝病均被证实由植原体引起，例如泡桐丛枝病 *Mycoplasma-like organism*，枣疯病 *Virus* sp. 等。虽然已有学者证实竹针孢座囊菌、异香柱菌等真菌能引起竹丛枝病，然而也有学者在竹丛枝中观察到有植原体的存在或植原体与真菌同时存在。丁正民等^[16]通过电镜观察发现在刚竹丛枝韧皮部筛管细胞内存在大量类菌原体(MLO)而未发现真菌菌丝；刘仲健等^[17]则在广东省竹疯病感病嫩枝的超薄切片中观察发现木质部的薄壁细胞存在类细菌、韧皮部的筛管细胞存在植原体，因此，他们认为竹疯病是由植原体和类细菌复合侵染所致；林雪坚等^[18]对水竹丛枝病病枝的电镜观察中发现感病枝条内同时存在类细菌、类菌原体和瘤座菌菌丝，研究还发现类细菌的培养液接种健株后能诱发水竹丛枝病，因此他们推断水竹丛枝病可能是类细菌、类菌原体和瘤座菌三者协同致病；朱熙樵等^[19]虽然在由竹瘤座菌引起的竹丛枝病病枝中发现有类菌原体的存在，但四环素处理验证发现类菌原体与该病症状无直接关系，另外，通过对比观察发现广东丛生竹丛枝病的症状表现为叶片黄化而不变小呈鳞片状，且病枝梢端无米粒状假子座产生，因而他们推断竹疯病可能是类菌原体或类细菌所致，与由竹瘤座菌引起的丛枝病是不同性质的 2 种病害。

Jung 等^[3]发现韩国 Yeongyang 地区毛金竹 *Phyllostachys nigra* var. *henonis* 丛枝病症状表现为叶片显著黄化、缩小，而在感病枝条的顶梢、秆箨和叶片上均无光亮白色的菌丝组织，透射电镜观察发现感病植株的韧皮细胞可检测类似植原体的小体，而在健康植株里却没有。通过聚合酶链式反应(PCR)检测证实了植原体的存在，而 16 S rRNA 基因序列的对比显示病原植原体属于“*Candidatus phytoplasma asteris*”，同源性搜索发现与日本洋葱黄化(OY)植原体的 16 S rRNA 基因序列有 99.8% 的相似性。蔡红等^[20]、庄启国等^[21]分别对云南和四川竹丛枝样本中植原体的 16 S rRNA 序列进行同源性比较分析，结果发现它们与 16 Sr I 组中翠菊黄化植原体(AY)的同源率分别为 99.0% 和 97.7%，而两者之间的同源率达 99.4%。

5 竹丛枝病致病机制的研究

竹类植物健康小枝的长度和叶片数通常是相对稳定的，而感染丛枝病的竹枝则会不停的伸长生长，侧芽也会不断萌发并最终产生丛枝症状。这种枝条持续生长及侧芽不正常萌发的症状可能与植物激素的失衡有关。

朱熙樵等^[22]通过对病、健株鞭系剖析调查、自然发病和人工接种发病以及剪除病枝连续多年观察结果，认为竹瘤座菌型丛枝病是局部侵染性病害。Tanaka 等^[23]推测竹瘤座菌型丛枝病的发生可能与生长素失衡有关，他们认为如果是赤霉素(GA₃)，则病枝将会更长而节点更少；如果与细胞分裂素有关，则

分枝将会异常。通过研究他们发现 *Aciculosporium take* 确实能够产生生长素(IAA)，且生长素的浓度比影响植物生长的浓度要高 100~1 000 倍；另外，他们还证实竹针孢座囊菌生长素的合成途径主要为吲哚丙酮酸途径(L-色氨酸—吲哚丙酮酸—吲哚乙醛—生长素)。Tanaka^[24]以种特异性寡核苷酸探针定位 *Aciculosporium take* 18S rRNA 的比色原位杂交技术(colorimetric in situ hybridization technique)来检测内生菌丝在寄主中的分布情况，发现菌丝主要在寄主植物的枝条顶端分生组织内部生长，因而进一步证明 *A. take* 产生的外源生长素可以在寄主中不断诱导原基分化，从而导致丛枝症状的发生和发展。

Tanaka 等^[25]研究发现竹瘤座菌型丛枝病的感病枝条中生长素大大少于健康枝条中生长素，枝条中的游离型生长素分别是(5.4 ± 1.8) mg·g⁻¹ 和(31.2 ± 21.2) mg·g⁻¹。庄启国等^[26]对竹丛枝中过氧化物酶活性的研究也证实了感病叶片的过氧化物酶活性显著高于健康叶片。这些研究结果表明，*A. take* 的致病机制可能并非只是简单的产生外源生长素刺激竹丛枝病的发生。

Tanaka 等^[25]证实，感病竹枝能产生并积累 *N-p*-coumaroylserotonin(一种吲哚类化合物)，其对 *A. take* 菌丝生长的半数效应浓度(EC₅₀)值为 84 g·L⁻¹，但是对 *Heteroepichloë bambusa* 无抑制作用；研究还证实，*N-p*-coumaroylserotonin 在发病较重的桂竹 *Phyllostachys bambusoides* 中的质量分数较低，而在发病较轻的毛竹 *Phyllostachys pubescens* 中质量分数较高，因此他们推断竹瘤座菌型丛枝病症状的发展可能受到寄主体内 *N-p*-coumaroylserotonin 积累的影响。

6 研究展望

中国和日本学者对竹丛枝病的研究较多，目前对引发该病害的几种病原物所处的分类地位已基本明确，但是对它们致病机制的研究还主要集中于对竹瘤座菌型丛枝病的研究。虽然有研究表明，*A. take* 能够产生生长素，但是也有研究证实竹瘤座菌型丛枝病病枝中生长素不但没有升高，反而较正常枝条的要低。这些研究结果表明：*A. take* 的致病机制可能并非只是简单的在寄主体内产生生长素，以后的研究应该进一步考虑植物内源激素之间的平衡，特别是丛枝中细胞分裂素的变化以及细胞分裂素/生长素(CTK/IAA)的变化对丛枝症状发生发展的影响；对其他几种病原致病机制的研究工作也有待于展开。很多学者的研究表明，竹丛枝中同时存在竹针孢座囊菌和植原体，但是早期报道是以组织结构的显微观察为依据，虽然庄启国等^[26]从分子水平上检测到竹瘤座菌型丛枝上有植原体的存在，但这个研究结果只是证明了四川斑竹 *Phyllostachys bambusoides* f. *lacrima-deae* 这一个竹种存于此现象，而这种情况是否普遍存在以及竹针孢座囊菌和植原体的存在是否具有某种联系都有待于证实；关于竹针孢座囊菌与植原体互作机制的研究也有待于开展。

参考文献：

- [1] TSUDA M, SHIMIZU K, MATSUMURA K, et al. Host range of *Aciculosporium take*, the causal agent of witches' broom of bamboo plants [J]. *Bull Nat Sci Mus Tokyo Ser B*, 1997, **23** (1): 25~34.
- [2] MOHANAN C. Witches' broom disease of reed bamboos in Kerala, India [J]. *For Pathol*, 2004, **34** (5): 329~333.
- [3] JUNG H Y, CHANG M U, LEE J T, et al. Detection of "Candidatus phytoplasma asteris" associated with henon bamboo witches' broom in Korea [J]. *J Gen Plant Pathol*, 2006, **72** (4): 261~263.
- [4] 徐梅卿, 戴玉成, 范少辉, 等. 中国竹类病害记述及其病原物分类地位(上)[J]. 林业科学, 2006, **19** (6): 692~699.
XU Meiqin, DAI Yucheng, FAN Shaohui, et al. Records of bamboo diseases and the taxonomy of their pathogens in China (I)[J]. *For Res*, 2006, **19** (6): 692~699.
- [5] LIN N S, LIN W C, CHANG T Y. Investigation and study of bamboo witches' broom in Taiwan [J]. *Quart J Chin For*, 1981, **14** (1): 135~148.
- [6] TANAKA E, TANAKA C. Phylogenetic study of clavicipitaceous fungi using acetaldehyde dehydrogenase gene sequences [J]. *Mycoscience*, 2008, **49** (2): 115~125.
- [7] OGUCHI T. *Aciculosporium sasicola* sp. nov. on witches' broom of *Sasa senanensis* [J]. *Mycoscience*, 2001, **42** (2): 217~221.
- [8] TANAKA E, TANAKA C, GAFUR A, et al. *Heteroepichloë*, gen. nov. (Clavicipitaceae; Ascomycotina) on bamboo

- plants in East Asia [J]. *Mycoscience*, 2002, **43** (2): 87 – 93.
- [9] KIRK P M, CANNON F C, MINTER D W, et al. *Dictionary of the Fungi* [M]. 10th ed. Wallingford: CABI Publishing, 2008.
- [10] 薛振南, 文凤芝, 全桂生, 等. 毛竹丛枝病发生流行规律研究[J]. 广西农业生物科学, 2005, **24** (2): 130 – 135. XUE Zhennan, WEN Fengzhi, QUAN Guisheng, et al. Studies on the epidemic law of mao bamboo witches broom [J]. *J Guangxi Agric Biol Sci*, 2005, **24** (2): 130 – 135.
- [11] 华正媛, 俞彩珠, 胡国良. 竹子病虫害防治[M]. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2005.
- [12] WHITE J F Jr, REDDY P V. Examination of structure and molecular phylogenetic relationships of some graminicolous symbionts in genera *Epichloë* and *Parepichloë* [J]. *Mycologia*, 1998, **90** (2): 226 – 234.
- [13] 朱熙樵, 王新荣. 竹叶枯型丛枝病的研究[J]. 竹子研究汇刊, 1995, **14** (2): 68 – 77. ZHU Xiqiao, WANG Xinrong. Studies on leaf withered type witches' broom of bamboo [J]. *J Bamboo Res*, 1995, **14** (2): 68 – 77.
- [14] TANAKA K, HARADA Y. Bambusicolous fungi in Japan (I) four *Phaeosphaeria* species [J]. *Mycoscience*, 2004, **45** (6): 377 – 382.
- [15] CÂMARA M P S, PALM M E, VAN BERKUM P, et al. Molecular phylogeny of *Leptosphaeria* and *Phaeosphaeria* [J]. *Mycologia*, 2002, **94**: 630 – 640.
- [16] 丁正民, 金平一. 刚竹支原体的研究(I)刚竹鸟巢病株中支原体的发现[J]. 上海农业科技, 1980 (1): 31 – 33. DING Zhengmin, JIN Pingyi. Study on Mycoplasma (I) the discovery of Mycoplasma in witches' broom of *Phyllostachys viridis* (Young) Mc Clure [J]. *Shanghai Agric Sci Technol*, 1980 (1): 31 – 33.
- [17] 刘仲健, 罗焕亮, 张景宁. 植原体病理学[M]. 北京: 中国林业出版社, 1999.
- [18] 林雪坚, 吴光金, 徐静辉. 水竹丛枝病的研究(I)症状和病原[J]. 中南林学院学报, 1987, **7** (2): 132 – 135. LIN Xuejian, WU Guangjin, XU Jinghui. Study on witches' broom of fishscale bamboo (I) symptoms and pathogens [J]. *J Central-South For Coll*, 1987, **7** (2): 132 – 135.
- [19] 朱熙樵, 黄金生. 关于类菌原体引起丛枝病的探讨[J]. 竹子研究汇刊, 1992, **11** (1): 4 – 9. ZHU Xiqiao, HUANG Jinsheng. Approach on witches' broom of bamboos caused by Mycoplasma like-organism [J]. *J Bamboo Res*, 1992, **11** (1): 4 – 9.
- [20] 蔡红, 张华明, 陈海如, 等. 竹丛枝植原体 16 S rDNA 片段克隆与序列分析[J]. 植物保护, 2005, **31** (2): 38 – 40. CAI Hong, ZHANG Huaming, CHEN Hairu, et al. Cloning and sequence analysis of 16 S ribosomal DNA of phytoplasma associated with witches' broom of bamboo [J]. *Plant Prot*, 2005, **31** (2): 38 – 40.
- [21] 庄启国, 刘应高, 潘欣, 等. 四川斑竹丛枝病植原体检测及 16 S rDNA 片断序列分析[J]. 四川农业大学学报, 2005, **23** (4): 417 – 419. ZHUANG Qiguo, LIU Yinggao, PAN Xin, et al. Detection of phytoplasma in witches' broom of *Phyllostachys bambusoides* and sequence analysis of its 16 S rDNA fragment [J]. *J Sichuan Agric Univ*, 2005, **23** (4): 417 – 419.
- [22] 朱熙樵, 黄焕华. 竹丛枝病的研究(III)病菌的侵染特点和防治试验[J]. 南京林业大学学报, 1989, **13** (2): 46 – 51. ZHU Xiqiao, HUANG Huanhua. The study on witches' broom of bamboo (III) infection characteristics and control experiment of germs [J]. *J Nanjing For Univ*, 1989, **13** (2): 46 – 51.
- [23] TANAKA E, TANAKA C, ISHIHARA A. Indole-3-acetic acid biosynthesis in *Aciculosporium take*, a causal agent of witches' broom of bamboo [J]. *J Gen Plant Pathol*, 2003, **69** (1): 1 – 6.
- [24] TANAKA E. Specific in situ visualization of the pathogenic endophytic fungus *Aciculosporium take*, the cause of witches' broom in bamboo [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2009, **75** (14): 4829 – 4834.
- [25] TANAKA E, TANAKA C, MORI N, et al. Phenylpropanoid amides of serotonin accumulate in witches' broom diseased bamboo [J]. *Phytochemistry*, 2003, **64** (5): 965 – 969.
- [26] 庄启国, 杨静, 余应建, 等. 斑竹丛枝病过氧化物酶和多酚氧化酶的研究[J]. 四川农业大学学报, 2005, **23** (3): 332 – 334. ZHUANG Qiguo, YANG Jing, YU Yingjian, et al. Study on peroxidase and polyphenol oxidase of bamboo of witches' broom [J]. *J Sichuan Agric Univ*, 2005, **23** (3): 332 – 334.