

由 *Pseudoidium neolycopersici* 引起之番茄白粉病 鑑定與商業品種之感病性評估

戴裕綸¹ 黃晉興² 蔡志濃³ 林筑蘋^{4,*}

摘要

戴裕綸、黃晉興、蔡志濃、林筑蘋。2022。由 *Pseudoidium neolycopersici* 引起之番茄白粉病鑑定與商業品種之感病性評估。台灣農業研究 71(1):19–34。

於台灣中部網室栽培的大果番茄品種觀察到 3 類型白粉病病徵，分別描述如下，類型 1：於葉正面呈現典型白色粉狀病斑，並可見大量孢子；類型 2：於葉正面呈現黃化不規則暈斑和壞疽，並於相應之葉背可見些許孢子；類型 3：於葉正面呈現圓形到不規則狀之褐化壞疽，並可見些許孢子。經由光學顯微鏡下觀察病徵上之病兆，可見無性世代之分生孢子但並無發現有性世代之子囊孢子，利用番茄葉圓片分別對不同病徵上之病原菌進行單孢培養以供鑑定和病原性測試，依據形態特徵與 internal transcribed spacer (ITS) 序列親緣演化分析，分離菌株皆鑑定為 *Pseudoidium neolycopersici*。病原菌接種試驗結果顯示，類型 1 病徵產生在接種點位於葉正面，類型 2 病徵產生在接種點位於葉背，類型 3 病徵發生在環境溫度和相對濕度變化較大時。此外，分離株於所有受試的大果番茄品種（「綠鑽石」、「金吉利」、「農友 301」和「鐵娘」）皆能在葉部造成嚴重的病徵並產生大量孢子，相對於小果番茄品種（「美女」、「玉女」、「麗金」和「金瑩」）除了「嬌女」跟大果番茄一樣呈現強烈感病外，其他則病徵輕微且產孢少。本篇為台灣首次確認 *P. neolycopersici* 引起番茄白粉病及其病徵之正式報導。

關鍵詞：白粉病、鑑定、病徵、*Pseudoidium neolycopersici*。

前言

白粉病 (powdery mildew) 為活體營養之病原菌，在許多農、園藝作物上都會造成危害，已知有近 700 種白粉病菌可引起白粉病，發生在大約 7,600 種被子植物上 (Ridout 2009)。目前在全球曾被記錄可感染番茄 (*Solanum lycopersicum* L.) 的白粉病菌種約有 6 種 (Kiss *et al.* 2001; Tzean *et al.* 2019)，其中 *Pseudoidium neolycopersici* (L. Kiss.) L. Kiss. (syn. *Oidium neolycopersici* L. Kiss.) 除了發生地域範圍大 (Kiss *et al.* 2001)，寄主範圍亦廣 (Whipps 1998)，

因此在經濟生產上具有潛在的威脅性。*P. neolycopersici* 感染番茄時於葉表面形成白色粉狀黴物，其同時也能危害葉背、葉柄、莖和花萼，嚴重感染時導致葉片提早老化，雖然不能感染果實，但可能間接造成果實萎縮 (Jones *et al.* 2001)。溫室若無有效防治，罹病率可達 90% (Stevanović *et al.* 2012)，而因嚴重感染白粉病致使提早落葉，可能造成植株整體葉面積減少 50–60%，甚至能造成 20% 左右的果實產量損失 (Chelal & Hau 2015)。

P. neolycopersici 白粉病菌於 1970 年代末即曾在番茄產業大發生，諸如在日本、北美和

投稿日期：2021 年 8 月 18 日；接受日期：2021 年 10 月 12 日。

* 通訊作者：cplin@tari.gov.tw

¹ 農委會農業試驗所植物病理組計畫助理。台灣 台中市。

² 農委會農業試驗所植物病理組副研究員。台灣 台中市。

³ 農委會農業試驗所植物病理組研究員。台灣 台中市。

⁴ 農委會農業試驗所植物病理組助理研究員。台灣 台中市。

歐洲等地都有相關報導，其危害範圍廣布全球以經濟生產為目的之溫室或田間，然而因命名問題、缺乏有性世代導致鑑定混淆等因素，一直到 Kiss *et al.* (2001, 2005) 對當時發生之白粉病標本、新鮮樣本和文獻重新進行詳盡之形態和分子鑑定，才最終得以確認危害的病原菌種類。近 10 年來，韓國 (Park *et al.* 2010)、塞爾維亞 (Stevanović *et al.* 2012) 和南非 (Lebeda *et al.* 2015) 等地仍陸續有 *P. neolycopersici* 相關之發現報導，顯見 *P. neolycopersici* 在番茄上仍為值得注意的病原菌之一。

台灣番茄曾經記錄的白粉病菌包含 *Golovomyces orontii* (Castagne) V. P. Heluta (syn. *Erysiphe orontii* Castagne)、*G. cichoracearum* (DC.) V. P. Heluta (syn. *E. cichoracearum* DC.) 和 *Leveillula taurica* (Lév.) G. Arnaud 等 (Tzean *et al.* 2019; Lin *et al.* 2022)，而 2005 年曾有關於 *P. neolycopersici* 相關防治報導 (Hsieh *et al.* 2005)，但並無正式文獻詳細描述其發生、病徵和病原菌形態。

為達防治目的，抗病育種為一常見手段之一。目前世界上多數番茄商業栽培品種幾乎都能被 *P. neolycopersici* 白粉病菌感染，只是存在罹病度 (disease severity) 上的差異 (Matsuda *et al.* 2001; Lebeda *et al.* 2014; Arushi & Banyal 2018)，因此育種學家將目標轉移到具有抗病潛力的部分野生茄科植物，如 *S. habrochaites* S. Knapp & D. M. Spooner 與 *S. pennellii* Correll 等 (Lebeda *et al.* 2014)。抗病性植株在白粉病菌入侵前可能在菌絲與葉表接觸面產生乳突 (papilla) 形成物理和化學屏障 (Ridout 2009)，或者在病原菌入侵過程吸器形成前後，產生過敏性反應阻止病原菌擴展 (Mieslerová *et al.* 2004; Matsuda *et al.* 2005)，抑或是感染後使菌絲生長明顯受限且不產孢 (Lindhout *et al.* 1993) 等。另外，部分學者也觀察到相同番茄品種在不同來源白粉病分離株接種下出現不一樣的結果，如日本分離株 *P. neolycopersici* KTP-01 即可嚴重感染原本應具有高度抗性的荷蘭抗病品種番茄 'Grace' (De Ruyter Seeds, Bleiswijk, The Netherlands) (Kashimoto *et al.* 2003b)；又或者寄主範圍試驗結果中呈現完全

相反或不一致的抗感病性，如：Whipps *et al.* (1998) 報導 *P. neolycopersici* 可以感染葫蘆科作物，但在 Fletcher *et al.* (1988) 或 Kashimoto *et al.* (2003a) 的試驗結果則否，此也進一步顯示 *P. neolycopersici* 在種間可能存在不同品系 (race) 或病原型 (pathotype)。

本研究於 2019–2021 年間於台中市 (霧峰區、烏日區)、南投縣 (信義鄉)、彰化縣 (北斗鎮) 以及雲林縣 (莿桐鄉) 等地之溫網室或露天栽培之牛番茄和玉女番茄上觀察到類型不同白粉病病徵，蒐集病原菌以形態與分子特徵進行鑑定。另外，為瞭解不同品種番茄對白粉病菌的感病性是否具有差異，本研究蒐集台灣各商業品種番茄並進行對白粉病菌的感病性測試。

材料與方法

供試作物之栽培、葉圓片製備

供試作物栽培：將金吉利番茄 (大果品種) 種子直播於裝有泥炭土之穴盤，置於恆溫 24°C、光照 12 h 之走入式生長箱，於 2 wk 後挑取順利發芽的健康植株移植至 4 吋裝有泥炭土之塑膠盆。待植株生長 5–6 wk，即用於病原菌接種和葉圓片製備。

葉圓片製備：剪取株齡 5–6 wk 的番茄中、上位葉片，並以自來水清洗掉粉塵，再用 1% 次氯酸鈉進行表面消毒 20–30 s、3 次無菌水漂洗後，用滅菌過之紙巾吸乾葉面自由水。以直徑 1.5 cm 打孔器切取葉圓片，將葉圓片葉面朝上放置於含有 2 層濾紙之直徑 9 cm 塑膠培養皿中，添加約 4 mL 含有 50 mg L⁻¹ tetracyclin 之 M-solution (mannitol 10,000 mg L⁻¹, benzimidazole 30 mg L⁻¹) 使濾紙濕潤至有些許自由水，以保持葉圓片活性 (Huang *et al.* 2009)。

番茄白粉病樣本蒐集與病原菌純化培養

本研究供試菌株個別分離自霧峰網室牛番茄病徵類型 1、2、3 (圖 1) 和玉女番茄 (圖 2) 之白粉病菌株，將樣本於解剖顯微鏡下以單根毛髮夾為工具挑取孢子串至上述葉圓片裝置 (Huang *et al.* 2009)，於恆溫 24°C、光照 12 h 之生長箱中培養，2 wk 後再挑取葉圓片上單

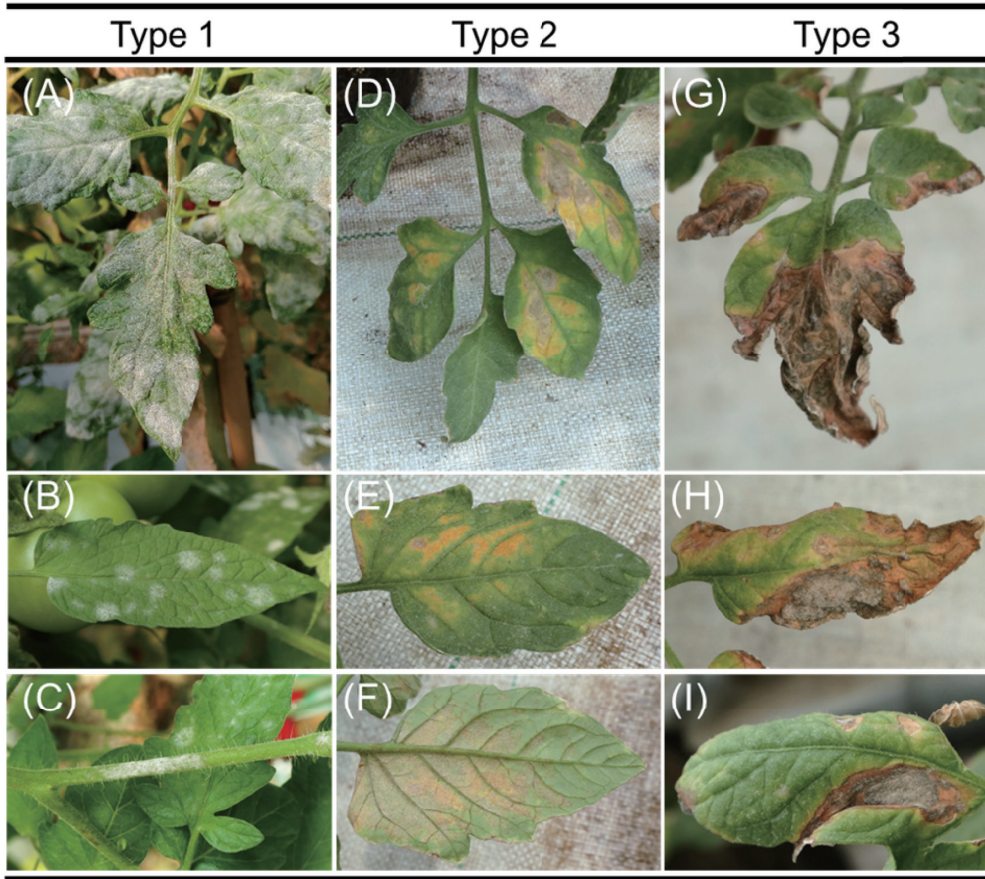


圖 1. 白粉病菌 *Pseudoidium neolycopersici* 於田間大果番茄 (未記錄品種) 上造成之 3 類型病徵。(A–C) 類型 1，白色粉狀病斑於葉上表面、葉柄或莖上出現；(D–F) 類型 2，鮮黃色暈斑於葉上表面出現，部分中心壞疽，於葉下表面可見病兆；(G–I) 類型 3，圓形或不規則形壞疽於葉上表面出現，巨觀上病兆較少，有時不可見。

Fig. 1. Three types of symptoms caused by *Pseudoidium neolycopersici* on large fruit tomatoes in the field. (A–C) type 1 symptom showed white circular pustules on the upper side of leaves, as well as the surface of petioles and stems; (D–F) type 2 symptom was brightly halo–yellow lesion with central necrosis on the upper side of leaves. Powdery mildew fungi were found on the lower side of leaves; and (G–I) type 3 symptom was circular or irregular lesions on the upper side of leaves, and sign of powdery mildew was rarely found.

一孢子重複上述方式進行單孢純化培養，並以接種後具有明顯產孢之葉圓片塗抹新葉圓片的方式持續繼代，以備試驗使用。最終分離純化菌株為 TARI_PM-1 (來自玉女番茄葉正面)、TARI_PM-2 (來自牛番茄葉正面類型 1 病徵)、TARI_PM-5 (來自牛番茄葉背類型 2 病徵) 和 TARI_PM-7 (來自牛番茄葉正面類型 3 病徵)。

病原菌形態鑑定

將供試菌株接種於葉圓片，在恆溫 24℃、

光照 12 h 之生長箱中培養 2 wk，其後挑取病兆在光學顯微鏡下觀察，進行形態特徵的測量和紀錄，包含：孢子長、寬、長寬比及其形態，產孢梗、足細胞 (foot cell) 長度、following cell 數量、菌絲附著器 (hyphal appressoria) 形態等特徵。另外於 9 cm 玻璃培養皿中由下而上依序放置經高壓滅菌之濾紙、三角玻棒、載玻片，加入適量無菌水潤濕濾紙製造濕室，再以接種 2 wk 後具明顯產孢之葉圓片輕觸玻片使分生孢子沾附，於 24℃、無光照 24 h

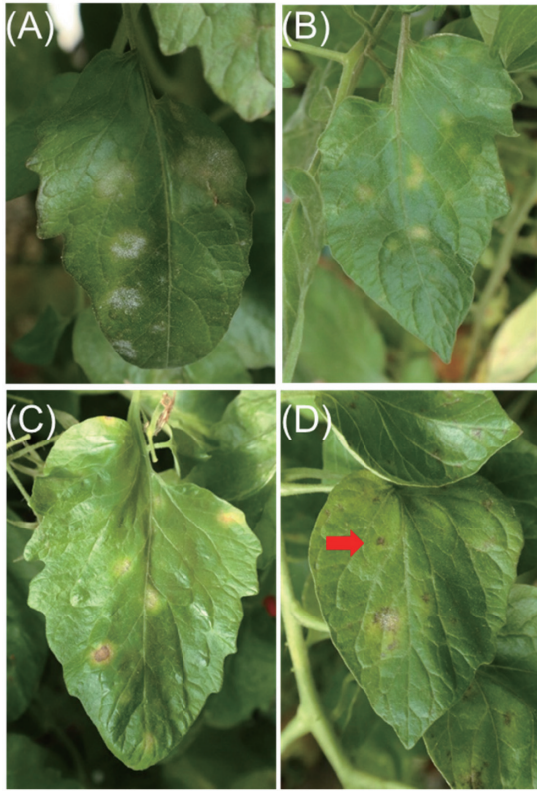


圖 2. 白粉病菌 *Pseudoidium neolycopersici* 於田間感染小果番茄 (「玉女」品種) 之病徵。於病原菌感染處可觀察到 (A) 白色粉狀病斑；(B、C) 淺黃；(D, 箭頭處) 紫色小斑；(C) 部分病斑中心壞疽而無明顯產孢。

Fig. 2. Symptoms of tomato powdery mildew caused by *Pseudoidium neolycopersici* on cherry tomatoes (cv. 'Jade Girl') in the field. (A) white-powdery; (B, C) light-yellow; or (D; indicated with an arrow) purple tiny spots occurred on infection sites of leaves; (C) some spots appeared with central necrosis, and little or no sporulation of pathogen could be observed.

後觀察孢子發芽方式及孢子附著器 (conidial appressoria) 形態。形態鑑定參照 *Taxonomic Manual of the Erysiphales (Powdery Mildews)* 之檢索表 (Braun & Cook 2012) 進行無性態形態鑑定。

病原菌分子鑑定

gDNA 抽取：切取含有番茄白粉病菌之葉片至適量大小，以液態氮在研鉢下將組織連

同病兆進行研磨，其後添加 500 μL CF buffer (農業試驗所配方) 使組織粉末均勻溶於其中，再用微量吸管將溶液吸取至 1.5 mL 離心管，以 $12,000\times g$ 離心 10 min。取 200 μL 離心後之上清液至新的 1.5 mL 離心管，在 100°C 進行乾浴 10 min，即完成 gDNA 萃取，將核酸以 Milli-Q (MQ) 水稀釋 $10\times$ 後放置於 -20°C 保存備用。

rDNA internal transcribed spacer (ITS) 序列增幅與定序：將供試菌株萃取之 gDNA 進行聚合酶鏈鎖反應 (polymerase chain reaction; PCR)，增幅 rDNA ITS 片段。PCR 反應之混合物及進行流程，以下列成分濃度及流程進行：反應混合液含 10 μL 的耐熱聚合酶預混組 (Taq DNA polymerase 2 \times Master Mix RED, Ampliqon, Odense, Denmark)，1 μL 的 DNA template，10 μm 的 primer 各 1 μL ，primer 分別為 PMITS1 (5'-TCGGACTGGCCTCAGGGAGA-3') 和 PMITS2 (5'-TCACTCGCCGTTACTGAGGT-3') (Cunnington *et al.* 2003)，並添加 7 μL MQ 水使其最終為 20 μL 。ITS 反應流程為： 95°C 解旋反應 (denature) 5 min； 95°C 解旋反應， 52°C 黏合反應 (annealing)， 72°C 延長反應 (extension) 等各 30 s，進行 35 次循環；最後以 72°C 、7 min 進行最終延長反應。將 PCR 產物進行膠體電泳確認後，送交源資國際生物股份有限公司 (台灣新北市) 進行定序。使用 BioEdit v7.2.5 軟體 (Hall 1999) 將定序後之 ITS 原始序列兩端訊號不穩定的部分去除，再將正、反股引子解序出的序列進行疊合以獲得最終定序結果。

親緣關係樹分析：親緣演化分析使用共 21 株菌株，包含本試驗分離之 3 株供試菌株，和 18 株由 GenBank 取得序列之參考菌株 (reference strain) (表 1)。將序列以 MEGA X 軟體 (Kumar *et al.* 2018) 進行排列分析 (alignment)，再透過人工方式進行微調，最終序列用以構築 ITS 單基因親緣關係樹。ITS 親緣關係樹建構使用 MEGA X 軟體進行，選擇最大似然法 (maximum likelihood method; ML) 進行演算，並透過 MEGA X 中的 Find Best DNA/

表 1. 本研究用於建構 internal transcribed spacer (ITS) 親緣關係樹之菌株。

Table 1. The isolates of powdery mildew fungi used for phylogenetic analysis in this study.

Species	Herbarium accession no. ^z	Isolates	GenBank accession no.	Reference
<i>Erysiphe aquilegiae</i>	VPRI21046	-	AF154322	Kiss <i>et al.</i> (2005)
<i>E. aquilegiae</i>	TPU495; MUMH98	-	AB015929	Kiss <i>et al.</i> (2005)
<i>E. aquilegiae</i>	-	-	AB000944	Kiss <i>et al.</i> (2005)
<i>E. blasti</i>	MUMH2	-	AB015918	Kiss <i>et al.</i> (2005)
<i>E. glycines</i>	MUMH56	-	AB015934	Kiss <i>et al.</i> (2005)
<i>E. glycines</i>	MUMH52	-	AB015927	Kiss <i>et al.</i> (2005)
<i>E. huayinensis</i>	MUMH30S	-	AB015914	Kiss <i>et al.</i> (2005)
<i>E. hypophylla</i>	VPRI22120	-	AF298544	Kiss <i>et al.</i> (2005)
<i>E. magnifica</i>	-	-	AF011312	Kiss <i>et al.</i> (2005)
<i>E. macleayae</i>	TPU1873; MUMH54s	-	AB016048	Kiss <i>et al.</i> (2005)
<i>E. symphoricarpi</i>	BPI747015	-	AB078969	Kiss <i>et al.</i> (2005)
<i>E. symphoricarpi</i>	MUMH1428	-	AB078970	Kiss <i>et al.</i> (2005)
<i>E. weigela</i>	TPU1669	-	AB015931	Kiss <i>et al.</i> (2005)
<i>E. weigela</i>	MUMH10s	-	AB015932	Kiss <i>et al.</i> (2005)
<i>Pseudoidium neolycopersici</i> (syn. <i>Oidium neolycopersici</i>)	-	KTP01	AB094991	Kashimoto <i>et al.</i> (2003b)
<i>P. neolycopersici</i>	VPRI20381	UK2	AB163916	Kiss <i>et al.</i> (2005)
<i>P. neolycopersici</i>	BPI747013	Et1	AF229019	Kiss <i>et al.</i> (2005)
<i>P. neolycopersici</i>	BPI746232	MD1	AB163915	Kiss <i>et al.</i> (2005)
<i>P. neolycopersici</i>	-	TARI_PM-1	MT370492	This paper
<i>P. neolycopersici</i>	F0034681	TARI_PM-2	MT370493	This paper
<i>P. neolycopersici</i>	-	TARI_PM-5	MZ540810	This paper

^z VPRI = Plant Disease Herbarium, Institute for Horticultural Development, Victoria, Australia; TPU = Toyama Prefectural University Herbarium, Japan; MUMH = Mie University Mycological Herbarium, Japan; BPI = U.S. National Fungus Collection, Beltsville, MD; F = National Museum of Natural Science, Taiwan.

Protein Models 的功能選項進行最佳取代模型 (substitution model) 的分析，其中空格 (gaps) 和遺失資料 (missing data) 完全去除，分支的支持度以拔靴法 (bootstrap method) 進行 1,000 次重複取樣來檢驗。

病原性測試

將接種供試菌株 TARI_PM-2 達 2 wk 之葉圓片以無菌水洗下孢子，製備成 5×10^5 conidia mL⁻¹ 孢子懸浮液，噴霧接種於 5 wk 大之金吉利番茄，接種部位分為葉正面、葉背兩種，對照組則為無菌水同時接種於葉上、下兩面，各處理為 8 植株。接種後將植株置於走入

式生長箱 (24°C, 12 h 光照)，套袋 1 d，於第 10 天時，將不同接種部位處理之植株數量對半，分為繼續放置在走入式生長箱或移置溫室不同環境處理，並於接種後 10、14、19、24 d (days post inoculation; dpi) 進行病徵觀察和記錄，試驗共進行 3 次。

商業品種番茄對 *P. neolycopersici* 感病性試驗

試驗期間為 2020 年 11 月初到 2020 年 12 月中旬 (環境溫度 20–28°C, 平均 24°C)，共進行 3 次。

供試作物品種及來源：試驗使用番茄品種

總共為 9 種，包含大果類：「綠鑽石」(‘Lu Zuan Shi’)、「金吉利」(‘Golden Lucky’)、「農友 301」(‘Farmers 301’)和「鐵娘」(‘Sensation’)；小果類：「嬌女」(‘Jolly’)、「美女」(‘Beauty’)、「玉女」(‘Jade Girl’)、「麗金」(‘Li Jin’)和「金瑩」(‘Golden Sweet’)。「玉女」品種為直接購買種苗，其他品種則以種子直播於泥炭土，待植株 2 wk 大時以 4 吋盆定植於溫室，以備後續試驗使用。

病原菌接種：接種源包含人工接種源和植株定植期間溫室自然感染源(經形態確認為 *P. neolycopersici*)。人工接種源菌株使用 TARI_PM-2，首次之接種以葉圓片法製備 2×10^4 conidia mL⁻¹ 孢子懸浮液，於玉女品種定植後 2 wk，其他品種為株齡 5–6 wk 時進行噴霧接種，其後之接種則從前次接種試驗感染植株以無菌水洗下分生孢子製備為下批次人工接種源。

罹病度調查：調查前採樣鏡檢確認白粉病菌形態與 *P. neolycopersici* 相符，且無其他種之複合感染。植株由下而上調查 3 複葉(小葉數 < 5 之複葉不列入計算)，每複葉計算得一罹病度，取 3 複葉罹病度平均為該植株罹病度，每品種含 4 重複，以計算品種平均罹病度和標準誤差(standard error; SE)。罹病度級數(disease index)和計算方式如下：0 級：無任何病徵；1 級：感染 0–25% 面積，僅出現黃化或產孢不明顯；2 級：感染 0–25% 面積，產孢明顯或感染 26–50% 面積，產孢不明顯；3 級：感染 26–50% 面積，產孢明顯或感染 51–90% 面積，產孢不明顯；4 級：感染 51–90% 面積，產孢明顯或感染 91–100% 面積，產孢不明顯；5 級：感染 91–100% 面積，產孢明顯或葉片萎凋面積 > 50%；複葉罹病度(%) = $[\sum(\text{罹病指數} \times \text{該指數之罹病小葉數}) / (\text{調查總小葉數} \times 5)] \times 100\%$ 。

網室內番茄自然感染 *P. neolycopersici* 之罹病度調查

於 2021 年 1 月下旬，在台中市霧峰區農業試驗所的牛番茄「402」品種(可樂種苗園提供，台灣嘉義縣)與玉女番茄混種網室進行白粉病罹病度調查與病徵觀察，植株定植後約 3 mo，

種植期間無進行任何藥劑管理和人工接種，調查前採樣並於實驗室鏡檢確認形態符合 *P. neolycopersici*，且無其他種之複合感染。牛番茄/玉女品種分別有 84/48 株，由下而上分別對第 1、3、5、7 複葉進行罹病度調查(小葉數 < 5 之複葉不列入計算)。每複葉計算得一罹病度，取 4 複葉罹病度平均為該植株罹病度，每品種間隔取樣 15 株，以計算品種平均罹病度和標準差。罹病度級數和計算方式參照上述試驗。

統計分析

本研究試驗數據以 SAS[®] Enterprise Guide[®] 8.2 版統計軟體(SAS Institute Inc., Cary, NC, USA)進行單因子變異數分析法(one-way analysis of variance; one-way ANOVA)，並以最小顯著差異性測驗(Fisher’s protected least significant difference test; LSD test)在 5% 信心水準下($P < 0.05$)比較處理間平均值之差異。

結果

病徵描述

自 2019 年 12 月到 2020 年 5 月下旬，分別於台中市的霧峰、烏日區，以及南投縣的信義鄉、彰化縣的北斗鎮、雲林縣的荊桐鄉等地栽植番茄的溫、網室中觀察到受白粉病菌感染之牛番茄或玉女番茄植株，經顯微鏡初步觀察發現病原菌具有相似形態，但依據番茄品種、病原菌初始感染部位與環境不同呈現不一樣之病徵，其田間病徵描述如下。

牛番茄受害植株病徵可分為 3 類型：類型 1，葉正面(又稱「近軸面」，adaxial surface)感染，於葉面形成白色圓斑，具粉粒質感白粉，病斑可互相癒合，造成白色粉末覆蓋全葉，後期葉面黃化、甚至褐化壞疽進而導致葉枯或落葉，莖部亦可受感染，於莖表面產生白色圓形或長直形具粉粒質感病斑(圖 1A–C)；類型 2，葉背(遠軸面，abaxial surface)感染，於葉正面未出現典型白色粉末，反之葉背則可見淺薄之白色粉狀物覆蓋。病兆對應處葉正面呈鮮黃色、病健交接處不明顯之暈斑，危害後期部分病斑中央出現褐色凹陷壞疽(圖 1D–F)；類型 3，葉正面可見不明顯的白粉病病兆，病

斑呈褐色或紅褐色，圓形到不規則，白色粉末隨病勢發展漸不明顯，病斑中央呈現棕褐色或黑褐色之壞疽，有時仍會擴大導致葉枯（圖 1G-I）。調查田區中，類型 1 與 2 病徵於 12 月至隔年 5 月皆可見，類型 3 病徵則僅於 5 月回暖時觀察到。

玉女番茄初期感染時，相對於牛番茄上的病徵呈現覆蓋葉面或產孢良好之單一病斑，玉女番茄上的病徵較為多種，但普遍病斑較小或受限。玉女番茄上白粉病徵包含明顯到淺薄之白色粉粒（圖 2A）；淺綠或黃化暈斑，中央有時可見褐色壞疽（圖 2B-C）；亦有部分病斑僅為紫褐色細小病斑，不見病兆擴大（圖 2D）。

形態和 ITS 分子鑑定為 *P. neolycopersici*

自出現病徵的玉女番茄和具有病徵類型 1、2 與 3 的牛番茄葉片上分離得白粉病分離菌株 TARI_PM-1、TARI_PM-2、TARI_PM-5 和 TARI_PM-7，4 者無性世代形態特徵相似（表 2），而無論在田間樣本或人工接種之病兆上皆無觀察到有性世代。以 4 菌株平均值和極限值為代表描述如下：菌絲主要表生，有隔，菌絲附著器 (hyphal appressoria) 單生或對生，形態包含乳突狀 (nipple-shaped) 到多裂瓣狀 (multilobed)（圖 3I-L）；產孢梗 (conidiophore) 直立，足細胞為柱狀 (cylindrical)，長 × 寬為 29.0-(44.3)-64.0 × 7.6-(8.3)-10.6 μm [min.-(avg.)-max.]，基部偶爾可見縊縮，有 1-2 個 following cells（圖 3A-B）；孢子透明無色不具隔，其內不含纖維狀顆粒體 (fibrosin bodies)，外觀呈桶狀 (doliiform; barrel-shaped)、卵形 (ovoid) 到橢圓形 (ellipsoid) 或柱狀 (subcylindrical)，大小為 29.0-(39.4)-53.3 × 13.7-(19.2)-24.4 μm，長寬比則為 1.5-(2.1)-3.1（圖 3C-H）。孢子形成方式為頂生單一成熟孢子 (pseudoidium type)，然在葉圓片裝置或部分田間樣本中以解剖顯微鏡直接觀察可見成串孢子相連於產孢梗頂端，形成假鏈生 (pseudochain) 狀態。孢子在高相對濕度下，發芽屬於頂生單一成熟孢子型裡的 longitubus pattern (Braun & Cook 2012)，發芽管從孢子頂端 (terminal)、頂端側邊 (subterminal) 形成，發芽管長度多數較孢子寬度大，長度為孢子寬之 0.9-(2.8)-5.8

表 2. 本研究 *Pseudoidium neolycopersici* 分離株分離來源及形態特徵比較。

Table 2. Morphological characters of *Pseudoidium neolycopersici* isolates in this study.

Isolate	Host (cultivar)/sign position ^z	Conidia			Conidiophore			Characteristic Pseudoidium type ^y
		Length × width (μm) min.-(avg.)-max.	Length/width ratio	Germ tube apex	Foot cell length × width (μm) min.-(avg.)-max.	Following cell		
TARI PM-1	Cherry to mato (Jade Girl) / ad	29.0-(36.6)-47.2 × 15.2-(18.9)-22.9	1.5-(2.0)-3.1	Simple or lobed	30.5-(39.6)-53.3 × 7.6-(9.0)-10.6	2	Pseudoidium type ^y	
TARI PM-2	Large tomato / ad	30.4-(38.8)-48.9 × 13.7-(18.6)-21.3	1.5-(2.1)-3.1	Simple or lobed	29.0-(43.5)-64.0 × 7.6-(8.0)-9.1	1-2	Pseudoidium type	
TARI PM-5	Large tomato / ab	32.0-(43.1)-53.3 × 16.8-(20.1)-24.4	1.5-(2.2)-3.0	Simple or lobed	41.1-(49.0)-61.0 × 7.62-(7.8)-9.1	2	Pseudoidium type	
TARI PM-7	Large tomato / ad	29.0-(39.2)-51.8 × 15.2-(19.3)-22.9	1.5-(2.0)-2.8	Simple or lobed	30.5-(45.1)-64.0 × 7.6-(8.4)-10.6	1-2	Pseudoidium type	
<i>P. neolycopersici</i> (Braun & Cook 2012)	- ^a	(20-)-25-45(-55) × (10-)-12-20(-28)	1.7-2.8-(3.1)	Simple or lobed	(25-)-30-60(-75) × (5-)-6-10(-14)	1-2(-4)	Pseudoidium type	

^z Sign position means the side of leaves where pathogens were isolated from. ad = adaxial surface of leaves; ab = abaxial surface of leaves.

^y Pseudoidium type means producing conidia that mature singly.

^a No description.



圖 3. *Pseudoidium neolyopersici* isolate TARI_PM-2 無性世代形態特徵。(A、B) 孢子單生於產孢梗上；(C) 孢子外形包括桶狀；(D-F) 卵形至橢圓形；(G、H) 圓柱狀；(I-K) 菌絲附著器單生；或 (L) 對生，包含 (I、L) 乳突狀到 (J、K) 裂瓣狀；(M) 發芽管由孢子近頂端或 (N) 頂端形成，發芽管末端為 (M) 叉狀或 (N) 無明顯分叉，(M、N，箭頭處) 附著器略膨大。比例尺為 10 μm 。

Fig. 3. Morphological characters of anamorph structures of *Pseudoidium neolyopersici* isolate TARI_PM-2. (A, B) conidium forming singly from a conidiophore; (C) conidia shaped in doliiform; (D-F) ovoid-ellipsoid form; (G, H) cylindrical form; (I-K) hyphal appressoria solitary; or in (L) opposite pair, (I, L) nipple-shaped to (J, K) multilobed; (M) germ tube arising subterminally or (N) terminally with conidial appressoria enlarged and (M, N; indicated with an arrow) alobate. Bars = 10 μm .

倍，發芽管較長者，末端不形成明顯之附著器或僅略膨大，發芽管較短者末端有時呈不規則分叉狀，其孢子附著器形態多數略膨大（圖 3M-N）。依據分離菌株之無性態形態，參考 Braun & Cook (2012) 之檢索表，將其鑑定為 *P. neolyopersici*。

取其中 3 供試菌株 rDNA ITS 序列與 21 株 *Erysiphe* 參考菌株 (reference strain) 之序列進行序列排比，包含 10 個親緣種，566 個鹼基對 (含 gaps)。親緣關係樹之演算方式使用 ML，並以 Kimura 2-parameter model (Kimura 1980) 為鹼基取代模型，並以 *Erysiphe glycines* F. L. Tai 作為外群 (out group)。結果顯示，3 分離株皆劃分在 *P. neolyopersici* 之支序群 (clade) 中 (拔靴法支撐數值為 87%)，此支序群跟 *E. macleayae* R. Y. Zheng & G. Q. Chen 與 *E. aquilegiae* DC. 此 2 菌種親緣關係相近但可區別 (圖 4)。

依病原菌感染位置、環境變化造成田間 3 種類型病徵

為釐清田間觀察到的病徵差異原因，測試不同接種條件下的病徵發展，以大果番茄金吉利品種為供試植物，TARI_PM-2 為供試菌株，接種點分別為葉正面與葉背，接種後皆放置於 24°C 恆溫生長箱中。在感染後 10 d 時，葉正面接種之植株，接種表面能看到明顯白色粉狀病斑出現，而從葉背接種之植株於接種處可見明顯病兆，於病兆對應的正面也造成不明顯至明顯之褪綠或淺黃色暈斑。隨後，依各處理將半數接種植株持續放置於走入式生長箱，半數移置溫室 (23–35°C，平均 28°C)。

持續放置於恆溫生長箱的處理組別中，葉正面接種之植株病徵與田間觀察到的類型 1 病徵相似，病斑隨接種時間逐漸癒合成片狀，面積持續擴大，接種期間部分病斑造成葉肉黃化甚至出現壞疽，但對應處病兆明顯，病徵亦無

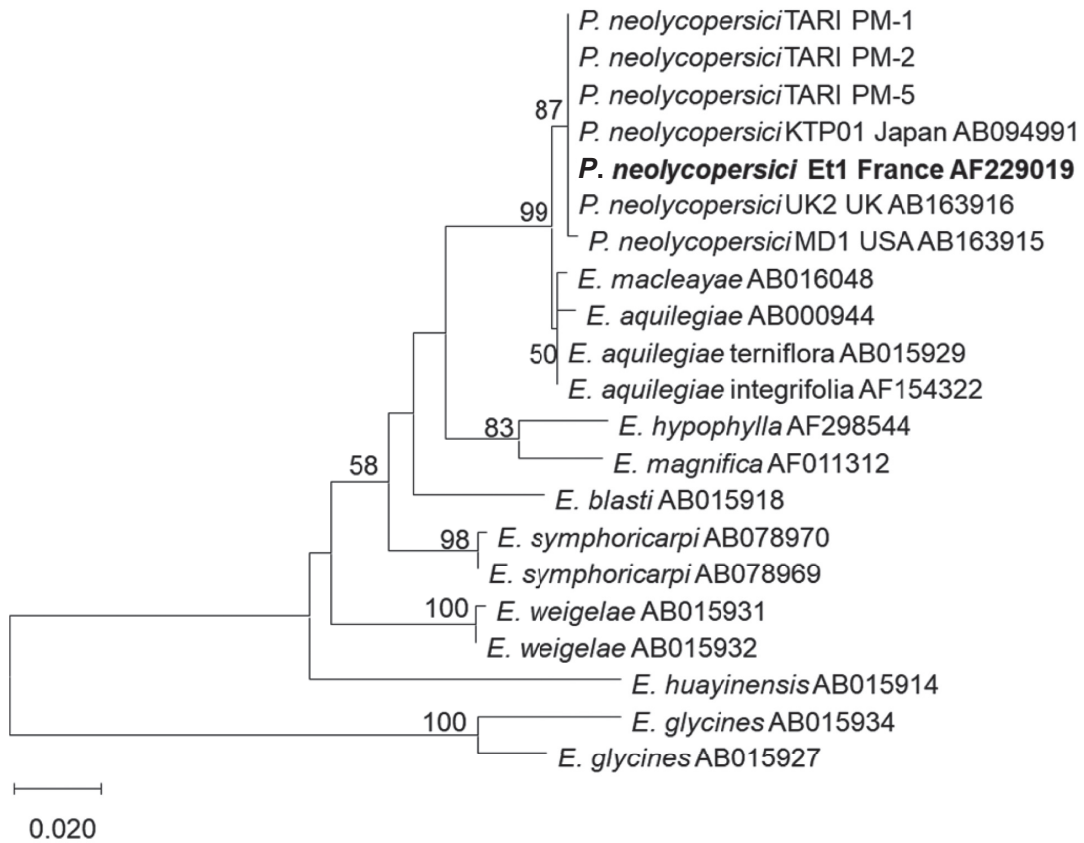


圖4. 白粉病菌 *Oidium* 屬之親緣關係樹。使用 rDNA ITS 序列以最大似然法建構，測試的菌株包含 21 株菌株，拔靴法檢測值 $\geq 50\%$ 顯示於節點，以 *Erysiphe glycines* (AB015934, AB015927) 為外群，比例尺代表鹼基置換率為 0.020，標準菌株以粗黑體表示。

Fig. 4. A maximum likelihood phylogenetic tree of *Oidium* genus based on the nucleotide sequences of the rDNA internal transcribed spacer regions (ITS). Twenty one powdery mildew taxa were used. The tree was constructed with bootstrap support values ($\geq 50\%$ displayed at the nodes and *Erysiphe glycines* (AB015934, AB015927) as outgroup. The bar indicates 0.020 (2%) expected changes per site. Type strains *Pseudoidium neolycopersici* Et1 (AF229019) was indicated in bold.

受到限制跡象 (圖 5B)；而從葉背接種之植株病徵與類型 2 病徵相似，病兆對應的正面黃暈持續擴大且顏色加深，部分暈斑出現淺褐色壞疽 (圖 5C)。兩接種皆於 21 dpi 時造成感染部位萎凋，對照組則無任何病徵出現 (圖 5A)。根據接種結果，確認隨病原菌感染部位不同會造成不同病徵。

移至溫室的處理組別中，葉正面接種植株於移出的 4 d 後，即 14 dpi 時，病斑中心出現黃化和略為灰色之壞疽斑，於 19 dpi 時，葉面上病斑白色病兆減少，甚至肉眼難以辨別，且感染面積受限不再擴大，內部壞疽則轉為深褐

色，甚而影響葉形，24 dpi 時除了原先感染部位病斑內側呈現深褐色壞疽，病斑外側則出現棕色壞疽且逐漸擴大 (圖 5E)；葉背接種植株於 14 dpi 時，病兆對應處之葉正面黃暈斑加深，於 19 dpi 時，黃暈病斑中心出現明顯深褐色壞疽，但病徵受限無明顯擴大，24 dpi 時除了原先壞疽病斑，病斑外則出現淺褐色壞疽且逐漸擴大 (圖 5F)。以上可知，無論葉背或葉面接種，供試植株在移入網室一段時間後皆產生與類型 3 相似的明顯壞疽，且病兆隨接種時間漸不明顯，而感染部位在出現壞疽後則明顯受限，但後期除了原先感染處之壞疽，病斑外

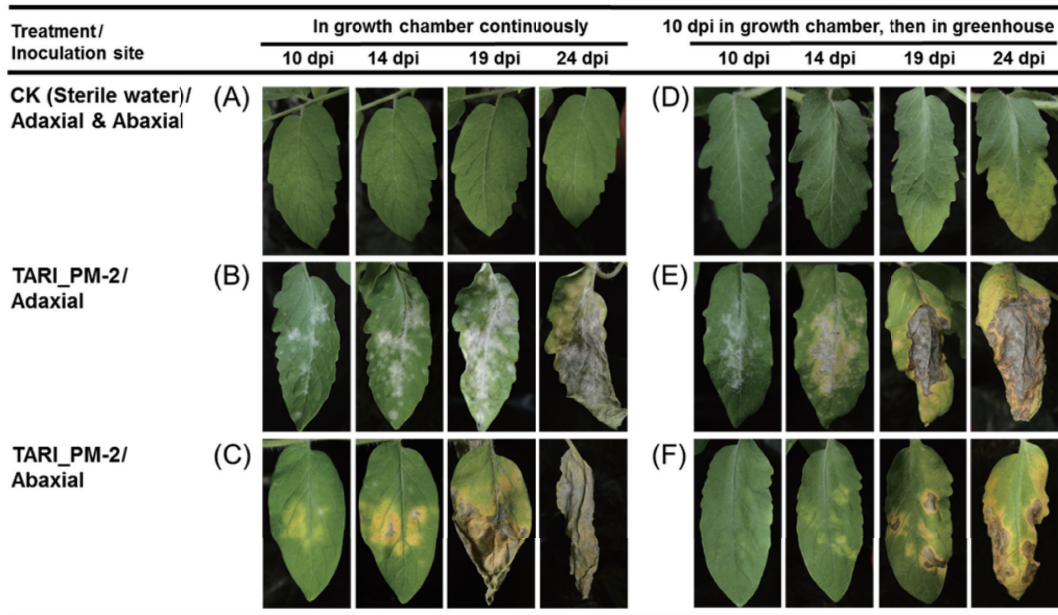


圖 5. 感病大果番茄（「金吉利」品種）白粉病菌於葉片正面（葉面）的病徵發展。植株接種後的 10 dpi 內皆放置在生長箱（24℃），接種白粉病菌 *Pseudoidium neolycopersici* isolate TARI_PM-2 分生孢子懸浮液方式分為接種於（B、E）葉面或（C、F）葉背，在 10 dpi 時將處理植株分為（A–C）走入式生長箱持續觀察組和（D–F）移置溫室環境（23–35℃，平均 28℃）觀察組。

Fig. 5. Symptom development of powdery mildew on upper side of leaves of susceptible tomato ('Golden Lucky' cultivar, large fruit type). The tested plants which were inoculated with conidia suspension of *Pseudoidium neolycopersici* isolate TARI_PM-2 on (B, E) the upper side or (C, F) lower side of leaves grew in the growth chamber (24°C) until 10 dpi. A half number of the tested plants kept growing in (A–C) the chamber and the rest tested plants were moved to (D–F) greenhouse (23–35°C, average 28°C) for observation. dpi: days post inoculation.

圍也出現淺棕色壞疽且逐漸擴大。接種期間對照組無病徵出現（圖 5D）。比較走入式生長箱和網室接種結果，顯示類型 3 病徵的出現與感染期間環境變化相關。

小果番茄較大果番茄具有更高之抗病性

2019 年於霧峰的一網室進行田間調查時，觀察到無論大果的牛番茄還是小果品系的玉女番茄皆可自然感染白粉病，但病徵發展明顯不同。植株經採樣鏡檢確認病原菌皆為 *P. neolycopersici*，且無其他白粉病菌種複合感染。病徵觀察中發現，牛番茄與玉女番茄在感染後皆可能出現壞疽斑，惟前者多出現在病斑癒合後，且壞疽斑上多數產孢明顯；後者則出現在單斑形成時，且巨觀上無明顯產孢。2021 年於同一網室進行罹病度調查結果顯示，牛番茄為 80%，玉女番茄為 58% 且有顯著性差異，

顯示玉女番茄較牛番茄對白粉病菌有較高的抗病性。

為瞭解不同番茄品種對於 *P. neolycopersici* 引起之白粉病的抗病性，本研究挑選台灣市面上 9 個商業品系番茄植株，以人工接種進行感病性差異試驗，過程中皆持續採樣鏡檢確認無其他白粉病菌種複合感染。試驗包含 4 個大果品系和 5 個小果品系，在 14 dpi 進行調查，小果類番茄除了「嬌女」品種外罹病度普遍低於大果類番茄，具有顯著差異，其中以「農友 301」罹病度 $78 \pm 2\%$ 最高，「玉女」 $36 \pm 2\%$ 和「麗金」 $43 \pm 3\%$ 相對最低（圖 6）。從病徵可觀察到，大果品系和小果品系的「嬌女」在病斑癒合後有時會出現壞疽斑，惟病斑上產孢明顯；小果番茄品系除了「嬌女」品種外在巨觀上白粉病感病面積或產孢量少，其中「玉女」、「麗金」品系有時可在葉表觀察到紫褐色小壞疽斑

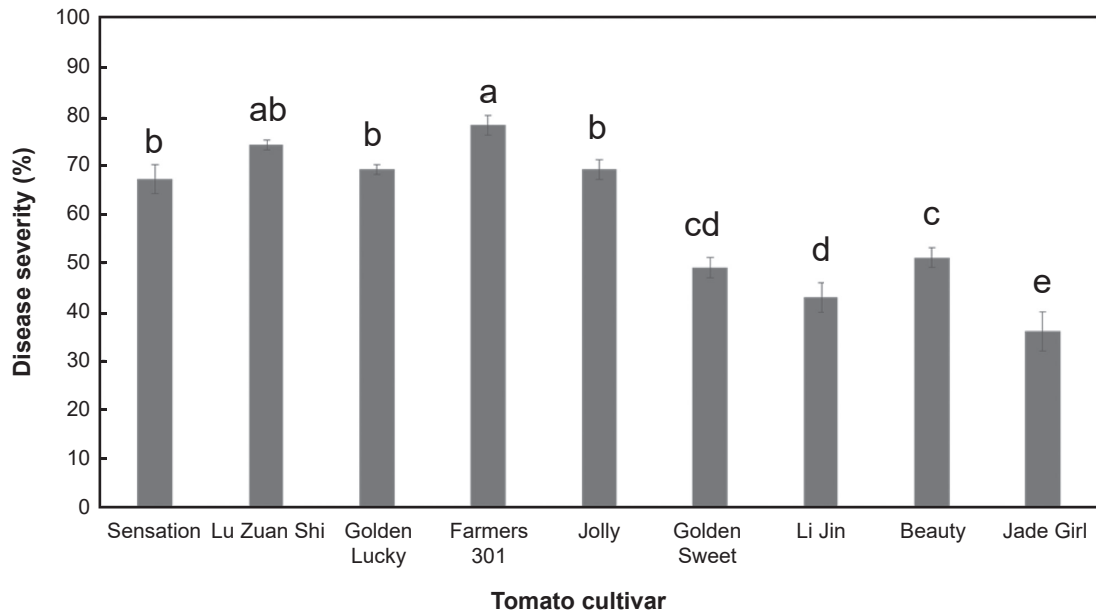


圖 6. 九個品種番茄對番茄白粉病菌 *Pseudoidium neolycopersici* 之感受性比較。於溫室環境中 (20–28°C，平均 24°C) 人工接種供試菌 (isolate TARI_PM-2) 14 d。縱軸單位為罹病度 (disease severity)。誤差線為平均值標準誤差 ($n = 4$)，以最小顯著差異性測驗在 5% 信心水準下 ($P < 0.05$) 比較處理間平均值之差異。

Fig. 6. Susceptibility of 9 tomato cultivars after being inoculated with conidia suspension (2×10^4 conidia mL⁻¹) of *Pseudoidium neolycopersici* (isolate TARI_PM-2) for 14 days in greenhouse (20–28°C, average 24°C). Error bar stands for standard error of mean ($n = 4$). Means with the same letter are not significantly different at 5% level by Fisher's protected least significant difference test.

或淺黃斑，白粉病病徵發展明顯受限。本試驗結果顯示，部分小果品種對 *P. neolycopersici* 引起的白粉病有較佳的耐病潛力 (圖 6)。

討論

本研究透過無性態形態特徵與 ITS 分子親緣演化分析結果，將番茄上分離之白粉病菌鑑定為 *P. neolycopersici*，並經由柯霍氏法則確認其病原性，此為 *P. neolycopersici* 在台灣番茄上首次詳細的紀錄報導。

在形態鑑定上，白粉病菌常以有性世代之形態特徵為依據，如子囊殼中的子囊數量或子囊殼上之附絲 (appendages) 數量等 (Zeller 1995)，而隨著部分菌株尚無觀察到有性世代，使用無性世代特徵作為鑑定的方法也臻於成熟 (Braun & Cook 2012)。雖然分生孢子或產孢梗的大小等部分形態在發育過程中會受到寄主和環境的影響，但 Whipps *et al.* (1998) 在透

過大量樣本觀察 *P. neolycopersici* 於 13 科不同寄主上之形態，其指出在不同替代寄主間多數 *P. neolycopersici* 無性態特徵，如：孢子大小、產孢梗或足細胞間的測量值差異相當小，此在 Fletcher *et al.* (1988) 的研究中也有類似結果，顯見 *P. neolycopersici* 的無性世代形態穩定，可作為鑑定上的參考依據。與前人文獻紀錄進行比較，本研究代表菌株分生孢子整體略寬，其中 TARI_PM-2 產孢梗長度為 59–137 μm ，略長於現有紀錄 30–130 μm ，其他特徵皆符合前人描述且落於已記錄之形態大小範圍內，顯示本研究 4 株代表菌株透過形態可鑑定為 *P. neolycopersici*。

台灣已記錄可引起番茄白粉病之菌種有 4 種 (Tzean *et al.* 2019; Lin *et al.* 2022)，在已記錄的菌種中，病原菌的感染方式、分生孢子和產孢梗形成方法等都能作為與 *P. neolycopersici* 區別之特徵。以感染方式而言，僅有 *L. taurica* 主要透過葉背氣孔侵入和產孢，以內生形態進

行危害，此外 *L. taurica* 具有批針狀和圓柱狀雙形態分生孢子與多數白粉病菌有所不同。而在分生孢子和產孢梗形成上，*G. orontii* (syn. *E. orontii*) 與 *G. cichoracearum* (syn. *E. cichoracearum*) 兩者產孢方式屬於串生成熟型 (euoidium type)，即多個分生孢子在產孢梗上鏈生 (catenescence) 而逐漸成熟，與之相對 *P. neolycopersici* 則屬於頂生單一孢子成熟型，為單一孢子於產孢梗上成熟 (Whipps *et al.* 1998; Braun & Cook 2012)，形態上即明顯不同。

值得一提的是，縱然藉由上述感染方式或形態差異即能簡單將 *P. neolycopersici* 與台灣已記錄種進行區別，但在 Kiss *et al.* (2001) 研究中曾提到 *P. neolycopersici* 有時會形成 2–6 個分生孢子相連之假鏈生 (pseudo-chains) 特徵，在本研究蒐集的田間或葉圓片樣本上以解剖顯微鏡直接觀察時也同樣能發現到 *P. neolycopersici* 菌株出現此現象，此與 *Golovinomyces* 屬產生的鏈生孢子兩者間必須避免鑑定上的混淆。針對此特性 Oichi *et al.* (2006) 透過試驗闡明 *P. neolycopersici* 分生孢子相連於產孢梗的情形並非串生成熟型 (euoidium type) 產孢形態，更證實此特徵的形成是導因於低風速的環境，與濕度無關。此外，危害病徵上 *P. neolycopersici* 自然感染造成的類型 2 黃化病徵雖然與多數白粉病菌不同，但卻與 *L. taurica* 造成的病徵相似，在葉正面造成不規則或受葉脈限制的黃化、褪綠病徵，兩者在病徵上不易判別，需再觀察病原菌形態才能加以區分。

除了形態和病徵特徵，分子鑑定亦能將 *P. neolycopersici* 和目前番茄上已知的菌種進行區分，如 *G. orontii* 與 *G. cichoracearum* (Jones *et al.* 2000)，或目前僅在澳洲和美國加利福尼亞州發現卻曾造成與 *P. neolycopersici* 鑑定上混淆的 *Oidium lycopersici* (Kiss *et al.* 2001; Salvucci *et al.* 2016)。本研究亦利用 rDNA ITS 序列區間進行親緣關係樹的繪製，可見 3 代表菌株與其他國家分離之 *P. neolycopersici* 菌株落在相同支序群中，且與多數前人研究結果一致可與 *E. aquilegiae* 和 *E. macleayae* 兩關係相近之親緣種分開 (Jones *et al.* 2000; Kashimoto *et al.* 2003a; Kiss *et al.* 2005)。

本研究在接種試驗中透過不同植株部位的接種和植株生長環境的改變，重現與田間觀察到 3 種類型病徵相似的病斑，除了證實此 3 種類型病徵皆由 *P. neolycopersici* 單獨感染形成外，也證實此 3 種病徵的形成原因與病原菌感染部位和發病環境相關。病徵類型 1 與 2 病徵差異原因為病原菌感染不同葉部部位所造成，而病徵類型 3 對照於前述 2 者則是出現在罹病組織處於相對溫度、濕度變化較高的環境，顯示環境中因子可成為病徵形成的影響條件之一。在 Prokopová *et al.* (2010) 研究中即曾以高溫 (40.5°C) 前處理感病性植株以誘導熱休克相關之抗病反應，且在後續接種白粉病菌後發現植株的壞疽斑形成明顯增加，對應於本研究在接種病原菌後進行的環境改變條件中包含溫度的升高，且田間觀察中此病徵僅在白粉病好發季節相對較溫暖的 5 月發現，推測壞疽斑的出現與高溫有所關聯，但白粉病的病勢發展也受寄主基因型、環境中的光線強度、濕度等因子交互影響 (Kashimoto *et al.* 2003a; Jacob *et al.* 2008)，因此引起病徵類型 3 的主要成因尚需要更多研究進行探討和驗證。

由於番茄為重要的經濟作物，加上 *P. neolycopersici* 曾嚴重危害番茄並於世界各地廣泛傳播，防治上除了化學藥劑的使用外，學者亦曾針對市面上的商業栽培品種進行抗病篩選，如日本、歐洲…等地都有相關的試驗報導，惟測試的品種中幾乎多屬於感病品種。目前已知對 *P. neolycopersici* 白粉病菌具抗病性的植株多為野生茄科或學者將其進行雜交育種的後代，巨觀上的抗病反應包含了在白粉病菌感染時可能使菌絲生長明顯受限、產孢量減少或不產孢 (Lindhout *et al.* 1993) 又或者在入侵過程吸器形成前後產生過敏性反應阻止病原菌擴展等 (Mieslerová *et al.* 2004; Matsuda *et al.* 2005)。

本研究於 2019 年 12 月在霧峰區玉女番茄與牛番茄混植的網室中觀察到 2 品種番茄在自然感染 *P. neolycopersici* 白粉病菌時呈現不同感病性，相對於牛番茄，玉女番茄感染白粉病菌時病徵多呈現產孢少之淺黃斑且同時有疑似過敏性反應的壞疽斑出現，此與野生種番茄出

現抗病反應的病徵描述相似，於 2021 年 1 月同一地點再度調查確認兩者間的罹病度有顯著差異，推測在自然感染情況下，玉女番茄具有一定程度的耐病性。

根據此田間觀察結果，進一步推測番茄大小果間或許存在感病性差異，為確認此可能性，本研究遂挑選目前台灣商業育種之 4 個大果類品種和 5 個小果類品種，共 9 個番茄品種進行對 *P. neolycopersici* 白粉病菌之感病性差異測試。試驗結果與國外多數研究相仿 (Fletcher 1988; Matsuda *et al.* 2001; Toyoda 2008; Arushi & Banyal 2018)，此 9 個番茄品種對 *P. neolycopersici* 皆未具有完全的抗病性 (圖 6)，但可發現多數小果品種在巨觀下葉表普遍白粉病菌的感病面積較小或產孢量較少，相較大果品系確實有較高的耐病性，此一發現顯示台灣商業品種中小果番茄在抗病育種上存在較高潛力。值得一提的是，在歐洲曾被報導具有抗性之商業品種 ‘Grace’ (Kashimoto *et al.* 2003b) 屬於大果品種，顯示相關之抗病機制或基因並不僅局限於小果番茄之中。另外本研究曾於同一溫室但較冷涼下 (18–23°C，平均 20°C) 進行接種試驗時，發現無論大、小果番茄罹病度普遍高於 70%，大小果間罹病度差異不明顯 (數據未呈現)。顯示小果番茄僅是耐病性較高，在適合 *P. neolycopersici* 的發病環境下仍會發病且嚴重。關於本研究番茄植株進行白粉病菌人工接種時僅在發生初期方具有耐病性的原因尚不明確，但 Whipps *et al.* (1998) 認為部分植株在強勢接種大量孢子的情況下會產生與田間實際不相同之病徵，其亦觀察到產生壞疽的病斑上有大量產孢的情況，本研究在進行試驗時除了人工接種源亦包含了田間自然感染源，在人工接種濃度固定下，是否因試驗期間環境逐漸利於白粉病發生 (田間初始感染源上升) 而造成整體接種源過高，又或是田間自然感染源存在不同品系，造成植株巨觀上出現抗感病性差異，此間差異需要再探討。

本研究為台灣首次對番茄上發生之 *P. neolycopersici* 進行完整接種、形態鑑定和親緣演化分析的報導，透過不同接種部位和環境條件證實了 3 種病徵的發生，此有利於辨識

P. neolycopersici 在田間番茄上造成的危害。而依據田間自然感染的罹病度調查和人工接種大、小果抗感病性試驗中也發現所挑選之台灣商業品種中部分小果番茄對於 *P. neolycopersici* 白粉病菌的耐病性較佳，故用於抗病育種上有較高的潛力。另外，本研究中並無針對台灣分離株的品系或病原小種 (pathotype) 進行深入探討，依據國外紀錄顯示此病原菌寄主範圍廣泛，但台灣目前僅有木瓜上有相關之危害報導 (Tsay *et al.* 2011)，針對台灣田間發生之 *P. neolycopersici* 是否存在不同毒力或生理小種之菌株則有待未來進一步探討。

誌謝

本研究承蒙行政院科技部補助專題研究計畫 MOST 107-2321-B-002-061、MOST 108-2321-B-002-025 及 MOST 109-2321-B-002-051 經費支持，內文數據分析有幸得行政院農業委員會農業試驗所 (簡稱農試所) 呂椿棠博士指教，並仰賴農試所王如玉小姐協助調查、烏日幸福 a 味農園園主吳松杰先生長期提供地點進行病害採集與觀察，特此致謝。

引用文獻

- Arushi, A. B. and D. K. Banyal. 2018. Evaluation of IDM components for management of tomato powdery mildew under protected cultivation. *Intl. J. Curr. Microbiol. Appl. Sci.* 7:21–31. doi:10.20546/ijc-mas.2018.707.003
- Braun, U. and R. T. A. Cook. 2012. *Taxonomic Manual of the Erysiphales (Powdery Mildews)*. CBS-KNAW Fungal Biodiversity Centre. Utrecht, The Netherlands. 707 pp.
- Chelal, J. and B. Hau. 2015. Temporal dynamics of powdery mildew (*Oidium neolycopersici*) and its effects on the host growth dynamics of tomato. *J. Plant Pathol.* 163:711–722. doi:10.1111/jph.12368
- Cunnington, J. H., S. Takamatsu, A. C. Lawrie, and I. G. Pascoe. 2003. Molecular identification of anamorphic powdery mildews (*Erysiphales*). *Australas. Plant Pathol.* 32:421–428. doi:10.1071/AP03045
- Fletcher, J. T., B. J. Smewin, and R. T. A. Cook. 1988. Tomato powdery mildew. *Plant Pathol.* 37:594–598. doi:10.1111/j.1365-3059.1988.tb02121.x
- Hall, T. A. 1999. BioEdit: A user-friendly biological

- sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. Nucleic Acids Symp. Ser. 41:95–98. doi:10.14601/PHYTOPATHOL_MEDITERR-14998U1.29
- Hsieh, T. F., J. H. Huang, and L. J. Hsieh. 2005. Control of powdery mildew with potassium bicarbonate and polyelectrolyte. Plant Pathol. Bull. 14:125–132. doi:10.6649/PPB.200506_14(2).0005 (in Chinese with English abstract)
- Huang, J. H., C. W. Chen, and J. F. Su. 2009. Propagation, inoculation and preservation of *Podosphaera xanthii* caused muskmelon powdery mildew. J. Taiwan Agric. Res. 58:176–184. doi:10.6156/JTAR/2009.05803.03 (in Chinese with English abstract)
- Jacob, D., D. R. David, A. Sztjenberg, and Y. Elad. 2008. Conditions for development of powdery mildew of tomato caused by *Oidium neolycopersici*. Phytopathology. 98:270–281. doi:10.1094/PHYTO-98-3-0270
- Jones, H. E., J. M. Whipps, B. J. Thomas, T. L. Carver, and S. J. Gurr. 2000. Initial events in the colonisation of tomatoes by *Oidium lycopersici*, a distinct powdery mildew fungus of *Lycopersicon* species. Can. J. Bot. 78:1361–1366. doi:10.1139/b00-108
- Jones, H., J. M. Whipps, and S. J. Gurr. 2001. The tomato powdery mildew fungus *Oidium neolycopersici*. Mol. Plant Pathol. 2:303–309. doi:10.1046/j.1464-6722.2001.00084.x
- Kashimoto, K., Y. Matsuda, K. Matsutani, T. Sameshima, K. Kakutani, T. Nonomura, and H. Toyoda. 2003a. Morphological and molecular characterization for a Japanese isolate of tomato powdery mildew *Oidium neolycopersici* and its host range. J. Gen. Plant Pathol. 69:176–185. doi:10.1007/s10327-002-0034-7
- Kashimoto, K., T. Sameshima, Y. Matsuda, Y. Matsuda, T. Nonomura, W. Oichi, K. Kakutani, K. Kakutani, K. Nakata, S. I. Kusakari, and H. Toyoda. 2003b. Infectivity of a Japanese isolate of *Oidium neolycopersici* KTP-01 to a European tomato cultivar resistant to *O. lycopersici*. J. Gen. Plant Pathol. 69:406–408. doi:10.1007/s10327-003-0070-y
- Kimura, M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. J. Mol. Evol. 16:111–120. doi:10.1007/BF01731581
- Kiss, L., R. T. Cook, G. S. Saenz, J. H. Cunnington, S. Takamatsu, I. Pascoe, M. Bardin, P. C. Nicot, Y. Sato, and A. Y. Rossman. 2001. Identification of two powdery mildew fungi, *Oidium neolycopersici* sp. nov. and *O. lycopersici*, infecting tomato in different parts of the world. Mycol. Res. 105:684–697. doi:10.1017/S0953756201004105
- Kiss, L., S. Takamatsu, and J. H. Cunnington. 2005. Molecular identification of *Oidium neolycopersici* as the causal agent of the recent tomato powdery mildew epidemics in North America. Plant Dis. 89:491–496. doi:10.1094/PD-89-0491
- Kumar, S., G. Stecher, M. Li, C. Knyaz, and K. Tamura. 2018. MEGA X: Molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. Mol. Biol. Evol. 35:1547–1549. doi:10.1093/molbev/msy096
- Lebeda, A., B. Mieslerová, M. Petřivalský, L. Luhová, M. Špundová, M. Sedlářová, V. Nožková-Hlaváčková, and D. A. C. Pink. 2014. Resistance mechanisms of wild tomato germplasm to infection of *Oidium neolycopersici*. Eur. J. Plant Pathol. 138:569–596. doi:10.1007/s10658-013-0307-3
- Lebeda, A., B. Mieslerová, T. Jankovics, L. Kiss, and E. J. Van der Linde. 2015. First detection of tomato powdery mildew caused by *Oidium neolycopersici* in South Africa. S. Afr. J. Bot. 99:153–157. doi:10.1016/j.sajb.2015.03.196
- Lin, C. P., Y. L. Dai, J. H. Huang, and J. N. Tsai. 2022. First report of tomato powdery mildew caused by *Leveillula taurica* in Taiwan. Plant Dis. 106:757. doi:10.1094/PDIS-02-21-0366-PDN
- Lindhout, P., G. Pet, and H. van der Beek. 1993. Screening wild *Lycopersicon* species for resistance to powdery mildew (*Oidium lycopersicum*). Euphytica. 72:43–49. doi:10.1007/BF00023771
- Matsuda, Y., K. Kashimoto, Y. Takikawa, R. Aikami, T. Nonomura, and H. Toyoda. 2001. Occurrence of new powdery mildew on greenhouse tomato cultivars. J. Gen. Plant Pathol. 67:294–298. doi:10.1007/PL00013034
- Matsuda, Y., Y. Mori, Y. Sakano, M. Nishida, K. Tarumoto, T. Nonomura, H. Nonomura, H. Nishimura, S. I. Kusakari, and H. Toyoda. 2005. Screening of wild *Lycopersicon* species for resistance to Japanese isolate of tomato powdery mildew *Oidium neolycopersici*. Breed. Sci. 55:355–360. doi:10.1270/jsbbs.55.355
- Mieslerová, B., A. Lebeda, and R. Kennedy. 2004. Variation in *Oidium neolycopersici* development on host and non-host plant species and their tissue defence responses. Ann. Appl. Biol. 144:237–248. doi:10.1111/j.1744-7348.2004.tb00339.x
- Oichi, W., Y. Matsuda, T. Nonomura, H. Toyoda, L. Xu, and S. Kusakari. 2006. Formation of conidial pseudochains by tomato powdery mildew *Oidium neolycopersici*. Plant Dis. 90:915–919. doi:10.1094/PD-90-0915
- Park, M. J., H. J. Jee, J. H. Kim, and H. D. Shin. 2010. First confirmed report of tomato powdery mil-

- dew caused by *Oidium neolycopersici* in Korea. *Plant Pathol.* 59:409. doi:10.1111/j.1365-3059.2009.02196.x
- Prokopová, J., B. Mieslerová, V. Hlaváčková, J. Hlavinka, A. Lebeda, J. Nauš, and M. Špundová. 2010. Changes in photosynthesis of *Lycopersicon* spp. plants induced by tomato powdery mildew infection in combination with heat shock pre-treatment. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 74:205–213. doi:10.1016/j.pmp.2010.01.001
- Ridout, C. J. 2009. Profiles in pathogenesis and mutualism: Powdery mildews. p.51–68. *in: Plant Relationships.* (Deising, H. B., ed.) Springer. Berlin, Germany. 398 pp. doi:10.1007/978-3-540-87407-2_3
- Salvucci, A., B. J. Aegerter, E. M. Miyao, and I. Stergiopoulos. 2016. First report of powdery mildew caused by *Oidium lycopersici* in field-grown tomatoes in California. *Plant Dis.* 100:1497. doi:10.1094/PDIS-11-15-1362-PDN
- Stevanović, M., I. Stanković, A. Vučurović, N. Dolovac, E. Pfaf-Dolovac, B. Krstić, and A. Bulajić. 2012. First report of *Oidium neolycopersici* on greenhouse tomatoes in Serbia. *Plant Dis.* 96:912. doi:10.1094/PDIS-02-12-0179-PDN
- Toyoda, H. 2008. An inoculation assay of tomato plants for screening resistance to *Oidium neolycopersici*: Tabulation of host responses and fungal growth on the laboratory list of common and wild *Lycopersicon* species. *Mem. Fac. Agr. Kinki Univ.* 41:177–188.
- Tsay, J. G., R. S. Chen, H. L. Wang, W. L. Wang, and B. C. Weng. 2011. First report of powdery mildew caused by *Erysiphe diffusa*, *Oidium neolycopersici*, and *Podosphaera xanthii* on papaya in Taiwan. *Plant Dis.* 95:1188. doi:10.1094/PDIS-05-11-0362
- Tzean, S. S., K. C. Tzeng, C. A. Chang, T. T. Tsay, and S. F. Yen. 2019. List of Plant Diseases in Taiwan. 5th ed. Taiwan Phytopathological Society. Taichung, Taiwan. 329 pp. (in Chinese)
- Whipps, J. M., S. P. Budge, and J. S. Fenlon. 1998. Characteristics and host range of tomato powdery mildew. *Plant Pathol.* 47:36–48. doi:10.1046/j.1365-3059.1998.00207.x
- Zeller, K. A. 1995. Phylogenetic relatedness within the genus *Erysiphe* estimated with morphological characteristics. *Mycologia.* 87:525–531. doi:10.1080/00275514.1995.12026564

New Powdery Mildew of Tomato Caused by *Pseudoidium neolycopersici* and Susceptibility of Commercial Cultivars to the Disease in Taiwan

Yu-Lun Dai¹, Jin-Hsing Huang², Jyh-Nong Tsai³, and Chu-Ping Lin^{4,*}

Abstract

Dai, Y. L., J. H. Huang, J. N. Tsai, and C. P. Lin. 2022. New powdery mildew of tomato caused by *Pseudoidium neolycopersici* and susceptibility of commercial cultivars to the disease in Taiwan. *J. Taiwan Agric. Res.* 71(1):19–34.

Three types of powdery mildew symptoms were observed on tomatoes. Type 1 symptoms displayed typical white-powdery spots with numerous spores on the upper surface of leaves. Type 2 symptoms were irregular yellowish-halo lesions on the upper surface of leaves with a few spores on the lower surface of leaves. Type 3 symptom showed circular to irregular brown lesions with a few spores on the upper surface of leaves. Conidiospores but not ascospores were microscopically observed on leaves with these types of symptoms, and several single-spore from these infected leaves were individually isolated and then cultured on tomato leaf discs for pathogen identification and pathogenicity tests. Based on morphological characteristics and phylogenetic analysis of internal transcribed spacer (ITS), the fungus was identified as *Pseudoidium neolycopersici*. Pathogenicity tests showed that Type 1 symptoms occurred when the inoculum was sprayed on the upper side of leaves. Type 2 symptoms occurred when the inoculum was applied on lower side of leaves. Type 3 symptoms occurred when the temperature and humidity fluctuated severely. Furthermore, *P. neolycopersici* caused severe leaf symptoms and produced abundant spores on large fruit tomato cultivars ‘Lu Zuan Shi’, ‘Golden Lucky’, ‘Farmers 301’ and ‘Sensation’, and caused mild symptoms and reduced sporulation on cherry tomato cultivars ‘Beauty’, ‘Jade Girl’, ‘Li Jin’ and ‘Golden Sweet’. *P. neolycopersici* caused severe symptoms on cv. ‘Jolly’. This study is the first report confirming the pathogenicity of *P. neolycopersici* on tomato in Taiwan and describing the variable symptoms of the disease.

Key words: Powdery mildew, Identification, Symptoms, *Pseudoidium neolycopersici*.

Received: August 18, 2021; Accepted: October 12, 2021.

* Corresponding author, e-mail: cplin@tari.gov.tw

¹ Project Assistant, Plant Pathology Division, Taiwan Agricultural Research Institute, Taichung City, Taiwan, ROC.

² Associate Research Fellow, Plant Pathology Division, Taiwan Agricultural Research Institute, Taichung City, Taiwan, ROC.

³ Research Fellow, Plant Pathology Division, Taiwan Agricultural Research Institute, Taichung City, Taiwan, ROC.

⁴ Assistant Research Fellow, Plant Pathology Division, Taiwan Agricultural Research Institute, Taichung City, Taiwan, ROC.