

台灣作物疫病菌種類與其寄主範圍

黃晉興¹、林筑蘋²、黃巧雯²、蔡志濃³、安寶貞^{4,*}

黃晉興、林筑蘋、黃巧雯、蔡志濃、安寶貞。2023。台灣作物疫病菌種類與其寄主範圍。台灣農業研究 72(4):289–316。

摘要

植物疫病菌 (*Phytophthora de Bary*) 是卵菌綱的一屬，常造成植物的嚴重病害，其種類甚多，目前全球已記錄且可被接受之有效種 (species) 約有 200 種，至今文獻記載台灣的疫病菌約 40 種，包括 *P. amaranthi*、*P. attenuate*、*P. bishii* (= *P. bisheria*)、*P. boehmeriae*、*P. cactorum*、*P. cambivora*、*P. capensis*、*P. capsici*、*P. castaneae* (= *P. katsurae*)、*P. chlamydospora*、*P. cinnamomi*、*P. citricola*、*P. citrophthora*、*P. colocasiae*、*P. cryptogeta*、*P. cyperi*、*P. drechsleri*、*P. flexuosa*、*P. formosa*、*P. heveae*、*P. humicola*、*P. infestans*、*P. insolita*、*P. intricata*、*P. lateralis*、*P. leersiae*、*P. lepironae*、*P. litchii* (= *Peronophythora litchii*)、*P. macrospora*、*P. meadii*、*P. melonis*、*P. multivesiculata*、*P. nagaii*、*P. nicotianae* (= *P. parasitica*)、*P. niederhauserii*、*P. palmivora*、*P. parvispora*、*P. plurivora*、*P. tropicalis* 及 *P. vignae* 等。本文詳列這些疫病菌在台灣的寄主範圍、發表年代及文獻；由於雜交種 (hybrid) 的分類尚未有正式規則，故不列入。

關鍵詞：疫病、疫病菌、寄主。

前言

疫病菌 (*Phytophthora de Bary*) 自 1876 年 Heinrich Anton de Bary 命名以來，為害作物在千屬以上，是非常重要的植物病原菌之一。至 2022 年可被接受之疫病菌有效種 (species) 已約有 200 種 (Brasier *et al.* 2022)，多數為 2,000 年後才鑑定的新種。依據《台灣植物病害名彙》(Tzean 2019) 與近年論文發表之記載，在台灣已發現之疫病菌共有 40 種，寄主則在百餘種以上。

疫病菌菌絲白色透明，表面不規則，無隔膜，分歧處成直角；菌落純白色，有些種類在培養基上生長時有特殊花紋。無性生殖時主要形成孢囊 (sporangia) 與游走子 (zoospores)；孢囊著生在孢囊梗 (sporangiphore) 上，可直接發芽侵入寄主，亦可在低溫有水的環境下釋

放游走子，成為感染源，稱為間接發芽。有性生殖為形成卵孢子 (oospores)，其為藏卵器 (oogonia) 與藏精器 (antheridia) 結合產生 (圖 1)。有些疫病菌單獨培養即可行有性生殖，稱為同絲型 (homothalium)；大部分疫病菌需要不同配對型菌株共同培養才可進行有性生殖，稱為異絲型 (heterothalium)。孢囊與游走子為疫病菌之主要傳播與侵染器官；而卵孢子則為殘存器官，可以在寄主植物殘體與土壤中存活數年。

疫病菌在 1980 年以前被認為是低等真菌 (lower fungi) (Fitzpatrick 1930; Sparrow 1960)，當時的分類地位如下：

真菌門 (Eumycota)

藻菌綱 (Phycomycetes)

卵菌亞綱 (Oomycetidae)

投稿日期：2023 年 5 月 23 日；接受日期：2023 年 9 月 20 日。

* 通訊作者：pjann@tari.gov.tw

¹ 農業部農業試驗所植物病理組副研究員。台灣 台中市。

² 農業部農業試驗所植物病理組助理研究員。台灣 台中市。

³ 農業部農業試驗所植物病理組研究員兼組長。台灣 台中市。

⁴ 農業部農業試驗所植物病理組前研究員兼組長。台灣 台中市。

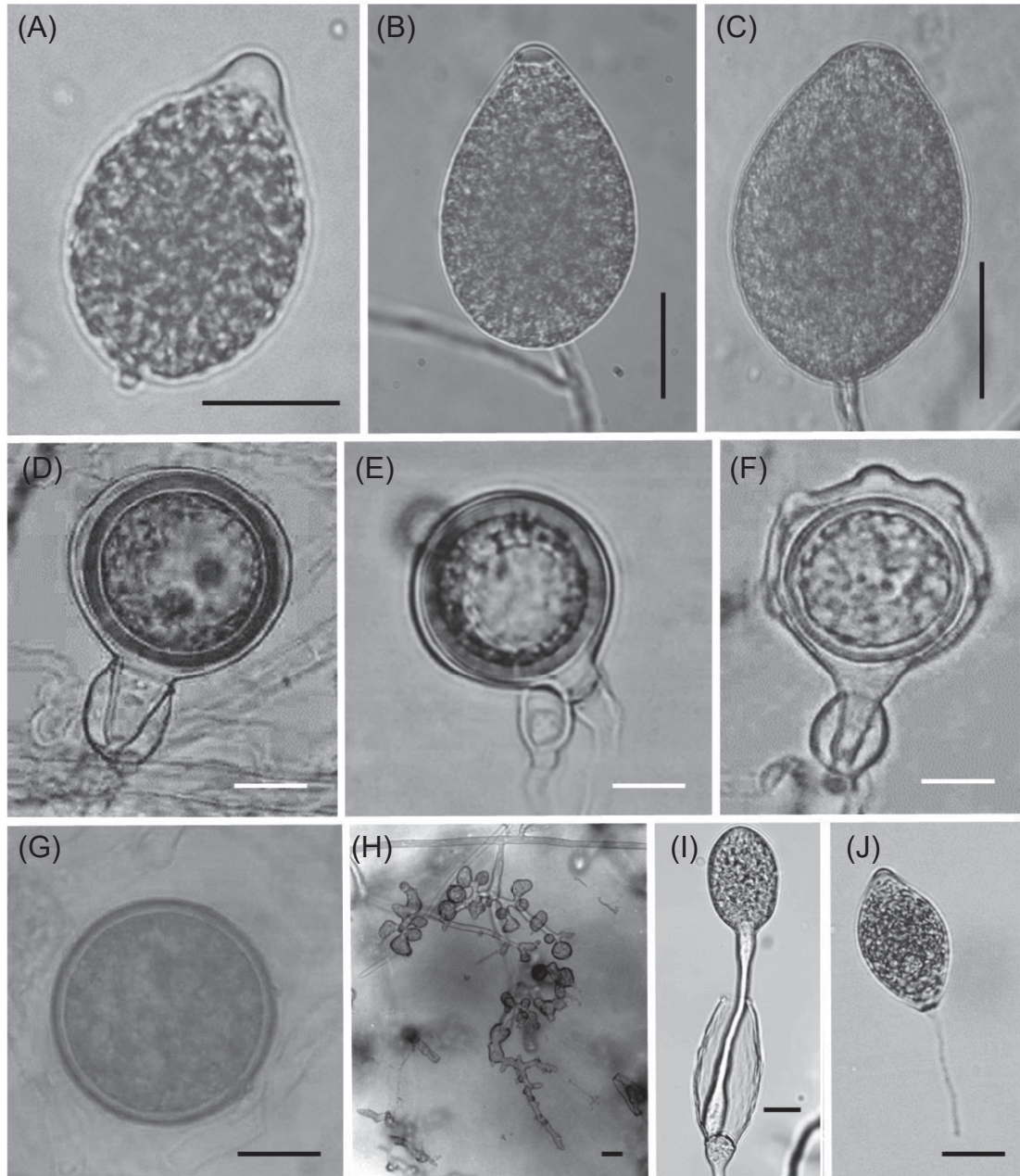


圖 1. 疫病菌的形態。(A-C) 全乳突、半乳突及無乳突的孢囊 (分別來自 *Phytophthora palmivora*、*P. bishii* 及 *P. nagaii*)；(D, E) 藏精器底著、側著 (分別來自 *P. nicotianae* 與 *P. bishii*)；(F) 藏卵器表面有突起 (來自 *P. castania*)；(G) 厚膜孢子 (來自 *P. nicotianae*)；(H) 菌絲膨大體 (來自 *P. multivesiculata*)；(I) 內增生的孢囊 (來自 *P. melonis*)；(J) 脫落的孢囊梗 (來自 *P. capsici*)。黑與白線段分別代表 20 與 10 μm。

Fig. 1. Morphology of *Phytophthora* species. (A-C) Papillate, semi-papillate, and non-papillate sporangia (respectively from *P. palmivora*, *P. bishii* and *P. nagaii*); (D, E) oogonia with amphigynous and paragynous antheridia, respectively from *P. nicotianae* and *P. bishii*; (F) ornamented structure (from *P. castania*); (G) chlamydo-spores (from *P. nicotianae*); (H) hyphal swellings (from *P. multivesiculata*); (I) inner proliferation of sporangium (from *P. melonis*); and (J) deciduous sporangia with a long pedicel (from *P. capsici*). Black and white bars indicate 20 and 10 μm, respectively.

露菌目 (Peronosporales)

腐霉菌科 (Pythiaceae)

疫病菌屬 (*Phytophthora*)

在 1980–1996 年疫病菌仍被認為是低等真菌，按照 Alexopoulos & Mims (1979) 的分類系統，分類地位修正如下：

真菌界 (Fungi)

鞭毛菌門 (Mastigomycota)

卵菌綱 (Oomycetes)

露菌目 (Peronosporales)

腐霉菌科 (Pythiaceae)

疫病菌屬 (*Phytophthora*)

而後因生物科技進步，發現卵菌綱微生物 (包括疫病菌) 在細胞組成與核酸序列等和一般真菌相差甚遠，包括細胞壁成分主要為纖維素 (cellulose) (Bartnicki-Garcia 1968)、儲存物質成分主要為 β -1, 3 葡聚糖 (β -1, 3 glucans) (Wang & Bartnicki-Garcia 1974)、體細胞多核、無隔膜 (coenocytic) (Alexopoulos *et al.* 1996)、體細胞核為雙套 (diploid) (Win-Tin & Dick 1975) 及粒線體脊 (mitochondrial cristae) 管狀 (tubular) 等 (Vaziri-Tehrani & Dick 1980)。核酸序列比對也發現卵菌與某些矽藻、黃綠藻等較為相近 (Gunderson *et al.* 1987; Förster *et al.* 1990; Leipe *et al.* 1996; Van de Peer & De Wachter 1997)，故在 1990 年之後，分類學者將卵菌綱微生物與真菌分開 (Alexopoulos *et al.* 1996)，將其歸類於色藻界 (Chromista) (Cavalier-Smith 1981) 或纖毛菌界 (Stramenopila) (Dick 2001)。而身為卵菌綱成員的疫病菌親緣就與藻類比較接近，其分類地位修正如下：

色藻界 (Chromista) (Cavalier-Smith 1981)

不等鞭毛總門 (Heterokonta)

卵菌門 (Oomycota)

卵菌綱 (Oomycetes)

露菌目 (Peronosporales)

腐霉菌科 (Pythiaceae)

疫病菌屬

(*Phytophthora*)

隨著更多的核酸序列比對分析研究報告被發表，疫病菌被認為與露菌 (downy mildew) 親緣關係較近 (Riethmuller *et al.* 2002; Thines *et al.* 2008, 2009; Thines 2014; Beakes & Thines 2017)，於是在分科的階層便由腐霉菌科 (Pythiaceae) 轉而歸屬於露菌科 (Peronosporaceae) (Beakes & Thines 2017)，最新的分類地位如下：

色藻界 (Chromista)

卵菌門 (Oomycota)

卵菌綱 (Oomycetes)

露菌目 (Peronosporales)

露菌科 (Peronosporaceae)

疫病菌屬 (*Phytophthora*)

然而亦有學者認為露菌科應僅包含絕對寄生性的露菌，不適合納入疫病菌 (Göker *et al.* 2007)。Cooke 等人利用核醣體內轉錄區間 (The internal transcribed spacer 1 and 2 of ribosomal DNA; rDNA-ITS 1 and ITS2) 的核酸序列構築疫病菌與相關卵菌的親緣關係樹 (phylogenetic tree)，發現露菌源自疫病菌群內 (Cooke *et al.* 2000)，後續許多研究利用一個或更多片段的核酸序列探討親緣關係，分析結果也都認為露菌是從疫病菌衍生出來的支系 (Voglmayr *et al.* 2003; Göker *et al.* 2007; Thines *et al.* 2008, 2009; Bourret *et al.* 2018; Brasier *et al.* 2022)，但因採用的核酸片段與建構親緣關係樹所使用的程式與參數設定不同，分析結果也會有小幅的差異。

疫病菌的分類

疫病菌之傳統分類以形態特徵為主，生理生化特性與病原性為輔，主要參考 Waterhouse (1963, 1970) 與 Stamp *et al.* (1990) 的文章。形態特性包括孢囊、有性生殖器官、菌絲膨脹體 (hyphal swelling)、厚膜孢子 (Chlamyospore) 及菌落等。生理生化特性包括生長溫度與生化反應。病原性主要指寄主範圍與致病能力強弱。此外，也可使用選擇性培養基 (Massago *et al.* 1977) 區隔疫病菌與其他菌類。

疫病菌之重要形態特徵 (圖 1) 包括 (1) 孢囊：a. 根據乳頭狀突起 (papilla) 之有無與

突起程度，分成全乳突 (papillate)、半乳突 (semi-papillate) 及無乳突 (non-papillate) 等 3 型 (Waterhouse 1963)；b. 孢囊脫落 (deciduous) 或不脫落；c. 脫落孢囊之柄長 (pedicel length)；d. 孢囊再生 (proliferation) 情形；e. 孢囊在孢囊梗上排列的情形 (sporangial arrangement)；f. 孢囊長寬比 (length/breadth ratio)；g. 孢囊的大小。(2) 有性生殖方式與生殖器官：a. 有性生殖方式為同絲型 (homothallism) 或異絲型 (heterothallism) (Waterhouse 1963)，而異絲型可再區分為配對型 A_1 、 A_2 或 A_0 ；b. 藏精器著生在藏卵器的方式為底著 (amphigynous) 或側著 (paragynous)；c. 藏卵器的大小；d. 藏卵器表面形態：有些有顯著之突起，如 *P. castaneae* (= *P. katsurae*)。(3) 厚膜孢子 (chlamydospores)：有無、數量及大小，例如 *P. cinnamomi* 具有大量的厚膜孢子。(4) 菌絲膨脹體 (hyphal swellings)：可協助判別種類。(5) 菌絲與菌落形態 (colony pattern)：菌絲白色透明；a. 菌落平滑或有特殊花紋；b. 氣生菌絲之有無；c. 菌絲直徑。

生長溫度為疫病菌之重要生理特性，存在於台灣的菌株一般為中溫菌，菌絲可在 12–32°C 生長，最適溫度為 24–28°C；至於最高生長溫度，有些菌種可耐 36–37°C 之高溫，如 *P. nicotianae*、*P. capsici* 及 *P. melonis*；*P. insolita* 在 38°C 的生長速度高達 4.0 mm day⁻¹。相對的，有些菌種為低溫菌，最高生長溫度為 24–25°C，如 *P. infestans*，但 1997 年之後入侵台

灣的新菌系 *P. infestans* US-11 在 27–28°C 仍可生長 (Jyan *et al.* 2002, 2004)。

在傳統鑑定中與疫病菌最容易混淆者為腐霉菌 (*Pythium* spp.)，兩者之間其實不乏明顯差異 (表 1)，其中最大的差別為游走子的形成方式。疫病菌在間接發芽時，孢囊內的原生質先分化形成游走子，再由孢囊開口釋出；而腐霉菌則是在孢囊的先端先長出釋放管 (exit tube)，原生質由孢囊通過釋放管釋出後，進入釋放管末端形成的囊泡 (vesicle)，並在囊泡內分化形成游走子，最後囊泡破裂而釋出游走子。此外，利用選擇性培養基也可以區分這兩屬卵菌 (Massago *et al.* 1977)。

疫病菌的現代分類方法 (核酸序列比對分析)

傳統上，疫病菌之分類首先參考 “Key to the Species of *Phytophthora* de Bary” (Waterhouse 1963)，該文獻依疫病菌孢囊乳突形狀 (全乳突、半乳突及無乳突) 與藏精器及藏卵器結合的型式 (底著或側著)，區分成 3 × 2 共 6 個群 (groups)，再根據各群內的各種特性 (如前述各種器官的形狀與大小及生長溫度範圍等) 鑑定到菌種的層級。但得注意菌株培養特性，有時候會因老化而受影響等問題。

這期間還有應用 DNA 指紋鑑定 (DNA fingerprinting)、聚合酶連鎖反應 (polymerase chain reaction) 及定量聚合酶連鎖反應 (quan-

表 1. 疫病菌與腐霉菌之區別。

Table 1. Morphological and physiological differences between *Phytophthora* and *Pythium*.

Morphological and physiological characteristics	<i>Phytophthora</i> (Waterhouse 1963, 1970)	<i>Pythium</i> (Van der Plaats-Niterink 1981)
Hyphae	Hyphal surface not smooth; branch at a right angle	Hyphal surface not smooth; branch at an acute angle
Mycelial growth rate	Slow (often < 10 mm day ⁻¹)	Relatively fast (often > 10 mm day ⁻¹)
Sporangia	Globose, subglobose, ovoid, ellipsoid	Hyphae-like, lobate, globose, or irregular
Zoospore formation	In the sporangia	In the vesicle which extrudes from the sporangia
Size of oospores	Relatively large (often > 25 mm in diameter)	Relatively small (often < 25 mm in diameter)
Antheridium number per oogonium	Usually one antheridium	Single- antheridium or multi- antheridia
Host and infection sites	Aboveground and underground parts of herbaceous plants and woody plants	Herbaceous plants and underground parts of woody plants

titative polymerase chain reaction) 等技術，以協助種間或甚至種內不同菌系的區別 (Van der Lee *et al.* 1997; Purvis *et al.* 2001; Knapova & Gisi 2002; Flier *et al.* 2003; Goss *et al.* 2011)。

Cooke 等人 (2000) 發表第一個基於根據 ITS1 與 ITS2 核酸序列所建構的疫病菌屬親緣關係樹，將 50 種、共 234 株疫病菌分離株區分為 10 個分支群 (Clade)，為現今疫病菌屬分支群命名法奠定基礎。爾後再陸續發現新的分支群，包括 Clade 11 (Rahman *et al.* 2015) 與 Clade 12 (Jung *et al.* 2017b)，截至 2023 年為止，*Phytophthora* 一共有 12 個分支群 (Abad *et al.* 2023; Coomber *et al.* 2023)，為現今疫病菌鑑定與分類的主要架構。

近年來則使用多段核酸序列 (multiple loci) 所構築的親緣關係樹，通常使用 3 段或以上，而目前常用來鑑別疫病菌的核酸序列有十餘種，其中較常用被使用者，包括細胞核染色體的 rDNA-ITS、28S ribosomal DNA (28S)、60S ribosomal protein L10 (60S L10)、beta-tubulin (β -tubulin)、elongation factor 1 alpha (EF1- α)、enolase、heat shock protein 90 (HSP90) 及 tigA gene fusion protein (Tig A) (Cooke *et al.* 2000; Kroon *et al.* 2004; Blair *et al.* 2008; Yang *et al.* 2017; Chen *et al.* 2022)，與粒線體內的 cytochrome c oxidase 1 (*cox 1*)、cytochrome c oxidase 2 (*cox 2*)、NADH dehydrogenase subunit 1 (*nadh 1*)、NADH dehydrogenase subunit 9 (*nad 9*) 及 ribosomal protein genes (*rps 10*) (Kroon *et al.* 2004; Martin *et al.* 2014; Chen *et al.* 2022)。

目前可提供疫病菌形態或核酸序列相關資訊的網站，包括美國國家生物技術資訊中心 (National Center for Biotechnology Information; NCBI) 的 GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/>)、疫病菌專業網站如 IDphy: molecular and morphological identification of *Phytophthora* based on the types (<https://idtools.org/phytophthora/index.cfm>) (Abad *et al.* 2023) 及 *Phytophthora*-ID (<http://phytophthora-id.org/>) 等。

疫病菌在台灣出現的紀錄

本段的早期內容主要參考澤田氏 (Sawada 1911, 1914, 1915, 1916, 1919a, 1919b, 1927, 1931, 1936, 1941, 1942a, 1942b, 1943)，與何漢興博士 (美國紐約州立大學退休教授) 等人 (Ho 1990, 1992; Ho *et al.* 1995) 發表的文章，1990 年之後則彙整各篇發表與台灣有關的疫病菌文獻，並均以文獻註記。台灣的疫病菌除了 *P. cyperi*、*P. leersiae*、*P. macrospora* 及 *P. lepironae* 為早年 (1950 之前) Sawada 發表之後就不曾再被發現。而 *P. boehmeriae* 與 *P. castaneae* 則因無保存良好的菌株以供研究，其餘 34 種台灣產疫病菌親緣關係與分支群區分，詳如圖 2 之親緣關係樹。另本文所列植物學名，皆以引用文獻所列為依據。

Phytophthora infestans (Mont.) de Bary

屬於分支群 1 (Brasier *et al.* 2022)。1908 年川上氏 (Kawakami) 與鈴木氏 (Suzuki) 在馬鈴薯與番茄上發現 (Kawakami & Suzuki 1908)。該菌具有全乳突的孢囊，為卵形或橢圓形，孢囊易脫落，孢囊梗短 ($< 5 \mu\text{m}$)；有性生殖為異絲型，藏精器著生方式為底著型。菌絲生長適溫為 18–20°C，最高 25°C (Ann *et al.* 1998b)。原存在台灣的菌系為 US1，配對型為 A1；但 1997 年有新菌系 (US11) 入侵 (Jyan *et al.* 2002, 2004)，目前存在台灣的菌株僅有 A1 配對型，生長溫度最高可達 27–28°C (Ann *et al.* 1998a, 2010b)。

Phytophthora cyperi (Ideta) Ito

分支群不明 (Brasier *et al.* 2022)。1908 年川上氏與鈴木氏在莎草 (*Cyperus tegetiformis*) 發現 (Kawakami & Suzuki 1908)，其後未曾於台灣發現。該菌具有半乳突的孢囊，為卵形或橢圓形，孢囊易脫落，孢囊梗短 ($< 5 \mu\text{m}$)；有性生殖為異絲或同絲型不明，藏精器著生方式多為側著型。不曾被培養過，被認為親緣較近於露菌 (Brasier *et al.* 2022)。

Phytophthora colocasiae Racib.

屬於分支群 2 (Brasier *et al.* 2022)。1911 年澤田氏在芋頭 (*Colocasia esculenta*) 發現

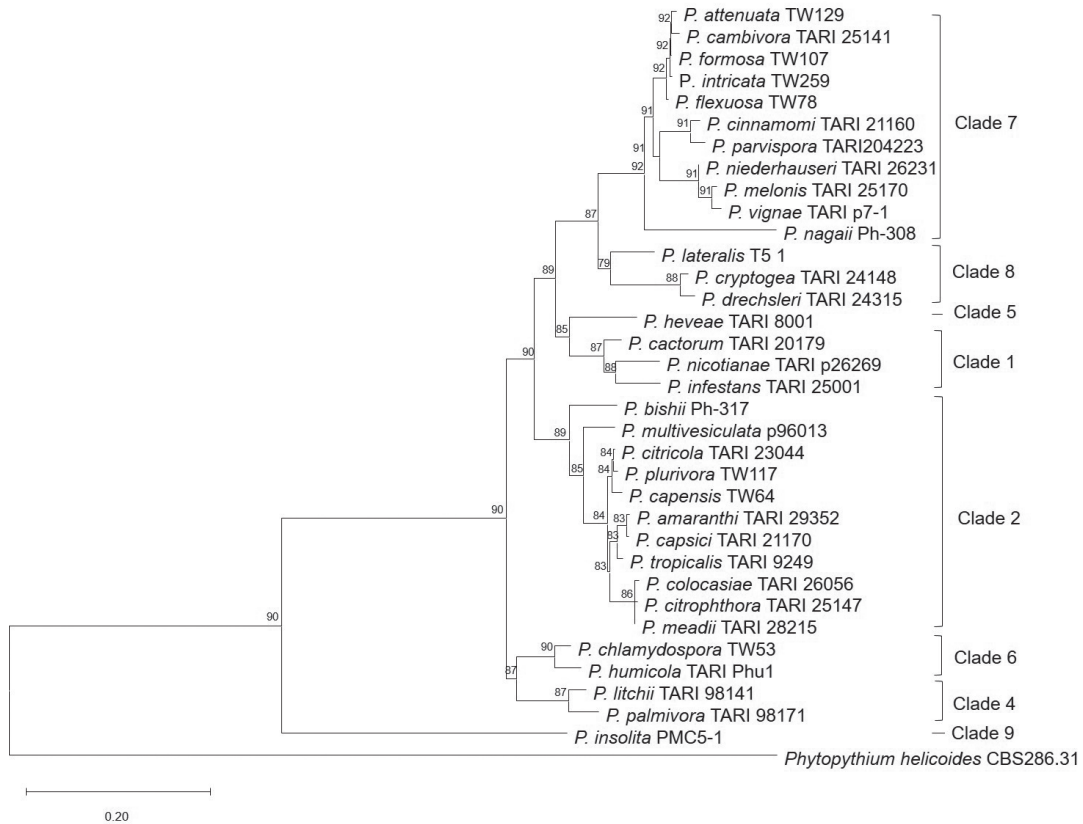


圖 2. 台灣產疫病菌之類緣關係樹。利用近鄰結合法 (neighbor-joining) 進行以核醣體非轉錄區間 (ITS1-5.8S rDNA-ITS2) 核酸序列建構，*Phytophthora helicoides* 為外群 (outgroup)。

Fig. 2. Phylogenetic tree of *Phytophthora* spp. isolated from Taiwan. Based on the analysis of their internal transcribed spacer (ITS) sequences (ITS1-5.8S rDNA-ITS2) by using the neighbor-joining method with *Phytophthora helicoides* being the outgroup. Numbers on the branches represent the bootstrap values obtained from 1,000 replicates (only values greater than 70% are shown).

(Sawada 1911)，爾後在台灣的芋頭植株很常見 (Ho *et al.* 1995)。具有全乳突的孢囊，為卵形、長橢圓形或紡錘形，孢囊易脫落，孢囊梗長度 8–27 μm ；有性生殖為異絲型，藏精器著生方式為底著型。菌絲生長最低、最適及最高溫度分別為 8–10、25–30 及 32–33 $^{\circ}\text{C}$ 。

Phytophthora nicotianae Breda de Haan (= *P. parasitica*)

屬於分支群 1 (Brasier *et al.* 2022)。1914 年澤田氏在青蔥 (*Allium fistulosum*) 發現，當時命名為 *P. allii* (Sawada 1914)，後來他在多種作物發現類似該菌的疫病菌，但分別命名為

不同新種，包括 *P. melongenae* 1915、*P. tabaci* 1927、*P. formosana* 1942b、*P. lycopersici* 1942、*P. murrayae* 1942、*P. ricini* 1942、*P. nicotianae* 1942、*P. parasitica* 1944 及 *P. taihokuensis* 1959 (Ho *et al.* 1995)，經 Waterhouse (1963) 仔細比較後，認為都是同一種菌，將之皆歸入 *P. nicotianae*。該菌具有明顯全乳突的孢囊，為球形、寬卵形或倒梨形，孢囊不易脫落，具有球形厚膜孢子，也有較小而呈卵形的菌絲膨大體；有性生殖為異絲型，藏精器著生方式為底著型。菌絲生長最低、最適及最高溫度分別為 10–12、25–30 及 36–37 $^{\circ}\text{C}$ 。Ho & Jong (1989) 詳細比較了 *P. nicotianae* (1896 年被命名) 與

P. parasitica (1913 年被命名) 各多個菌株的形態，認為這 2 種菌應是同一種疫病菌。雖然後者在植病學界較被廣泛使用，但由於 *P. nicotianae* 先被命名，依國際生物命名規則之先命名者具有優先權，故 *P. parasitica* 最終被更名為 *P. nicotianae*，而 *P. parasitica* 是 *P. nicotianae* 的同物異名 (synonym)。

***Phytophthora citrophthora* (R. E. Smith & E. H. Smith) Leonian**

屬於分支群 2 (Brasier *et al.* 2022)。1915 年澤田氏在枸櫞 (又稱香水檸檬, *Citrus medica*) 果實發現 (Sawada 1915)，爾後在台灣中北部的柑桔園很常見 (Ann 1980, 1984)。該菌具有全乳突的孢囊，為檸檬形、橢圓形、雙裂形或不整形，孢囊不脫落或少脫落，孢囊梗長度為 5–10 μm ；有性生殖為異絲型，藏精器著生方式為底著型。菌絲生長最低、最適及最高溫度分別為 8–10、25–30 及 33–34°C。

***Phytophthora palmivora* (E. Butler) E. Butler**

屬於分支群 4 (Brasier *et al.* 2022)。1916 年澤田氏在無花果 (*Ficus carica*) 的果實上發現，將該菌命名為 *P. carica* (Hara) Hori ex Sawada，但無標本留下 (Sawada 1916)。爾後 Waterhouse (1963) 依澤田氏之描述，認為該菌應為 *P. palmivora* 的同物異名。在台灣，1974 年感染木瓜 (*Carica papaya*) 的疫病菌才被正式鑑定為 *P. palmivora* (Huang & Chen 1974)，該菌目前在台灣的寄主作物甚多，具有明顯全乳突的孢囊，為卵形、倒梨形或橢圓形，孢囊易脫落，孢囊梗短 (< 5 μm)，球形的厚膜孢子眾多；有性生殖為異絲型，藏精器著生方式為底著型，絕大部分菌株為 A1 配對型 (Ann *et al.* 2014)。菌絲生長最低、最適及最高溫度分別為 10、30 及 35°C。

***Phytophthora leporioniae* Sawada**

分支群不明 (Brasier *et al.* 2022)。1919 年澤田氏在莎草科石龍芻屬下的光果石龍 (*Lepironia muronata*) 發現 (Sawada 1919b)，但由於描述不足，故未被 Waterhouse 列入所整理的疫病菌種類 (Waterhouse 1963)，在台灣後來未被

分離到，也不曾被納入親緣分析。該菌不曾被單純培養，只在寄主作物上觀察到，半乳突的孢囊為卵形或卵球，孢囊易脫落，孢囊梗短；藏精器著生方式為側著型 (Ho *et al.* 1995)。

***Phytophthora boehmeriae* Sawada**

屬於分支群 10 (Brasier *et al.* 2022)。1927 年澤田氏在芋麻 (*Boehmeria nivea*) 發現並予以命名新種，其後未曾於台灣發現 (Sawada 1927)。該菌具有明顯全乳突的孢囊，為卵形或亞球形，孢囊易脫落，孢囊梗短 (< 5 μm)，有性生殖為同絲型，藏精器著生方式為底著型。菌絲生長最低、最適及最高溫度分別為 9、25 及 34°C。

***Phytophthora cactorum* (Lebert & Cohn) Schröt.**

屬於分支群 1 (Brasier *et al.* 2022)。1927 年澤田氏在芋麻 (*Boehmeria nivea*) 發現 (Sawada 1927)，爾後伊藤氏 (Ito) 在台灣發現有數種寄主均屬於薔薇科的植物 (Ito 1936)。該菌具有全乳突的孢囊為寬卵形或倒梨形，易脫落，孢囊梗短 (< 5 μm)，厚膜孢子無或很少；有性生殖為同絲型，藏精器著生以側著型占多數。菌絲生長最低、最適及最高溫度分別為 8–10、25–30 及 32–33°C。

***Phytophthora citricola* Sawada**

屬於分支群 2 (Brasier *et al.* 2022)。1927 年澤田氏在甜橙 (*Citrus sinensis*) 與桶柑 (*C. tankan*) 發現 (Sawada 1927)，爾後在台灣亦於草莓發現。在培養基的菌落外觀常呈現菊花紋狀，具有半乳突的孢囊，為卵形、倒梨形或不規則形，孢囊不易脫落；有性生殖為同絲型，藏精器著生以側著型占大多數。菌絲生長最低、最適及最高溫度分別為 8–10、25 及 32–33°C。然而符合此種疫病菌形態描述的菌株眾多，故目前被認為是複合種 (species complex)，已陸續被定名為多個種 (Jung & Burgess 2009)。

***Phytophthora macrospora* (Saccardo) Ito & Tanaka**

分支群不明 (Brasier *et al.* 2022)。1927 年

田氏在水稻發現，爾後在台灣不曾見，也不曾被納入核酸序列比對分析。該菌不曾被單純培養，只在寄主作物上觀察到，未見孢囊；藏卵器很大（直徑 $> 50 \mu\text{m}$ ），藏精器著生方式為側著型。

Phytophthora cinnamomi Rands

屬於分支群 7 (Brasier *et al.* 2022)。1936 年澤田氏在金雞納樹苗 (*Cinchona* spp.) 發現，起初鑑定為 *P. cinchonae* (Sawada 1936)，但由於描述不全 (特別缺少有性世代)，而且缺少菌株或標本以供檢視，Waterhouse (1963) 依澤田氏的原始描述，並與金雞納樹屬植物相同病害的數個病原菌形態比較，認定該菌是 *P. cinnamomi* (1922 年命名) 的同物異名；爾後在台灣發現許多作物被該菌危害。該菌菌落呈玫瑰花瓣狀，菌絲常呈現珊瑚形，無乳突的孢囊為卵形、倒梨形或不規則形，孢囊不易脫落，具有內增生的孢囊，球形厚膜孢子薄壁，亦具有大小差異大，群聚狀或單一存在的球形菌絲膨大體；有性生殖為異絲型，藏精器著生方式為底著型，單室或雙室。菌絲生長最低、最適及最高溫度分別為 8–10、25 及 32–33°C。由於 *P. cinnamomi* 的配對型 A₁ 與 A₂ 在台灣相當普遍，且除了在酪梨引發嚴重病害之外，其它分離來源的植物仍呈現健康狀態，故台灣被認為是此種疫病菌的發源地圈之內 (Ko *et al.* 1978a)；但德國學者 Jung 等人調查台灣多處林地的疫病菌，發現 *P. cinnamomi* A₁ 配對型多出現在山區原始林或低海拔的林地，且較少會造成病害，而 A₂ 配對型則侷限於低海拔林地且常造成病害，故認為 *P. cinnamomi* A₂ 配對型是外來入侵種 (Jung *et al.* 2017a)。

Phytophthora leersiae Sawada

分支群不明 (Brasier *et al.* 2022)。1941 年澤田氏在假稻屬的李氏禾 (*Leersia hexandra*) 發現並予以命名新種 (Sawada 1941)，但由於描述不足，故未被 Waterhouse 列入所整理的疫病菌種類 (Waterhouse 1963)，之後在台灣不曾再出現，也不曾被納入疫病菌親緣分析。該菌不曾被單純培養，只在寄主作物上觀察

到，孢囊不明，藏卵器很大 (平均直徑 61 μm) 且厚壁 (4–7 μm)，藏精器著生方式為底著型。

Phytophthora litchii (Chen ex Ko *et al.*) Voglmayr *et al.*

屬於分支群 4 (Brasier *et al.* 2022)。1961 年陳氏在荔枝 (*Litchi chinensis*) 發現該菌，並予以命名新屬的一個新種 *Peronophythora litchii* Chen (Chen 1961)，多年後被移轉至疫病菌屬 (Göker *et al.* 2007; Kroon *et al.* 2012; Ye *et al.* 2016)。該菌全乳突的孢囊，為卵形或橢圓形，孢囊易脫落，孢囊梗短 ($< 5 \mu\text{m}$)；有性生殖為同絲型，藏精器著生方式為底著型。菌絲生長最低、最適及最高溫度分別為 15、27–28 及 32°C。此露疫病菌 (*P. litchii*) 原先是被命名為 *Peronophythora litchii*，因為其孢囊柄的形態、分化及分枝方式與 *Peronospora* 屬的露菌很相似，但卵孢子形態與可在人工培養基培養的特性卻與疫病菌屬相同，故 Ko 等人創立一新科 *Peronophythoraceae*，將該菌移屬於該科之下 (Ko *et al.* 1978b)。然而有些學者依據孢囊與有性世代的產生方式認為應放在疫病菌屬 *Phytophthora* 之內 (Chi *et al.* 1982; Huang *et al.* 1983; Ho *et al.* 1984)，爾後許多學者利用核酸序列分析所構建的親緣關係認為該菌仍以列入疫病菌屬為宜 (Voglmayr 2003; Zhang *et al.* 2007)，進一步的分析結果顯示該菌屬於疫病菌屬的第 4 分支群 (Clade 4) (Göker *et al.* 2007; Kroon *et al.* 2012)。近年關於此菌的基因體與轉錄體分析研究更提供了充分的證據，故已被修訂為 *Phytophthora litchii* (Ye *et al.* 2016; Sun *et al.* 2017)。

Phytophthora capsici Leonian

屬於分支群 2 (Brasier *et al.* 2022)。1977 年高氏與呂氏在胡椒發現該菌 (Kao & Leu 1977)，爾後發現寄主作物甚多，全屬於配對型 A₁，但在 2007 年之後陸續出現 A₂ 型 (Ann *et al.* 2008b) 與同絲偏 A₂ 型 (Ann *et al.* 2010a) 菌株 (單菌株培養可產生少量卵孢子，若與 A₁ 型配對則可產生大量卵孢子)。孢囊具有半乳突，孢囊形狀與大小多樣化 (有時有 2

個乳突)，為球形、卵形、倒卵形、倒梨形、橢圓形或不規則形，孢囊易脫落或部分脫落的孢囊梗較長（大約 23–51 μm ）；有性生殖為異絲型，藏精器著生方式為底著型。菌絲生長最低、最適及最高溫度分別為 10、25–30 及 37–38°C。

Phytophthora vignae Purss

屬於分支群 7 (Brasier *et al.* 2022)。1977 年高氏與呂氏在豇豆 (*Vigna sinensis*) 上發現 (Kao & Leu 1977)，寄主作物侷限於豇豆類作物。該菌在培養基上不易產生孢囊，但在水中則可大量產生，孢囊無乳突，為卵形或橢圓形，孢囊不脫落，具有內增生的孢囊；有性生殖為同絲型，藏精器著生方式為底著型，單室或雙室，體大（平均 19 \times 15 μm ）。菌絲生長最低、最適及最高溫度分別為 10、25–30 及 35°C。

Phytophthora melonis Katsura

屬於分支群 7 (Brasier *et al.* 2022)。在台灣，高氏與呂氏最早發現胡瓜疫病，初鑑定病原菌為 *P. drechsleri* (Kao & Leu 1977)，後來更正為 *P. melonis* (Kao *et al.* 1982)。但因當時此 2 種菌在鑑定上相當混淆，而後分子生物技術發達，在 2007 年，Ho 等人亦重新描述 *P. melonis*，該菌的分類爭論才告停息 (Ho *et al.* 2007)。其實，*P. melonis* 與 *P. drechsleri* 兩菌的形態特徵有顯著不相同 (Ann *et al.* 2016c; Huang *et al.* 2019)。該菌孢囊無乳突，為卵形或橢圓形，不脫落，常見內增生的孢囊；有性生殖主要為異絲型，但有時剛從田間分離的新鮮菌株會自孕產生少量卵孢子，藏精器著生方式為底著型；該菌常有指狀不規則形的菌絲膨大體。菌絲生長最低、最適及最高溫度分別為 8、28 及 36°C (Ann *et al.* 2016c; Huang *et al.* 2019)。

Phytophthora cryptogea Pethybridge & Lafferty

屬於分支群 8 (Brasier *et al.* 2022)。1978 年由高氏在非洲菊 (*Gerbera jamesonii*) 發現，寄主植物種類多 (Kao 1978)。該菌無乳突的孢

囊為卵形或倒梨形，孢囊不脫落，少有內增生的孢囊，孢囊柄常有分枝，常有不規則形小球狀的菌絲膨大體；有性生殖為異絲型，但台灣的菌株未見產生有性世代。菌絲生長最低、最適及最高溫度分別為 8–10、25–30 及 33–34°C (Huang *et al.* 2019)。後來此種疫病菌被認為是複合種 (species complex) (Mostowfizadeh-Ghalamfarsa *et al.* 2010)，陸續被定名為多個種，且有許多雜交種 (hybrid) (Safaiefarhani *et al.* 2016)。

Phytophthora castaneae Katsura & Uchida (= *P. katsurae*)

屬於分支群 5 (Brasier *et al.* 2022)。1979 年由柯氏與張氏在山區森林土分離得到，未曾發現在台灣造成任何植物病害 (Ko & Chang 1979)。該菌的孢囊為全乳突，寬卵形、倒梨形或不對稱形，孢囊不脫落；有性生殖為同絲型，在培養基易產生大量有性器官，藏卵器稍小呈梨形而基部長錐狀，外表有疣狀物，藏精器著生方式為底著型。菌絲生長最低、最適及最高溫度分別為 5–10、25–30 及 35°C。本菌在台灣起初鑑定為 *P. katsurae*，爾後被更名為 *P. castaneae* (Pennycook 2012)，因為兩者為同物異名，其中後者較早命名。

Phytophthora insolita Ann & Ko

屬於分支群 9 (Brasier *et al.* 2022)。1980 年安氏與柯氏在柑桔園田土分離得到，並命名為新種，但無病害紀錄 (Ann & Ko 1980)。無乳突的孢囊為卵形或倒梨形，孢囊不脫落，在水中可產生球形的菌絲膨大體；有性生殖為孤雌生殖，在培養基易產生大量藏卵器與卵孢子，但無藏精器。菌絲生長最低、最適及最高溫度分別為 10–12、25–30 及 39°C。

Phytophthora heveae Thompson

屬於分支群 5 (Brasier *et al.* 2022)。1980 年與 1984 年安氏在柑桔園土壤中分離得到該菌 (Ann 1980, 1984)，在台灣並無病害紀錄。全乳突的孢囊為寬卵形、倒梨形或不對稱形，孢囊不脫落；有性生殖為同絲型，在培養基易

產生大量有性器官，藏卵器稍小呈梨形而基部長錐狀，藏精器著生方式為底著型，多為單室偶有雙室。菌絲生長最低、最適及最高溫度分別為 8–10、25–30 及 33–34°C。

Phytophthora humicola Ko & Ann

屬於分支群 6 (Brasier *et al.* 2022)。柯氏與安氏 1977–1981 年在柑桔園等多處土壤分離得到，並命名為新種，但對柑桔無致病力 (Ko & Ann 1985)。該菌無乳突的孢囊為卵形或倒梨形，孢囊不脫落，具有內增生的孢囊；有性生殖為同絲型，在培養基易產生大量有性器官，藏卵器稍大，藏精器著生方式多為側著型，多為單室偶有雙室。菌絲生長最低、最適及最高溫度分別為 10–12、25–30 及 35–36°C。

Phytophthora drechsleri Tucker

屬於分支群 8 (Brasier *et al.* 2022)。1977 年高氏與呂氏在胡瓜發現該菌，但實則鑑定有誤，因爾後發現感染瓜類的無乳突孢囊疫病病菌應為 *P. melonis* (Kao *et al.* 1982; Ann *et al.* 2016c; Huang *et al.* 2019)，故真正的 *P. drechsleri* 最早應為 Ann 於 1990 年從聖誕紅 (*Euphorbia pulcherrima*) 病根上分離的菌種 (Huang *et al.* 2019)。該菌在台灣有多種寄主作物 (Ann *et al.* 2010d; Huang *et al.* 2019)。在培養基不易產生孢囊，但在水中則可大量產生，孢囊無乳突，為卵形或倒梨形；孢囊不脫落，少有內增生的孢囊，但有時候有棍棒狀的構造從孢囊梗的基部長出 (Huang *et al.* 2019)，偶爾具有球形或卵形的菌絲膨大體。有性生殖為異絲型，但有時剛從田間分離新鮮的菌株會自孕產生卵孢子，藏精器著生方式為底著型。菌絲生長最低、最適及最高溫度分別為 8、28 及 38°C (Huang *et al.* 2019)。

Phytophthora meadii McRae

屬於分支群 2 (Brasier *et al.* 2022)。安氏在亮葉粗肋草 (*Aglaonema nitidum*) 發現 (Ann 1992a)。全乳突的孢囊為卵形、倒梨形、橢圓形、不規則形或帶有 2 個乳突，孢囊易脫落，孢囊梗 5–30 μm ；有性生殖為異絲型，藏精器

著生方式為底著型。菌絲生長最低、最適及最高溫度分別為 8–10、25 及 31–32°C。

Phytophthora tropicalis Aragaki & Uchida

屬於分支群 2 (Brasier *et al.* 2022)。安氏 1994 年在西洋杜鵑 (*Rhododendron hybridum*) 上分離到形態非典型的 *P. capsici* (Ann 2000a)，後來證實為 *P. tropicalis* (Ann *et al.* 2010e)。半乳突的孢囊，為卵形、倒梨形、橄欖形或有 2 個乳突，孢囊易脫落，孢囊梗較長 (> 50 μm)；有性生殖為異絲型，藏精器著生方式為底著型。菌絲生長最低、最適及最高溫度分別為 12、24–28 及 32°C。

Phytophthora multivesiculata Ilieva *et al.*

屬於分支群 2 (Brasier *et al.* 2022)。陳氏等人 1996 年在虎頭蘭 (*Cymbidium hybridum* Hort.) 發現 (Chern *et al.* 2011)。無乳突的孢囊多為卵形，孢囊不脫落，有外增生的孢囊，可產生鏈狀的菌絲膨大體；有性生殖為同絲型，藏精器著生方式為底著型。菌絲生長最低、最適及最高溫度分別為 10、24 及 29°C。

Phytophthora cambivora (Petri) Buisman

屬於分支群 7 (Brasier *et al.* 2022)。黃氏等人 2005 年在台灣山櫻花 (*Prunus campanulata*) 發現 (Huang *et al.* 2012)。無乳突的孢囊多為倒梨形，孢囊不脫落，有內增生的孢囊，可產生不規則鏈狀的菌絲膨大體；有性生殖為異絲型，藏精器著生方式為底著型。菌絲生長最低、最適及最高溫度分別為 8、24 及 32°C。

Phytophthora amaranthi Ann & Ko

屬於分支群 2 (Brasier *et al.* 2022)。安氏等人 2007 年在莧菜 (*Amaranthus tricolor*) 發現該菌 (Ann *et al.* 2008a, 2016a)。半乳突的孢囊為卵形或倒梨形，有時有 2 個乳突，孢囊不脫落或少許脫落 (孢囊梗 0.1–11.7–45 μm)；有性生殖為同絲型，藏精器著生方式為底著型。菌絲生長最低、最適及最高溫度分別為 8、24 及 32°C。

Phytophthora lateralis Tucker & Milbrath

屬於分支群 8 (Brasier *et al.* 2022)。英國學者 Brasier 等人 2008 年在台灣高山的森林土壤誘釣到該菌 (Brasier *et al.* 2010)，但無病害的紀錄。無乳突的孢囊為卵形或倒梨形，有時為窄長形，孢囊不脫落或少許脫落 (孢囊梗 2.5–7.5 μm)，具有厚膜孢子；有性生殖為同絲型 (或不孕型)，藏精器著生方式 (可能) 為側著型。菌絲生長最適與最高溫度分別為 17.5–22.5 與 25°C。

Phytophthora parvispora Scanu & Denman (= variant of *P. cinnamomi*)

屬於分支群 7 (Brasier *et al.* 2022)。1984 年與 2016 年安氏等人報告 1976–1980 年在柑桔果園的罹病組織分離到該菌 (Ann 1984; Ann *et al.* 2016b)，但其諸多形態與生理特性與典型的 *P. cinnamomi* 有相當差異，而被註明為 *P. cinnamomi* 的一個變異種 (variant) (Ann & Ko 1985)。數年後 Kröber & Marwitz (1993) 在酒瓶蘭 (*Beaucarnea* sp.) 的莖基部分離到類似的疫病菌，將其命名為 *Phytophthora cinnamoni* var. *parvispora* Kröber and Marwitz。爾後 Scanu 等人從草莓樹 (*Arbutus unedo*) 亦分離到形態相似的疫病菌，但由於 ITS 與 β -tubulin 等序列與典型 *P. cinnamomi* 的序列差異甚大，因而重新命名為一新菌種 *Phytophthora parvispora* sp. nov. (Scanu *et al.* 2014)，同時認為台灣為該菌之發源地。據此，安氏等人在 2016 年將上述『*P. cinnamomi* 的一個變異種』學名更正為 *P. parvispora* (Ann *et al.* 2016b)。該菌無乳突的孢囊為卵形或橢圓形，孢囊不脫落，具有珊瑚狀菌絲膨大體，而厚膜孢子較小 (12.5–32.5 μm)；有性生殖為異絲型或不孕型。菌絲生長最低、最適及最高溫度分別為 10、27–32 及 35°C。

Phytophthora niederhauserii Abad & Abad

屬於分支群 7 (Brasier *et al.* 2022)。林氏等人 2006–2016 年在無花果 (*Ficus carica*) 腐敗的莖基與根部分離得到，並證明其致病性 (Lin *et al.* 2019)。無乳突的孢囊，為卵形、倒

梨形、橢圓形或不規則形，孢囊不脫落，可產生內增生的孢囊，具有鏈狀菌絲膨大體；有性生殖為異絲型 (或不孕型)，藏精器著生方式為底著型。菌絲生長最低、最適及最高溫度分別為 10、30 及 37°C。

Phytophthora nagaii Rahman *et al.*

屬於分支群 7 (Brasier *et al.* 2022)。袁氏等人 2015 年在玫瑰 (*Rosa rugosa*) 的腐敗的莖基與根部分離得到 (Yuan *et al.* 2020)。無乳突的孢囊為卵形或橢圓形，孢囊不脫落，可產生內增生的孢囊，具有少量的菌絲膨大體；有性生殖為同絲型，藏精器著生方式多側著。菌絲生長最低、最適及最高溫度分別為 8、28 及 33°C。

Phytophthora bishii Abad *et al.* (= *Phytophthora bisheria*)

屬於分支群 2 (Brasier *et al.* 2022)。袁氏等人 2015 年在玫瑰的腐敗的莖基與根部分離得到 *P. bisheria* (Yuan *et al.* 2020)。全乳突的孢囊為卵形或倒梨形，孢囊不脫落；有性生殖為同絲型，藏精器著生方式為側著型。菌絲生長最低、最適及最高溫度分別為 16、28 及 34°C。

此外，Jung 等人於 2013 年在台灣山區 25 處天然或半天然林的根部、土壤及 25 條河水以誘釣法分離得到多種疫病菌，於 2017 年發表鑑定出 27 種，其中 *P. citrophthora*、*P. tropicalis*、*P. palmivora*、*P. heveae*、*P. cinnamomi* 及 *P. parvispora* 等 6 種為台灣原有記錄種，4 種為台灣新記錄種 (但其中的 *P. castaneae* = *P. katsura* 應為舊原有記錄種)，另外 4 種屬於分支群 7 的疫病菌為新種疫病菌，其他 13 種尚未能明確鑑定，疑似為未知種或雜交種 (Jung *et al.* 2017a, 2017c)，故台灣又增添 7 種新記錄的疫病菌如下：

Phytophthora capensis Bezuid *et al.*

屬於分支群 2 (Brasier *et al.* 2022)。德國學者 Jung 等人 2013 年在台灣高山森林根圈土壤分離或誘釣得到 (Jung *et al.* 2017a, 2017c)。文中並未描述形態細節 (Jung *et al.* 2017c)。

Phytophthora chlamydospora Brasier & Hansen

屬於分支群 6 (Brasier *et al.* 2022)。德國學者 Jung 等人於 2013 年在台灣高山森林根圈土壤分離或誘釣得到 (Jung *et al.* 2017a, 2017c)。文中並未描述形態細節 (Jung *et al.* 2017c)。

Phytophthora plurivora Jung & Burgess

屬於分支群 2 (Brasier *et al.* 2022)。德國學者 Jung 等人 2013 年在台灣高山森林根圈土壤分離或誘釣得到 (Jung *et al.* 2017a, 2017c)。文中並未描述形態細節 (Jung *et al.* 2017c)。

Phytophthora attenuata Jung *et al.*

屬於分支群 7。德國學者 Jung 等人 2013 年在台灣高山森林根圈土壤分離或誘釣得到 (Jung *et al.* 2017a, 2017c)。無乳突的孢囊，為卵形、長卵形、倒梨形、檸檬形、橢圓形或亞球形，孢囊不脫落，可產生內增生的孢囊；有性生殖為同絲型，藏卵器基部多為長錐狀，多數為球形或亞球形，一部分為長形 (38%)，少部分藏卵器外表有疣狀凸起，藏精器著生方式多側著。菌絲生長最適與最高溫度分別為 25 與 30–35°C (Jung *et al.* 2017c)。

Phytophthora flexuosa Jung *et al.*

屬於分支群 7 (Brasier *et al.* 2022)。德國學者 Jung 等人 2013 年在台灣高山森林根圈土壤分離或誘釣得到 (Jung *et al.* 2017a, 2017c)。無乳突的孢囊，為卵形、長卵形、倒梨形、檸檬形或橢圓形，孢囊不脫落，可產生內增生的孢囊，常可見管狀至珊瑚狀的菌絲膨大體；有性生殖為同絲型，藏卵器外觀有時呈現彎曲波良狀 (25%)，藏卵器基部多為長錐狀或漏斗形 (48%)，藏卵器外表常有疣狀凸起 (66%)，藏精器著生方式為側著型。菌絲生長最低、最適及最高溫度分別為 < 5、25 及 30–35°C (Jung *et al.* 2017c)。

Phytophthora formosa Jung *et al.*

屬於分支群 7 (Brasier *et al.* 2022)。德國學者 Jung 等人 2013 年在台灣高山森林根圈土

壤分離或誘釣得到 (Jung *et al.* 2017a, 2017c)。無乳突的孢囊為卵形、長卵形、倒梨形、檸檬形、橢圓形或亞球形，孢囊不脫落，可產生內增生的孢囊；有性生殖為同絲型，藏卵器基部多為長錐狀，部分藏卵器外表有疣狀凸起，藏精器著生方式絕大多數為側著型。菌絲生長最適與最高溫度分別為 25 與 30–35°C (Jung *et al.* 2017c)。

Phytophthora intricata Jung *et al.*

屬於分支群 7 (Brasier *et al.* 2022)。德國學者 Jung 等人 2013 年在台灣高山森林根圈土壤分離或誘釣得到 (Jung *et al.* 2017a, 2017c)。無乳突的孢囊為卵形、長卵形、倒梨形、檸檬形、橢圓形或亞球形，少數有 2–3 個乳突，孢囊不脫落，可產生內增生的孢囊；有性生殖為同絲型，藏精器著生方式為側著型，且藏精器柄常與藏卵器柄交纏 (44%)。菌絲生長最低、最適及最高溫度分別為 < 5、25 及 30–35°C (Jung *et al.* 2017c)。

前述台灣早年發現的作物疫病菌的種類中，*P. cyperi*、*P. leersiae*、*P. macrospora* 及 *P. lepironae* 等 4 種菌，因為沒有保存良好的菌株以供研究，被視為無法培養與遺失的菌株 (unculturable and lost species) 而未被納入核酸序列比對分析 (Bourret *et al.* 2018)，也很少被提及 (Kroon *et al.* 2012; Martin *et al.* 2012; Yang *et al.* 2017; Brasier *et al.* 2022; Chen *et al.* 2022; Coomber *et al.* 2023)，不過也有研究認為 *P. cyperi* 可能是露菌 (Ho *et al.* 2004; Bourret *et al.* 2018)。

P. melonis、*P. drechsleri* 及 *P. cryptogea* 在形態的鑑定上易混淆，由於早年日本疫病菌專家桂氏 (K. Katsura) 對 *P. melonis* 標準菌株形態特性描述有誤，導致在台灣胡瓜引發嚴重疫病之菌株，最初被高氏與呂氏鑑定為 *P. drechsleri* (Kao & Leu 1977)，後來才更正為 *P. melonis* (Kao *et al.* 1982)，該菌造成瓜類嚴重的基腐與果腐病，而真正的 *P. drechsleri* 又有時會被鑑定為 *P. cryptogea*。利用此三者的 ITS1-5.8S rDNA-ITS2 序列建構親緣關係樹則可明顯將之區分開來，並有助於釐清這

3 種疫病菌在形態與生理的差異 (Huang *et al.* 2019)。

此外，關於疑似種與雜交種的鑑定，陳氏等人在 1998 年首次報告一種危害枇杷的非常典型 *P. parasitica* (Chern *et al.* 1998)，而後義大利學者 Man in't Veld 鑑定出該菌為雜交疫病菌 *P. cactorum* × *P. parasitica* (Man in't Veld 2001)；德國學者 Jung 等人亦於 2013 年在台灣分離得雜交疫病菌，並於 2017 年發表鑑定出另外 5 種屬於 Clade 9 的雜交種 (Jung *et al.* 2017a)。有關疫病菌雜交種的分類定位尚未明確，故不放入本文說明。

台灣疫病菌之寄主範圍

疫病菌的排列順序依照該菌對台灣作物危害的嚴重性與寄主範圍多寡為主，同一種菌的寄主種類排列次序先依栽培特性分類 (果樹、蔬菜、花卉與觀葉作物、保健與香草植物、特用作物以及一般灌木或喬木)，再依寄主學名及病害發表年代 (因 1970 以前發表之報告疑問甚多) 先後次序排列。每一病害列名之引用文獻，除 Sawada、Ito 及 Ogawa 等人早年發表之報告保留外，其餘均需完成柯霍氏法則程序，才予以引用刊登；如果先前有學者報告自植物上分離到疫病菌，但未完成接種程序，則不予引用；例外情形為有後人完成相同病害之完整柯霍氏法則程序之報告發表，前人報告則被本文接受並納入引用文獻，以告知讀者該病害在更早年代即在台灣出現。

Phytophthora nicotianae (= *P. parasitica*)

寄主：85 屬 (genera) 103 種 (species)。包括：

1. 果樹：鳳梨 (*Ananas comosus*) (Chen 1966; Wen 1973; Chang 1983)、柑桔 (*Citrus* spp.) (Wen 1973; Huang & Chen 1974; Ann 1980; Kao *et al.* 1982; Chang 1983) (種類包括酸桔、廣東檸檬、柳橙、椪柑、桶柑、海梨、文旦、檸檬、萊姆及茂谷等等) (Ann 1984)、百香果 (*Passiflora edulis*) (Leu & Lee 1976; Lin & Chang 1982; Kao *et al.* 1982; Huang & Lin 2017)、番石榴 (*Psidium guajava*) (Kao

et al. 1982; Ann & Ko 1988)、枇杷 (*Eriobotrya japonica*) (Chern *et al.* 1998)、奇異果 (彌猴桃) (*Actinidia chinensis*) (Ann *et al.* 2010d)、桃金娘 (*Rhodomyrtus tomentosa*) (Ann *et al.* 2010d, 2018a) 及草莓 (*Fragaria chiloensis* var. *ananassa*) (Ann *et al.* 2012b)。至於洛神葵 (*Hibiscus sabdariffa*)，黃氏 (Huang 1975) 有分離得到此菌但未完成接種，而在《台灣植物病害名彙》有此項寄主紀錄 (Tzean 2019)。

2. 蔬菜：蔥 (*Allium fistulosum*) (Sawada 1914, 1919a)、韭菜 (*Allium odorum*) (Sawada 1914)、番茄 (*Solanum lycopersium*) (Sawada 1942a, 1943)、茄子 (*Lycopersicon esculentum*) (Sawada 1914; Huang 1975; Kao *et al.* 1982; Chang 1983; Ann & Ko 1988) 及芝麻 (*Sesamum indicum*) (Chang & Hsieh 1977)。至於金針菜 (*Hemerocallis fulva*) (Ho 1990)，何氏的報告無描述與說明，但《台灣植物病害名彙》有此項寄主紀錄 (Tzean 2019)。
3. 花卉與觀葉作物：月橘 (七里香) (*Murraya paniculata*) (Sawada 1943)、蝴蝶蘭 (*Phalaenopsis* spp.) (Chen 1978; Chen & Hsieh 1978; Ann 1995)、滿天星 (*Gypsophila paniculata*) (Chang 1983; Ann & Liu 1993)、康乃馨 (*Dianthus caryophyllus*) (Ann *et al.* 1990)、百合 (*Lilium asiatic* hybrid, *L. oriental* hybrid, & *L. longiflorum*) (Ann & Ko 1990b; Ann *et al.* 1992)、火鶴花 (*Anthurium andreanum*) (Ann & Ko 1990b; Ann 1992a)、銀后粗肋草 (*Aglaonema commutatum*) (Ann & Ko 1990b; Ann 1992a)、嘉德麗蘭 (*Cattleya* spp.) (Ann & Ko 1990b; Ann *et al.* 2010d)、矢車菊 (*Centaurea cyanus*) (Ann & Ko 1990b; Ann 1996)、春石斛 (*Dendrobium* spp.) (Ann & Ko 1990b; Ann 1995)、美國石竹 (*Dianthus barbatus*) (Ann 1992b)、日本石竹 (*Dianthus japonicus*) (Ann & Ko 1990b; Ann 1992b)、萬年青 (黛粉葉) (*Dieffenbachia maculata*) (Ann & Ko 1990b; Ann 1992a)、黃金葛 (*Epipremnum aureum*) (Ann & Ko

1990b; Ann 1992a)、蔓綠絨 (*Philodendron* spp.) (Ann & Ko 1990b; Ann 1992a)、聖誕紅 (*Euphorbia pulcherrima*) (Ann & Ko 1990b; Ann 1992b)、八角金盤 (*Fatsia* sp.) (Ann & Ko 1990b; Ann 2000b)、三爪藤 (炮仗花) (*Pyrostegia venusta*) (Ann & Ko 1990b; Ann 2000a)、螃蟹蘭 (*Schlumbergera bridgesii*) (Ann & Ko 1990b; Ho 1990; Ann 1992b)、銀葉菊 (*Senecio cineraria*) (Ann & Ko 1990b; Ann 1996)、大岩桐 (*Sinningia speciosa*) (Ann & Ko 1990b; Ann 1992b)、香雪球 (*Torenia fournieri*) (Ann & Ko 1990b; Ann 1992b)、非洲堇 (*Saintpaulia ionantha*) (Ann 1992b)、建蘭 (素心蘭、四季蘭) (*Cymbidium ensifolium*) (Ann 1995)、報歲蘭 (*Cymbidium sinense*) (Ann 1995)、秋石斛 (*Dendrobium phalaenopsis*) (Ann 1995)、日日春 (*Catharanthus roseus*) (Chen *et al.* 1997)、沙漠玫瑰 (*Adenium obesum*) (Ann 2000a)、口紅花 (*Aeschynanthus* sp.) (Ann 2000a)、單藥花 (*Aphelandra* sp.) (Ann 2000a)、九重葛 (*Bougainvillea* spp.) (Ann 2000a)、朱槿 (*Hibiscus rosa-sinensis*) (Ann 2000a)、天鵝絨 (*Ornithogalum thyrsoides*) (Ann 2000a)、變葉木 (*Codiaeum variegatum*) (Ann 2000b)、彩葉草 (*Coleus blumei*) (Ann 2000b)、密葉竹蕉 (*Dracaena deremensis*) (Ann 2000b)、椒草 (*Peperomia japonica*) (Ann 2000b)、白鶴芋 (*Spathiphyllum kochii*) (Ann & Tsai 2000)、瑪格麗特菊 (*Chrysanthemum frutescens*) (Ann *et al.* 2005, 2018a)、金露花 (*Duranta repens*) (Ann *et al.* 2005, 2018a)、非洲鳳仙花 (*Impatiens walleriana*) (Ann *et al.* 2005, 2018a)、星辰花 (水晶花) (*Limonium sinuatum*) (Ann *et al.* 2005, 2018a)、垂笛花 (*Justicia rizzinii*) (Ann *et al.* 2005, 2018a)、文心蘭 (*Oncidium* sp.) (Ann *et al.* 2005)、粉萼鼠尾草 (*Salvia farinacea*) (Ann *et al.* 2005; Ann *et al.* 2010e)、夏堇 (*Torenia fournieri*) (Ann *et al.* 2005, 2018a)、金錢樹 (*Zamioculcas zamii folia*) (Feng *et al.* 2006)、玲瓏扶桑 (*Anisodonta capensis*) (Ann *et al.* 2010d, 2018a)、

鳥尾花 (*Crossoandra infundibuliformis*) (Ann *et al.* 2010d, 2018a)、愛元果 (巴西之吻、綠元寶) (*Dischidia pectenoides*) (Ann *et al.* 2010d, 2018a)、勳章菊 (*Gazania splendens*) (Ann *et al.* 2010d, 2018a)、長壽花 (*Kalanchoe blossfeldiana*) (Ann *et al.* 2010d, 2018a)、馬櫻丹 (*Lantana camara*) (Ann *et al.* 2010d, 2018a)、紅蟬 (*Mandevilla* sp.) (Ann *et al.* 2010d, 2018a)、拖鞋蘭 (*Paphiopedilum* sp.) (Ann *et al.* 2010d)、藍雪花 (*Plumpago auriculata*) (Ann *et al.* 2010d, 2018a)、天堂鳥 (*Strelizia reginae*) (Ann *et al.* 2010d, 2018a)、美女櫻 (*Verbena hybrida*) (Ann *et al.* 2010d, 2018a)、馬拉巴栗 (*Pachira macrocarpa*) (Chern *et al.* 2014)、燈籠扶桑 (*Abutilon megapotamicum*) (Ann *et al.* 2018a)、木芙蓉 (*Hibiscus mutabilis*) (Ann *et al.* 2018a)、袋鼠花 (*Nematanthus 'Cheerio'*) (Ann *et al.* 2018a)、伯利恆之星 (*Ornithogalum saundersiae*) (Ann *et al.* 2018a)、繁星花 (*Pentas lanceolata*) (Ann *et al.* 2018a) 及海豚花 (*Streptocarpus saxorum*) (Ann *et al.* 2018a)。至於仙人掌 (*Cactus* sp.) (Ho 1990)、何氏的報告無描述與說明,但在《台灣植物病害名彙》有此項寄主紀錄 (Tzean 2019)。

4. 保健與香草植物：昂天蓮 (*Abroma augusta*) (Hsieh 1982)、薰衣草 (*Lavandula pinnata*) (Tsay 2002)、香林投 (*Pandanus amaryllifolius*) (Ann *et al.* 2005)、香椿 (*Toona sinensis*) (Ann *et al.* 2008c, 2013)、刺蔥 (食茱萸) (*Zanthoxylum ailanthoides*) (Ann *et al.* 2008c, 2013)、胡椒木 (*Zanthoxylum piperitum*) (Ann *et al.* 2010e)、地黃 (*Rehmannia glutinosa*) (Ann *et al.* 2012c) 及綬草 (*Spiranthes sinensis*) (Lo & Kuo 2012)。

5. 特用作物：蓖麻 (*Ricinus communis*) (Ogawa 1940; Sawada 1942b)、煙草 (*Nicotiana tabacum*) (Sawada 1943)、萆花 (*Piper betle*) (Chang & Shu 1981; Chang 1983; Ann *et al.* 2002)、泡桐 (*Paulownia tomentosa*) (Hsieh 1983) 及萆葉 (*Piper betle*) (Ann *et al.* 2002)。

6. 一般灌木或喬木：銀合歡 (*Leucaena leuco-*

cephala) (Hsieh 1986) 與木麻黃 (*Casuarina* spp.) (Hsieh 1987)。

Phytophthora palmivora

寄主：35 屬 48 種。包括：

1. 果樹：無花果 (*Ficus carica*) (Sawada 1916; Ann *et al.* 2010d)、木瓜 (*Carica papaya*) (Huang & Chen 1974; Huang 1975; Huang *et al.* 1976; Ann *et al.* 2014)、蓮霧 (*Syzygium samarangense*) (Lin *et al.* 1983, 1984)、印度棗 (*Zizyphus mauritiana*) (Lin 1984)、柑桔 (*Citrus* spp.) (Ann 1980; Chang 1983) (包括酸桔、廣東檸檬、柳橙、椪柑、桶柑、海梨、文旦、檸檬、萊姆、茂谷及溫州柑等等) (Ann 1984)、椽果 (*Mangifera indica*) (Ann & Ko 1990a) 及酪梨 (*Persea americana*) (Ann *et al.* 2006)。
2. 花卉與觀葉植物：蝴蝶蘭 (*Phalaenopsis* spp.) (Chen 1978; Chen & Hsieh 1978; Ann 1995)、嘉德麗蘭 (*Cattleya* spp.) (Chen & Hsieh 1978; Ann 1995; Yeh *et al.* 1998)、虎頭蘭 (*Cymbidium hookerianum*) (Chen & Hsieh 1978)、萬代蘭 (*Vanda* sp.) (Chen & Hsieh 1978)、九華蘭 (*Cymbidium oiwakensis*) (Ann & Ko 1990b; Ann 1995)、鐵線蕨 (*Adiantum raddianum*) (Ann & Ko 1990b; Ann 2000b)、常春藤 (*Hedera helix*) (Ann & Ko 1990b; Ann 1993)、矮牽牛 (*Petunia hybrida*) (Ann & Ko 1990b; Ann 2000a)、春蘭 (*Cymbidium formosanum*) (Ann 1995)、藝蘭 (*Cymbidium* sp.) (Ann 1995)、春石斛 (*Dendrobium* spp.) (Ann 1995)、文心蘭 (*Oncidium* spp.) (Ann 1995)、紅鶴蘭 (*Phaius* sp.) (Ann 1995)、拖鞋蘭 (*Paphiopedilum* spp.) (Ann 1995)、薑荷花 (*Curcuma alismatifolia*) (Ann 2000a)、黃蟬 (*Allamanda cathartica*) (Ann *et al.* 2010d, 2018b)、千代蘭 (*Ascocenda* sp.) (Ann *et al.* 2010d)、百合 (*Lilium* spp.) (Ann *et al.* 2010d)、杜鵑 (*Rhododendron* sp.) (Ann *et al.* 2010d, 2018b)、長壽花 (*Kalanchoe blossfeldiana*) (Ann *et al.* 2010d, 2018b)、鵝掌藤 (*Scandent scheffera*) (Ann *et al.* 2010d, 2018b)、

馬拉巴栗 (*Pachira macrocarpa*) (Ann *et al.* 2010d; Chern *et al.* 2014)、洋桔梗 (*Eustoma russellianum*) (Ann *et al.* 2018b)、含笑花 (*Michelia figo*) (Ann *et al.* 2018b)、桂花 (*Osmanthus fragrans*) (Ann *et al.* 2018b) 及美女櫻 (*Verbena hybrida*) (Ann *et al.* 2018b)。至於倒掛金鐘 (*Fuchsia magellanica*) (Ho 1990)，何氏的報告無描述與說明，但在《台灣植物病害名彙》有此項寄主的紀錄 (Tzean 2019)。

3. 保健與香草植物：杜仲 (*Eucommia ulmoides*) (Hsieh 1982)、迷迭香 (*Rosmarinus officinalis*) (Ann *et al.* 2008c, 2010e) 及香椿 (*Toona sinensis*) (Ann *et al.* 2008c, 2013)。
4. 特用作物：泡桐 (*Paulownia* sp.) (Hsieh 1983) 與檳榔 (*Areca catechu*) (Ann *et al.* 2017)。

Phytophthora capsici

寄主：17 屬 22 種。包括：

1. 蔬菜：辣椒 (*Capsicum annuum*) (Chang & Hsieh 1977; Leu & Kao 1981; Chang 1983; Ann *et al.* 2010a)、甜椒 (*Capsicum annuum* var. *grossum*) (Kao & Leu 1977; Leu & Kao 1981; Kao *et al.* 1982; Chang 1983; Ann *et al.* 2010a)、茄子 (*Solanum melongena*) (Kao & Leu 1977; Leu & Kao 1981; Kao *et al.* 1982; Chang 1983; Ann *et al.* 2008b, 2010a)、洋蔥 (*Allium cepa*) (Leu & Kao 1981; Ho 1990)、蘆薈 (*Aloe* sp.) (Leu & Kao 1981; Kao *et al.* 1982)、西瓜 (*Citrullus vulgaris*) (Leu & Kao 1981; Ann *et al.* 2010c, 2016c)、番茄 (*Lycopersicon esculentum*) (Leu & Kao 1981; Kao *et al.* 1982; Chang 1983; Ann *et al.* 2008b, 2010a)、胡瓜 (*Cucumis sativus*) (Chang 1983; Ann *et al.* 2010c, 2016c)、玩具南瓜 (*Cucurbita pepo* var. *ovifera*) (Ann & Ko 1990b; Ann *et al.* 2010c, 2016c)、冬瓜 (*Benincasa hispida*) (Ann *et al.* 2010c, 2016c)、觀賞辣椒 (*Capsicum annuum* var. *cerasiforme*) (Ann *et al.* 2010a)、甜瓜 (香瓜與洋香瓜) (*Cucumis melo*) (Ann *et al.* 2010c, 2016c)、南瓜 (*Cucurbita moschata*) (Ann *et al.* 2010a, 2010c, 2016c) 及扁蒲 (葫蘆瓜) (*Lagenaria*

- siceraria*) (Ann *et al.* 2010a, 2010c, 2016c)。
2. 花卉：美國石竹 (*Dianthus barbatus*) (Leu & Kao 1981)、吊鐘花 (*Enkianthus quinquefolius*) (Leu & Kao 1981)、康乃馨 (*Dianthus caryophyllus*) (Ann *et al.* 1990)、大理花 (*Dahlia hybrida*) (Ann & Ko 1990b; Ann 1996)、滿天星 (*Gypsophila paniculata*) (Ann & Ko 1990b; Ann & Liu 1993) 及飄香藤 (*Mondevilla × amabilis*) (Ann *et al.* 2010a, 2010d, 2018a)。至於波斯菊 (*Cosmos bipinnatus*) (Ho 1990)，何氏的報告無描述與說明，但在《台灣植物病害名彙》有此項寄主紀錄 (Tzean 2019)。
 3. 保健植物：杜仲 (*Eucommia ulmoides*) (Hsieh 1982)。
 4. 特用作物：荖藤 (*Piper betle*) (Leu & Kao 1981)、荖花 (*Piper betle*) (Ann *et al.* 2002) 及荖葉 (*Piper betle*) (Ann *et al.* 2002, 2010a)。

Phytophthora infestans

寄主：3 屬 4 種。包括：番茄 (*Lycopersicon esculentum*) (Kawakami & Suzuki 1908; Sawada 1919a; Hartman & Huang 1995; Ann *et al.* 1998a, 1998b, 2010b; Jyan *et al.* 2002, 2004; Tsai *et al.* 2019)、耳鉤草 (*Solanum biflorum*) (Sawada 1919a) 及馬鈴薯 (*Solanum tuberosum*) (Kawakami & Suzuki 1908; Sawada 1919a; Ann *et al.* 1998a, 1998b; Jyan *et al.* 2002, 2004; Tsai *et al.* 2019)。至於龍珠 (*Tubocapsicum anomalum*) (Ho 1990)，何氏 1990 年報告為 Sawada 的未發表資料，在 1992 年才說他是在 Sawada 留下的龍珠標本上看到的，說龍珠為晚疫病菌的新寄主，但無任何描述與說明，因在《台灣植物病害名彙》上有此項寄主紀錄 (Tzean 2019)，特此說明。

Phytophthora citrophthora

寄主：12 屬 19 種。包括：

1. 果樹：柑桔 (*Citrus* spp.) (Sawada 1915, 1919a; Ann 1980; Chang 1983) (包括酸桔、廣東檸檬、柳橙、椪柑、桶柑、海梨、文旦及茂谷等) (Ann 1984)、草莓 (*Fragaria chiloensis* var. *ananassa*) (Kao & Leu 1979;

Chang 1983, 1988)、番荔枝 (釋迦) (*Annona squamosa*) (Huang *et al.* 1991) 及鶯歌桃 (*Prunus persica*) (Ann *et al.* 2003)。

2. 花卉與觀賞植物：馬拉巴栗 (*Pachira macrocarpa*) (Ann & Ko 1990b; Ann 2000b)、火鶴花 (*Anthurium* sp.) (Ann 2000a)、仙克來 (*Cyclamen persicum*) (Ann 2000a)、黃金葛 (*Epipremnum aureum*) (Ann 2000b)、日日春 (*Vinca rosea*) (Ann 2000a)、月橘 (七里香) (*Murraya paniculata*) (Ann *et al.* 2010d) 及蝴蝶蘭 (*Phalaenopsis* spp.) (Ann *et al.* 2010d)。
3. 保健與香草植物：香葉天竺葵 (防蚊草) (*Pelargonium graveolens*) (Ann *et al.* 2010d, 2010e)。

Phytophthora cinnamomi

寄主：12 屬 13 種。包括：

1. 果樹：鳳梨 (*Ananas comosus*) (Anonymous 1965; Ko *et al.* 1978a; Chang 1983) 與酪梨 (*Persea americana*) (Chang & Hsieh 1977; Ko *et al.* 1978a; Chang 1983; Ann & Ko 1990a; Ann *et al.* 2006)。
2. 花卉與觀賞植物：馬拉巴栗 (*Pachira macrocarpa*) (Chang & Hsieh 1977)、茶花 (*Camellia* sp.) (Ko *et al.* 1978a)、杜鵑 (*Rhododendron* sp.) (Ko *et al.* 1978a)、百合 (*Lilium* spp.) (Hsieh *et al.* 2001)、美葉蘇鐵 (*Zamia furfuracea*) (Ann *et al.* 2004) 及金絲桃 (*Hypericum* sp.) (Ann *et al.* 2005; Tsai *et al.* 2016)。
3. 保健植物：肉桂 (*Cinnamomum osmophloeum*) (Chang 1993)。
4. 樹木：小葉雞納樹 (*Cinchona ledgeriana*) (Sawada 1936)、大葉雞納樹 (*Cinchona pubescens*) (Sawada 1936)、樟樹 (*Cinnamomum camphora*) (Chang 1993) 及尚楠 (*Calocedrus formosana*) (Chang *et al.* 2000)。

Phytophthora melonis

寄主：5 屬 6 種。主要為瓜類，包括冬瓜 (毛瓜) (*Benincasa hispida*) (Kao & Leu 1977; Ann *et al.* 2010c, 2016c; Huang *et al.* 2019)、胡瓜 (*Cucumis sativus*) (Kao & Leu 1977, 1982;

Chang 1983; Anonymous 1984; Ann *et al.* 2010c, 2016c; Huang *et al.* 2019)、甜瓜(洋香瓜與越瓜) (*Cucumis melo*) (Kao *et al.* 1982; Chang 1983; Ann *et al.* 2010c, 2016c; Huang *et al.* 2019)、西瓜 (*Citrullus vulgaris*) (Kao *et al.* 1982; Ann *et al.* 2010c, 2016c; Huang *et al.* 2019)、苦瓜 (*Momordica charantia*) (Ann *et al.* 2010c) 及扁蒲 (*Lagenaria siceraria*) (Ann *et al.* 2016c; Huang *et al.* 2019)。至於絲瓜 (*Luffa cylindrical*) (Ho 1990), 何氏的報告無描述與說明, 但在《台灣植物病害名彙》有此項寄主紀錄 (Tzean 2019)。

Phytophthora cryptogea

寄主：11 屬 11 種。包括：

1. 果樹：晚侖西亞 (香丁) (*Citrus sinensis*) (Huang *et al.* 2019)
2. 蔬菜：紅鳳菜 (*Gynura bicolor*) (Ann 1996; Huang *et al.* 2019)。至於萵苣 (*Lactuca sativa*) (Ho 1990), 何氏的報告無描述與說明, 但在《台灣植物病害名彙》有此項寄主紀錄 (Tzean 2019)。
3. 花卉：非洲菊 (*Gerbera jamesonii*) (Kao 1978; Chang 1983; Ann 1996; Huang *et al.* 2019)、康乃馨 (*Dianthus caryophyllus*) (Ann *et al.* 1990; Huang *et al.* 2019)、聖誕紅 (*Euphorbia pulcherrima*) (Ann & Ko 1990b; Huang *et al.* 2019)、麒麟菊 (*Liatris spicata*) (Ann & Ko 1990b; Ann 1996)、香雪球 (*Lobularia maritime*) (Ann & Ko 1990b; Ann 2000a)、菊花 (*Chrysanthemum morifolium*) (Ann 1996) 及瓜葉菊 (*Senecio cruentus*) (Ann 1996)。
4. 保健與香草植物：丹參 (*Salvia miltiorrhiza*) (Ann *et al.* 2008c, 2012c; Huang *et al.* 2019)。
5. 樹木：尚楠 (*Calocedrus formosana*) (Chang *et al.* 2000)。

Phytophthora drechsleri

寄主：8 屬 8 種。包括：

1. 蔬菜：紅鳳菜 (*Gynura bicolor*) (Shen *et al.* 2011) 與萵苣 (*Lactuca sativa*) (Huang *et al.* 2019)。
2. 花卉：百合 (*Lilium* sp.) (Ann *et al.* 2010d;

Huang *et al.* 2019)、矮牽牛 (*Petunia hybrida*) (Ann *et al.* 2010d; Huang *et al.* 2019)、聖誕紅 (*Euphorbia pulcherrima*) (Huang *et al.* 2019) 及金毛菊 (*Thymophylla tenuiloba*) (Huang *et al.* 2019)。

3. 保健與香草植物：黃耆 (*Astragalus membranaceus*) (Ann *et al.* 2012c; Huang *et al.* 2019)。
4. 一般灌木或喬木：銀合歡 (*Leucaena leucocephala*) (Hsieh 1986)。

Phytophthora cactorum

寄主：6 屬 6 種。包括：苧麻 (*Boehmeria nivea*) (Sawada 1927)、槭 (*Acer* sp.) (Ito 1936)、毛百合 (*Lilium dauricum*) (Ito 1936)、蘋果 (*Malus pumila*) (Ito 1936)、人參 (*Panax schinseng*) (Ito 1936) 及草莓 (*Fragaria chiloensis* var. *ananassa*) (Kao & Leu 1979; Chang 1983, 1988)。

Phytophthora parvispora (= varaint of *P. cinnamomi*)

寄主：3 屬 8 種。包括：柑桔 (*Citrus* spp.) (Ann 1984; Ann & Ko 1985) (包括酸桔、廣東檸檬、椪柑、桶柑、海梨及文旦) (Ann *et al.* 2016b)、秋海棠 (*Begonia* × *semperflorens cultorum*) (Ann *et al.* 2016b) 及草莓 (*Fragaria chiloensis* var. *ananassa*) (Tsai *et al.* 2020b)。

Phytophthora colocasiae

寄主：1 屬 2 種。包括：芋 (*Colocasia esculenta*) (Sawada 1911, 1919a; Chang 1983; Ann *et al.* 1986) 與野芋 (*Colocasia antiquorum*) (Sawada 1911, 1919a)。

Phytophthora meadii

寄主：3 屬 3 種。包括：亮葉粗肋草 (*Aglaonema nitidum*) (Ann 1992a)、白色海芋 (*Zantedeschia aethiopica*) (Liou *et al.* 1999) 及鶯歌桃 (*Prunus persica*) (Ann *et al.* 2003)。

Phytophthora tropicalis

寄主：4 屬 4 種。包括：西洋杜鵑 (*Rhododendron hybridum*) (Ann 2000a; Ann *et al.*

2010e)、迷迭香 (*Rosmarinus officinalis*) (Ann *et al.* 2008c, 2010e)、康乃馨 (*Dianthus caryophyllus*) (Ann *et al.* 2010e) 及長春藤 (*Hedera helix*) (Ann *et al.* 2010d)。

Phytophthora litchii

寄主：2 屬 2 種。包括：荔枝 (*Litchi chinensis*) (Chen 1961; Tsai *et al.* 2020a) 與龍眼 (*Euphoria longana*) (Ann *et al.* 2012a)。

Phytophthora citricola

寄主：2 屬 2 種。包括：柑桔 (*Citrus* spp.) (Sawada 1927; Ann 1980; Chang 1983; Ann 1984) 與草莓 (*Fragaria chiloensis* var. *anassa*) (Chang 1983, 1988)。

Phytophthora nagaii

寄主：玫瑰 (*Rosa rugosa*) (原生種) (Yuan *et al.* 2020)、(*Rosa* hybrid) (雜交種) (Yuan *et al.* 2020)。

Phytophthora bishii

寄主：玫瑰 (*Rosa rugosa*) (原生種) (Yuan *et al.* 2020)、(*Rosa* hybrid) (雜交種) (Yuan *et al.* 2020)。

Phytophthora multivesiculata

寄主：虎頭蘭 (*Cymbidium* sp.) (Chern *et al.* 2011)。

Phytophthora cambivora

寄主：山櫻花 (*Prunus campanulata*) (Huang *et al.* 2012)。

Phytophthora vignae

寄主：豇豆 (*Vigna sinensis*) (Kao & Leu 1977, 1982)。

Phytophthora amaranthi

寄主：莧菜 (*Amaranthus mangostanus*) (Ann *et al.* 2008a, 2015, 2016a)。

Phytophthora lateralis

寄主：檜木 (*Chamaecyparis formosensis*) (Brasier *et al.* 2010; Webber *et al.* 2012)。

Phytophthora niederhauserii

寄主：無花果 (*Ficus carica*) (Lin *et al.* 2019)。

Phytophthora boehmeriae

寄主：苧麻 (*Boehmeria nivea*) (Sawada 1927)。

Phytophthora cyperi

寄主：1 屬 4 種。藎草 (*Cyperus tegetiformis*) (Kawakami & Suzuki 1908)、香附子 (*Cyperus rotundus*) (Sawada 1927)、莎草 (*Cyperus iria*) (Sawada 1931) 及麻六甲莎 (*Cyperus malaccensis*) (Ito & Tokunaga 1935)。

Phytophthora leersiae

寄主：假稻屬 (*Leersia* sp.) (Sawada 1941) 與李氏禾 (*L. hexandra*) (Sawada 1941)。

Phytophthora lepironiae lepironae

寄主：莎草科石龍芻屬 (*Lepironia* sp.) (Sawada 1919b)。

Phytophthora macrospora

寄主：水稻 (*Oryza sativa*) (Sawada 1927)。

Phytophthora castaneae (= *P. katsurae*)

森林土 (Ko & Chang 1979; Jung *et al.* 2017a, 2017c)。

Phytophthora heveae

柑桔 (*Citrus* spp.) (Ann 1984)、鳳梨 (*Ananas comosus*)、檳榔 (*Areca catechu*)、桃 (*Prunus persica*) 及龍眼 (*Euphoria longana*) 之根圈土壤。

Phytophthora insolita

柑桔 (*Citrus* spp.) (Ann & Ko 1980; Ann 1984)、楊桃 (*Averrhoa carambola*) 及聖誕紅之根圈土壤與水溝水 (Ann & Ko 1994)。

Phytophthora humicola

柑桔 (*Citrus* spp.) (Ko & Ann 1985)、花豆 (*Phaseolus vulgaris*)、康乃馨 (*Dianthus*

caryophyllus) 及菊花 (*Chrysanthemum morifolium*) 等根圈土壤。

Phytophthora capensis

森林內的河水 (Jung *et al.* 2017a, 2017c)。

Phytophthora chlamydospora

森林內的日本扁柏 (*Chamaecyparis obtusa*) 根圈土 (Jung *et al.* 2017a, 2017c)。

Phytophthora plurivora

森林內的台灣赤楊 (*Alnus formosensis*) 根圈土 (Jung *et al.* 2017a, 2017c)。

Phytophthora attenuata

森林內的米儲樹 (*Castanopsis carlesii*) 根圈土 (Jung *et al.* 2017a, 2017c)。

Phytophthora flexuosa

森林內的早田山毛櫸 (*Fagus hayatae*) 根圈土 (Jung *et al.* 2017a, 2017c)。

Phytophthora formosa

森林內的南洋杉 (*Araucaria cunninghamii*) 根圈土 (Jung *et al.* 2017a, 2017c)。

Phytophthora intricata

森林內的太魯閣櫟 (*Quercus tarokoensis*) 根圈土 (Jung *et al.* 2017a, 2017c)。

結語

疫病為世界上最重要之植物病害之一。由於台灣高溫多濕，適合多種疫病菌之生存與繁殖蔓延，因而病害發生亦十分猖獗。疫病菌之發生生態與其他非卵菌略有差異，而且不同種的疫病菌，其發生的環境條件與寄主範圍亦大不相同，故明確的鑑定疫病菌是病害防治的首要工作。由本文內容可發現，疫病菌不僅常出現在農業生態系中，亦分布於山區人工林或原始林中的土壤與河流，可見疫病菌在陸地上的分布相當廣。近數十年來，有 20 種疫病菌被報導造成嚴重的作物與林木病害，詳可參考網站 Forest Phytophthoras of the World ([https://](https://forestphytophthoras.org/)

forestphytophthoras.org/)，不過台灣未曾有大規模林木受疫病菌危害的紀錄。但在農作物方面，近 20 年來 *P. infestans*、*P. nicotianae*、*P. palmivora*、*P. capsici*、*P. melonis* 及 *P. cinnamomi* 造成的果樹、蔬菜及花卉病害甚為嚴重。在疫病防治方面，應瞭解植物疫病菌種類、病害生態及流行病學，才能有效研擬防治策略，預防重於治療。此外，須具備疫病菌鑑定技術，用以決定應採取那些防禦手段與措施，以達成有效管理病害之目的；同時要明瞭國際病害情勢，阻遏國外有害微生物入侵，以保護國內作物之健康生長，避免造成重大疫情與嚴重之經濟損失。

引用文獻

- Abad, Z. G., T. I. Burgess, A. J. Redford, J. C. Bienapfl, S. Srivastava, R. Mathew, and K. Jennings. 2023. *ID-phy*: An International online resource for molecular and morphological identification of *Phytophthora*. *Plant Dis.* 107:987–998. doi:10.1094/PDIS-02-22-0448-FE
- Alexopoulos, C. J. and C. M. Mims. 1979. *Introductory Mycology*. 3rd ed. Wiley. New York, NY. 632 pp.
- Alexopoulos, C. J., C. W. Mims, and M. Blackwell. 1996. *Introductory Mycology*. 4th ed. Wiley. New York, NY. 868 pp.
- Ann, P. J. 1980. Distribution of *Phytophthora* species in citrus orchards in Taiwan. *Plant Prot. Bull.* 22:435. (abstract in Chinese)
- Ann, P. J. 1984. Species, mating types and pathogenicity of *Phytophthora* distributed in citrus orchards in Taiwan. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 82:631–634. doi:10.1016/S0007-1536(84)80103-5
- Ann, P. J. 1992a. *Phytophthora* diseases of ornamental plants in Araceae in Taiwan. *Plant Pathol. Bull.* 1:79–89. doi:10.6649/PPB.199206_1(2).0005
- Ann, P. J. 1992b. New diseases and records of some important flower plants caused by *Phytophthora parasitica* in Taiwan. *Plant Pathol. Bull.* 1:166–173.
- Ann, P. J. 1993. *Phytophthora* disease of English ivy in Taiwan. *Plant Prot. Bull.* 35:149–155. (in Chinese with English abstract)
- Ann, P. J. 1995. *Phytophthora* diseases of orchids in Taiwan. *Plant Pathol. Bull.* 4:152–162. (in Chinese with English abstract) doi:10.6649/PPB.199512_4(4).0002
- Ann, P. J. 1996. *Phytophthora* diseases of compositae in

- Taiwan. Plant Pathol. Bull. 5:146–153. doi:10.6649/PPB.199609_5(3).0004
- Ann, P. J. 2000a. New diseases and records of flowering potted plants caused by *Phytophthora* species in Taiwan. Plant Pathol. Bull. 9:1–10. doi:10.6649/PPB.200003_9(1).0001
- Ann, P. J. 2000b. *Phytophthora* diseases of some ornamental foliage plants as new records in Taiwan. Plant Pathol. Bull. 9:47–52. doi:10.6649/PPB.200006_9(2).0002
- Ann, P. J., T. J. Chang, and J. N. Tsai. 1998a. Comparison of characteristics of strains of *Phytophthora infestans* isolated before and after 1998 in Taiwan. Plant Pathol. Bull. 7:209. (abstract in Chinese)
- Ann, P. J., T. T. Chang, and L. L. Chern. 1998b. Mating type distribution and pathogenicity of *Phytophthora infestans* in Taiwan. Bot. Bull. Acad. Sin. 39:33–37.
- Ann, P. J., Y. S. Chiu, I. T. Wong, and J. N. Tsai. 2010a. Replacement of A¹ by the A² mating type (or homothallic strain with A² tendency) of *Phytophthora capsici* in Taiwan and comparison of the difference between both mating types. Plant Pathol. Bull. 19:78–79. (abstract in Chinese)
- Ann, P. J., J. H. Huang, J. N. Tsai, and W. H. Ko. 2016a. Morphological, molecular and pathological characterization of *Phytophthora amaranthi* sp. nov. from amaranth in Taiwan. J. Phytopathol. 164:94–101. doi:10.1111/jph.12433
- Ann, P. J., C. W. Kao, and W. H. Ko. 1986. Mating-type distribution of *Phytophthora colocasiae* in Taiwan. Mycopathologia 93:193–194. doi:10.1007/BF00443524
- Ann, P. J., T. C. Huang, and I. T. Wang. 2002. Identification of *Phytophthora* species on *Piper betle* and *P. longum* in Taiwan. Plant Pathol. Bull. 11:179–188. (in Chinese with English abstract) doi:10.6649/PPB.200212_11(4).0003
- Ann, P. J. and W. H. Ko. 1980. *Phytophthora insolita*, a new species from Taiwan. Mycologia 72:1180–1185. doi:10.1080/00275514.1980.12021299
- Ann, P. J. and W. H. Ko. 1985. Variants of *Phytophthora cinnamomi* extend the known limits of the species. Mycologia 77:946–950. doi:10.1080/00275514.1985.12025184
- Ann, P. J. and W. H. Ko. 1988. Hormonal heterothallism in *Phytophthora parasitica*: A novel mode of sexual reproduction? J. Gen. Microbiol. 134:2985–2992. doi:10.1099/00221287-134-11-2985
- Ann, P. J. and W. H. Ko. 1990a. Survey of enzyme activity on solid media in *Phytophthora*. Can. J. Bot. 68:139–143. doi:10.1139/b90-018
- Ann, P. J. and W. H. Ko. 1990b. New *Phytophthora* diseases of flower and ornamental plants in Taiwan. Plant Prot. Bull. 32:341. (abstract in Chinese)
- Ann, P. J. and W. H. Ko. 1994. An asexual variant of *Phytophthora insolita*. Can. J. Microbiol. 40:810–815. doi:10.1139/m94-129
- Ann, P. J., R. Kunimoto, and W. H. Ko. 1990. *Phytophthora* wilt of carnation in Taiwan and Hawaii. Plant Prot. Bull. 32:145–152.
- Ann, P. J., C. P. Lin, and J. N. Tsai. 2017. *Phytophthora* disease of betel palm in Taiwan. J. Plant Med. 59(4):1–4. (in Chinese with English abstract) doi:10.6716/JPM.201712_59(4).0001
- Ann, P. J., C. P. Lin, J. N. Tsai, and H. L. Tsai. 2018a. Newly recorded diseases of ornamental plants caused by *Phytophthora nicotianae* in Taiwan. J. Plant Med. 60(1):23–32. (in Chinese with English abstract) doi:10.6716/JPM.201803_60(1).0003
- Ann, P. J., C. P. Lin, J. N. Tsai, and H. L. Tsai. 2018b. Newly recorded diseases of ornamental plants caused by *Phytophthora palmivora* in Taiwan. J. Plant Med. 60(3&4):21–28. (in Chinese with English abstract) doi:10.6716/JPM.201812_60(3_4).0003
- Ann, P. J. and S. S. Liu. 1993. *Phytophthora* wilt of baby's breath. Plant Pathol. Bull. 2:106–110. (in Chinese with English abstract) doi:10.6649/PPB.199306_2(2).0008
- Ann, P. J., C. T. Lo, and T. F. Hsieh. 1992. *Phytophthora* blight of *Lilium* spp. in Taiwan. Plant Prot. Bull. 34:64–69. (in Chinese with English abstract)
- Ann, P. J. and J. N. Tsai. 2000. *Phytophthora* blight of peace lily in Taiwan. Plant Pathol. Bull. 9:145–150. doi:10.6649/PPB.200012_9(4).0003
- Ann, P. J., J. N. Tsai, C. P. Lin, and H. L. Tsai. 2016b. *Phytophthora parvispora*, the correct name for a *Phytophthora* sp. causing diseases of *Citrus* spp. and begonia in Taiwan. J. Plant Med. 58:115–117 (in Chinese with English abstract) doi:10.6716/JPM.201609_58(3_4).0001
- Ann, P. J., J. N. Tsai, and I. T. Wang. 2004. *Phytophthora cinnamomi* on *Zamia furfuracea* in Taiwan. Plant Pathol. Bull. 13:233–236. (in Chinese with English abstract) doi:10.6649/PPB.200409_13(3).0008
- Ann, P. J., J. N. Tsai, and I. T. Wang. 2013. *Phytophthora* diseases of *Cedrela sinensis* and *Zanthoxylum ailanthoides*. J. Taiwan Agric. Res. 62:57–70. (in Chinese with English abstract) doi:10.6156/JTAR.2013.06201.06
- Ann, P. J., J. N. Tsai, and I. T. Wang. 2014. Mating type distribution of *Phytophthora palmivora* from Papaya in Taiwan. J. Taiwan Agric. Res. 63:267–273. (in Chinese with English abstract) doi:10.6156/

- JTAR/2014.06304.02
- Ann, P. J., J. N. Tsai, I. T. Wang, J. H. Huang, J. P. Lin, H. L. Tsai, S. T. Wang, and C. K. Yang. 2015. Ecology and control of *Phytophthora* disease of Amaranth. *Plant Pathol. Bull.* 24:241–249. (in Chinese with English abstract) doi:10.6649/PPB.201512_24(3_4).0006
- Ann, P. J., J. N. Tsai, I. T. Wang, S. D. Shi, J. W. Hwang, and R. F. Liou. 2003. *Phytophthora* fruit rot of peach in Taiwan. *Plant Pathol. Bull.* 12:181–190. (in Chinese with English abstract) doi:10.6649/PPB.200309_12(3).0006
- Ann, P. J., J. N. Tsai, I. T. Wang, H. L. Tsai, H. S. Chen, J. P. Lin, and J. H. Huang. 2016c. Survey of *Phytophthora* diseases of cucurbit, pathogen identification and pathogenicity study in Taiwan. *J. Plant Med.* 58:49–58. (in Chinese with English abstract) doi:10.6716/JPM.201606_58(2).0001
- Ann, P. J., J. N. Tsai, T. C. Wang, C. H. Chen, M. J. Lin, and W. H. Ko. 2010b. Reevaluation of the report of the A2 mating type of *Phytophthora infestans* on tomato in Taiwan. *Bot. Stud.* 51:203–207.
- Ann, P. J., J. N. Tsai, and H. R. Yang. 2012a. First report of leaf and stem downy blight of longan seedlings caused by *Peronophythora litchii* in Taiwan. *Plant Dis.* 96:1224. doi:10.1094/PDIS-01-12-0009-PDN
- Ann, P. J., I. T. Wang, F. H. Chang, J. N. Tsai, and H. D. Shih. 2006. *Phytophthora* diseases of avocado in Taiwan. *J. Taiwan Agric. Res.* 55:13–24. (in Chinese with English abstract) doi:10.6156/JTAR/2006.05501.02
- Ann, P. J., I. T. Wong, and H. S. Chen. 2010c. Survey of cucurbit *Phytophthora* diseases, pathogen identification and pathogenicity test. *Plant Pathol. Bull.* 19:294. (abstract in Chinese)
- Ann, P. J., I. T. Wong, Y. H. Chiu, and J. N. Tsai. 2010d. New records of *Phytophthora* diseases on flower and ornamental crops in Taiwan from 2006 to 2010. *Plant Pathol. Bull.* 19:77–78. (abstract in Chinese)
- Ann, P. J., I. T. Wong, Z. H. Hsu, J. N. Tsai, and C. P. Lin. 2012b. Current status of *Phytophthora* species causing fruit rot and basal stem rot of strawberry in Taiwan. *Plant Pathol. Bull.* 21:149–150. (abstract in Chinese)
- Ann, P. J., I. T. Wong, J. S. Huang, J. N. Tsai, and S. T. Wong. 2008a. Amaranthus *Phytophthora* in Taiwan. *Plant Pathol. Bull.* 17:69–70. (abstract in Chinese) doi:10.6649/PPB.200803_17(1).0008
- Ann, P. J., I. T. Wong, and J. N. Tsai. 2005. New records of *Phytophthora* diseases in Taiwan from 2001 to 2005. *Plant Pathol. Bull.* 14:281. (abstract in Chinese)
- Ann, P. J., I. T. Wong, and J. N. Tsai. 2008b. Appearance of A² mating type of *Phytophthora capsici* in Taiwan. *Plant Pathol. Bull.* 17:69. (abstract in Chinese) doi:10.6649/PPB.200803_17(1).0008
- Ann, P. J., I. T. Wong, and J. N. Tsai. 2008c. *Phytophthora* diseases of medicinal herbs in Taiwan. *Plant Pathol. Bull.* 17:78–79. (abstract in Chinese) doi:10.6649/PPB.200803_17(1).0008
- Ann, P. J., I. T. Wong, and J. N. Tsai. 2010e. New records of *Phytophthora* diseases of aromatic crops in Taiwan. *Plant Pathol. Bull.* 19:53–68.
- Ann, P. J., I. T. Wong, and J. N. Tsai. 2012c. New records of *Phytophthora* diseases of Chinese medicinal herbs in Taiwan. *Plant Pathol. Bull.* 21:65–77.
- Anonymous. 1965. Pineapple root rot. *Agric. Rev.* 4:241.
- Anonymous. 1984. Vegetable diseases. p.121–122. in: Annual Report of Taiwan Agricultural Research Institute 1983. Taiwan Agric. Res. Inst. Taichung, Taiwan. 187 pp. (in Chinese)
- Bartnicki-Garcia, S. 1968. Cell wall chemistry, morphogenesis, and taxonomy of fungi. *Annu. Rev. Microbiol.* 22:87–108. doi:10.1146/annurev.mi.22.100168.000511
- Beakes, G. W. and M. Thines. 2017. Hyphochytriomycota and oomycota. p.435–505. in: Handbook of the Protists. (Archibald, J. M., A. G. B. Simpson, and C. H. Slamovits, eds.) Springer. Cham, Switzerland. 1657 pp. doi:10.1007/978-3-319-28149-0_26
- Blair, J. E., M. D. Coffey, S. Y. Park, D. M. Geiser, and S. Kang. 2008. A multi-locus phylogeny for *Phytophthora* utilizing markers derived from complete genome sequences. *Fungal. Genet. Biol.* 45:266–277. doi:10.1016/j.fgb.2007.10.010
- Bourret, T. B., R. A. Choudhury, H. K. Mehl, C. L. Blomquist, N. McRoberts, and D. M. Rizzo. 2018. Multiple origins of downy mildews and mito-nuclear discordance within the paraphyletic genus *Phytophthora*. *PLoS ONE* 13:e0192502. doi:10.1371/journal.pone.0192502
- Brasier, C., B. Scanu, D. Cooke, and T. Jung. 2022. *Phytophthora*: An ancient, historic, biologically and structurally cohesive and evolutionarily successful generic concept in need of preservation. *IMA Fungus* 13:12. doi:10.1186/s43008-022-00097-z
- Brasier, C. M., A. M. Vettraino, T. T. Chang, and A. Vannini. 2010. *Phytophthora lateralis* discovered in an old growth *Chamaecyparis* forest in Taiwan. *Plant Pathol.* 59:595–603. doi:10.1111/j.1365-3059.2010.02278.x
- Cavalier-Smith, T. 1981. Eukaryote kingdoms: Seven or nine? *Biosystems* 14:461–481. doi:10.1016/0303-2647(81)90050-2

- Chang, H. S. 1983. Crop diseases incited by *Phytophthora* fungi in Taiwan. *Plant Prot. Bull.* 25:231–237. (in Chinese with English abstract)
- Chang, H. S. 1988. *Phytophthora* species associated with strawberry fruit rot in Taiwan. *Bot. Bull. Acad. Sin.* 29:61–67.
- Chang, H. S. and H. J. Hsieh. 1977. Studies on *Phytophthora* species in Taiwan. p.171–184. *in: Symposium on Soil-borne Crop Diseases.* National Science Council. Taipei, Taiwan. (in Chinese)
- Chang, H. S. and I. M. Shu. 1981. Betel decline in Taiwan. *Bot. Bull. Acad. Sin.* 22:1–7.
- Chang, T. T. 1993. Decline of two *Cinnamomum* species associated with *Phytophthora cinnamomi* in Taiwan. *Plant Pathol. Bull.* 2:1–6.
- Chang, T. T., M. L. Wu, and C. H. Fu. 2000. Decline of *Calocedrus formosana* associated with two species of *Phytophthora* in Taiwan. *Taiwan J. For. Sci.* 15:457–464.
- Chen, C. C. 1961. A species of *Peronophythora* gen. nov. parasitic on litchi fruit in Taiwan. *Special Publ. Coll. Agric., Natl. Taiwan Univ.* 10:1–37.
- Chen, C. W., C. Y. Lin, and Z. C. Hsu. 1997. Occurrence of periwinkle diseases in Taiwan. *Bull. Taichung Dist. Agric. Res. Ext. Sta.* 54:47–57. (in Chinese with English abstract)
- Chen, D. W. 1966. The occurrence, epidemic factors, *Phytophthora* strains and fungicide tests of pineapple heart rot in Taiwan. *Plant Prot. Bull.* 8:203–250. (in Chinese with English abstract)
- Chen, J. S. 1978. Studies on *Phytophthora* black rot of *Phalaenopsis* in Taiwan. Master Thesis. Department of Plant Pathology, National Chung Hsing University. Taichung, Taiwan. 71 pp. (in Chinese with English abstract)
- Chen, J. S. and S. P. Y. Hsieh. 1978. *Phytophthora* black rot of *Phalaenopsis* in Taiwan. *Plant Prot. Bull.* 20:161–170.
- Chen, Q., M. Bakhshi, Y. Balci, K. D. Broders, R. Cheewangkoon, S. F. Chen, X. L. Fan, D. Gramaje, F. Halleen, M. Horta Jung, N. Jiang, T. Jung, T. Májek, S. Marincowitz, I. Milenković, L. Mostert, C. Nakashima, I. Nurul Faziha, M. Pan, M. Raza, B. Scanu, C. F. J. Spies, L. Suhaizan, H. Suzuki, C. M. Tian, M. Tomšovský, J. R. Úrbez-Torres, W. Wang, B. D. Wingfield, M. J. Wingfield, Q. Yang, X. Yang, R. Zare, P. Zhao, J. Z. Groenewald, L. Cai, and P. W. Crous. 2022. Genera of phytopathogenic fungi: GOPHY 4. *Stud. Mycol.* 101:417–564. doi:10.3114/sim.2022.101.06
- Chern, L. L., P. J. Ann, J. F. Su, C. W. Yang, H. C. Tsay, J. N. Tsai, and T. F. Hsieh. 2014. Screening of chemicals for control of seedling blight of Malabar chestnut in Taiwan. *J. Taiwan Agric. Res.* 63:274–281. (in Chinese with English abstract)
- Chern, L. L., P. J. Ann, and I. T. Wang. 2011. Cymbidium black rot caused by an aberrant strain of *Phytophthora multivesiculata* in Taiwan. *Plant Pathol. Bull.* 20:1–10.
- Chern, L. L., P. J. Ann, and H. R. Young. 1998. Root and Foot rot of loquat in Taiwan caused by *Phytophthora*. *Plant Dis.* 82:651–656. doi:10.1094/PDIS.1998.82.6.651
- Chi, P. K., X. P. Pang, and R. Liu. 1982. Studies on *Phytophthora* disease of litchi. 1. Identification of causal agent. p.72–73. *in: Proc. Annual Meeting Chinese Phytopathol. Soc.* 1981.
- Cooke, D. E. L., A. Drenth, J. M. Duncan, G. Wagels, and C. M. Brasier. 2000. A molecular phylogeny of *Phytophthora* and related oomycetes. *Fungal Genet. Biol.* 30:17–32. doi:10.1006/fgbi.2000.1202
- Coomber, A., A. Saville, I. Carbone, and J. B. Ristaino. 2023. An open-access T-BAS phylogeny for emerging *Phytophthora* species. *PLoS ONE* 18:e0283540. doi:10.1371/journal.pone.0283540
- Dick, M. W. 2001. *Straminipilous Fungi.* Kluwer Academic. Dordrecht, The Netherlands. 670 pp. doi:10.1007/978-94-015-9733-3
- Feng, C. T., W. C. Ho, and Y. C. Chao. 2006. Basal petiole rot and plant kill of *Zamioculcas zamiifolia* caused by *Phytophthora nicotianae*. *Plant Dis.* 90:1107. doi:10.1094/PD-90-1107B
- Fitzpatrick, H. M. 1930. *The Lower Fungi: Phycomycetes.* McGraw-Hill. New York, NY. 331 pp.
- Flier, W. G., N. J. Grünwald, L. P. N. M. Kroon, A. K. Sturbaum, T. B. M. van den Bosch, E. Garay-Serrano, H. Lozoya-Saldaña, W. E. Fry, and L. J. Turkensteen. 2003. The population structure of *Phytophthora infestans* from the Toluca Valley of central Mexico suggests genetic differentiation between populations from cultivated potato and wild *Solanum* spp. *Phytopathology* 93:382–390. doi:10.1094/PHTO.2003.93.4.382
- Förster, H., M. O. Coffey, H. Elwood, and M. L. Sogin. 1990. Sequence analysis of the small subunit ribosomal RNAs of three zoospore fungi and implications for fungal evolution. *Mycologia* 82:306–312. doi:10.1080/00275514.1990.12025885
- Göker, M., H. Voglmayr, A. Riethmüller, and F. Oberwinkler. 2007. How do obligate parasites evolve? A multi-gene phylogenetic analysis of downy mildews. *Fungal Genet. Biol.* 44:105–122. doi:10.1016/j.fgb.2006.07.005
- Goss, E. M., M. Larsen, A. Vercauteren, S. Werres, K.

- Huengens, and N. J. Grünwald. 2011. *Phytophthora ramorum* in Canada: Evidence for migration within North America and from Europe. *Phytopathology* 101:166–171. doi:10.1094/PHYTO-05-10-0133
- Gunderson, J. H., H. Elwood, A. Ingold, K. Kindle, and M. L. Sogin. 1987. Phylogenetic relationships between Chlorophytes, Chrysophytes, and Oomycetes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 84:5823–5827. doi:10.1073/pnas.84.16.5823
- Hartman, G. L. and Y. H. Huang. 1995. Characteristics of *Phytophthora infestans* isolates and development of late blight on tomato in Taiwan. *Plant Dis.* 79:849–852.
- Ho, H. H. 1990. Taiwan *Phytophthora*. *Bot. Bull. Acad. Sin.* 31:89–106.
- Ho, H. H. 1992. Keys to the species of *Phytophthora* in Taiwan. *Plant. Patholol. Bull.* 1:104–109. doi:10.6649/PPB.199206_1(2).0008
- Ho, H. H., P. J. Ann, and H. S. Chang. 1995. The Genus *Phytophthora* in Taiwan. *Ins. Bot., Acad. Sin. Mo. Ser.* 15. Taipei, Taiwan. 86 pp.
- Ho, H. H., M. E. Gallegly, and C. X. Hong. 2007. Re-description of *Phytophthora melonis*. *Mycotaxon* 102:339–345.
- Ho, H. H. and S. C. Jong. 1989. *Phytophthora nicotianae* (*P. parasitica*). *Mycotaxon* 35:243–276.
- Ho, H. H., J. Y. Lu, and L. Y. Gong. 1984. Observations on asexual reproduction by *Peronophythora litchii*. *Mycologia* 76:745–747. doi:10.1080/00275514.1984.12023906
- Ho, H. H., F. C. Zheng, and H. C. Zeng. 2004. *Phytophthora cyperi* on *Digitaria ciliaris* in Hainan Province of China. *Mycotaxon* 90:431–435.
- Hsieh, H. J. 1982. Survey of diseases of woody plant in Taiwan (5)- Some diseases of introduced plants. *Bull. Taiwan For. Res. Inst.* 377:1–11. (in Chinese with English abstract)
- Hsieh, H. J. 1983. Study on *Paulownia* diseases found in Taiwan. *Bull. Taiwan For. Res. Inst.* 388:1–24. (in Chinese with English abstract)
- Hsieh, H. J. 1986. Survey of diseases of woody plant in Taiwan (12). *Q. J. Chin. For.* 19:87–98. (in Chinese with English abstract)
- Hsieh, H. J. 1987. Survey of diseases of woody plant in Taiwan (13). *Q. J. Chin. For.* 20:65–75. (in Chinese with English abstract)
- Hsieh, T. F., P. J., Ann, and E. T. Wang. 2001. Bud blight of imported lily bulbs caused by *Phytophthora cinnamomi*. *Plant Pathol. Bull.* 10:115–122. (in Chinese with English abstract) doi:10.6649/PPB.200109_10(3).0003
- Huang, H., C. P. Wang, and D. Y. Xu. 1983. On *Peronophythora litchii*. *Acta Mycol. Sin.* 2:201–206.
- Huang, J. H., P. J. Ann, Y. H. Chiu, and J. N. Tsai. 2012. First report of *Phytophthora cambivora* causing leaf and stem blight and root rot on Taiwan cherry (*Prunus campanulata*) in Taiwan. *Plant Dis.* 96:1065. doi:10.1094/PDIS-01-12-0025-PDN
- Huang, J. H., P. J. Ann, J. N. Tsai, H. L. Tsai, and J. P. Lin. 2019. Comparison of morphologic and physiologic characteristics and phylogenetic analysis of ITS sequences of *Phytophthora melonis*, *P. drechsleri* and *P. cryptogea* in Taiwan. *J. Plant Med.* 61:49–57. (in Chinese with English abstract) doi:10.6716/JPM.201903_61(1).0005
- Huang, J. H. and H. C. Lin. 2017. A study on the cause of significant reduction in production of passion fruit in Puli in the autumn of 2016. *Plant Med.* 59(1&2):57. (abstract in Chinese)
- Huang, T. C., L. H. Leu, and H. L. Lee. 1991. *Phytophthora* fruit rot of *Annona squamosa* L. caused by *Phytophthora citrophthora* and *P. nicotianae*. *Plant Prot. Bull.* 33:103–112. (in Chinese with English abstract)
- Huang, T. H. 1975. Studies on systemic of some *Phytophthora* isolates in Taiwan and on behavior and survival of *P. palmivora* Butler. Master Thesis. Department of Plant Pathology, National Chung Hsing University. Taichung, Taiwan. 51 pp. (in Chinese with English abstract)
- Huang, T. H. and D. W. Chen. 1974. Survival and behaviour of *Phytophthora* species. *Plant Prot. Bull.* 16:171. (abstract in Chinese)
- Huang, T. H., D. W. Chen, and L. S. Leu. 1976. *Phytophthora* fruit and root rot of papaya in Taiwan. *Plant Prot. Bull.* 18:293–308. (in Chinese with English abstract)
- Ito, S. 1936. *Mycological Flora of Japan Vol. 1: Phycomycetes*. Yokendo. Tokyo, Japan. 340 pp.
- Ito, S. and Y. Tokunaga. 1935. *Notae mycologicae Asiae orientalis I*. *Trans. Sapporo. Nat. Hist. Soc.* 14:1–33.
- Jung, T. and T. I. Burgess. 2009. Re-evaluation of *Phytophthora citricola* isolates from multiple woody hosts in Europe and North America reveals a new species, *Phytophthora plurivora* sp. nov. *Persoonia* 22:95–110. doi:10.3767/003158509X442612
- Jung, T., T. T. Chang, J. Bakonyi, D. Seress, A. Pérez-Sierra, X. Yang., C. Hong., B. Scanu., C. H. Fu, K. L. Hsueh, C. Maia, P. Abad-Campos, M. Léon, and M. H. Jung. 2017a. Diversity of *Phytophthora* species in natural ecosystems of Taiwan and association with disease symptoms. *Plant Pathol.* 66:194–211. doi:10.1111/ppa.12564

- Jung, T., M. H. Jung, S. O. Cacciola, T. Cech, J. Bakonyi, D. Seress, S. Mosca, L. Schena, S. Seddaiu, A. Pane, G. M. di San Lio, C. Maia, A. Cravador, A. Franceschini, and B. Scanu. 2017b. Multiple new cryptic pathogenic *Phytophthora* species from Fagaceae forests in Austria, Italy and Portugal. *IMA Fungus* 8:219–244. doi:10.5598/imafungus.2017.08.02.02
- Jung, T., M. H. Jung, B. Scanu, D. Seress, G. M. Kovács, C. Maia, A. Pérez-Sierra, T. T. Chang, A. Chandelier, K. Heungens, K. Van Poucke, P. Abad-Campos, M. Léon, S. O. Cacciola, and J. Bakonyi. 2017c. Six new *Phytophthora* species from ITS Clade 7a including two sexually functional heterothallic hybrid species detected in natural ecosystems in Taiwan. *Persoonia* 38:100–135. doi:10.3767/003158517X693615
- Jyan, M. H., P. J. Ann, and R. F. Liou. 2002. Genotype analysis of *Phytophthora infestans* revealed appearance of the US-11 lineage in Taiwan. *Plant Pathol. Bull.* 11:234–235.
- Jyan, M. H., R. F. Liou, P. J. Ann, J. N. Tsai, S. D. Hsih, and T. T. Chang. 2004. Recent occurrence of *Phytophthora infestans* US-11 as the cause of severe late blight on potato and tomato in Taiwan. *Can. J. Plant. Pathol.* 26:188–192. doi:10.1080/07060660409507130
- Kao, C. W. 1978. Root rot of *Gerbera jamesonii* caused by *Phytophthora cryptogea*. *Plant Prot. Bull.* 20:s11. (abstract in Chinese)
- Kao, C. W. and L. S. Leu. 1977. Three unreported species of *Phytophthora* in Taiwan. *Plant Prot. Bull.* 19:302–303. (abstract in Chinese)
- Kao, C. W. and L. S. Leu. 1979. Strawberry fruit rot caused by *Phytophthora cactorum* and *P. citrophthora*. *Plant Prot. Bull.* 21:239–243.
- Kao, C. W. and L. S. Leu. 1982. *Phytophthora* stem rot of cowpea caused by *Phytophthora vignae* Purss. *Plant Prot. Bull.* 24:189–191.
- Kao, C. W., H. Masago, and L. S. Leu. 1982. Identification of *Phytophthora* species by disc electrophoresis. *Pant Prot. Bull.* 24:193–200.
- Kawakami, T. and R. Suzuki. 1908. List of fungi on cultivated plants of Formosa, Part I. *Bull. Agric. Exp. Sta. Gov. Formosa* 1:1–64. (in Japanese)
- Knapova, G. and U. Gisi. 2002. Phenotypic and genotypic structure of *Phytophthora infestans* populations on potato and tomato in France and Switzerland. *Plant Pathol.* 51:641–653. doi:10.1046/j.1365-3059.2002.00750.x
- Ko, W. H. and P. J. Ann. 1985. *Phytophthora humicola*, a new species from soil of a citrus orchard in Taiwan. *Mycologia* 77:631–636. doi:10.1080/00275514.1985.12025148
- Ko, W. H. and H. S. Chang. 1979. *Phytophthora katusurae*, a new name for *P. castaneae*. *Mycologia* 71:840–844. doi:10.1080/00275514.1979.12021080
- Ko, W. H., H. S. Chang, and H. J. Su. 1978a. Isolates of *Phytophthora cinnamomi* from Taiwan as evidence for an Asian origin of the species. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 71:496–499.
- Ko, W. H., H. S. Chang, H. J. Su, C. C. Chen, and L. S. Leu. 1978b. Peronophythoraaceae, a new family of Peronosporales. *Mycologia* 70:380–384. doi:10.1080/00275514.1978.12020238
- Kröber, H. and Marwitz, R. 1993. *Phytophthora tentaculata* sp. nov. and *Phytophthora cinnamomi* var. *parvispora* var. nov., two new fungi from ornamental plants in Germany. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz* 100:250–258.
- Kroon, L. P. N. M., F. T. Bakker, G. B. M. Van den Bosch, P. J. M. Bonants, and W. G. Flier. 2004. Phylogenetic analysis of *Phytophthora* species based on mitochondrial and nuclear DNA sequences. *Fungal Genet. Biol.* 41:766–782. doi:10.1016/j.fgb.2004.03.007
- Kroon, L. P. N. M., H. Brouwer, A. W. A. M. de Cock, and F. Govers. 2012. The genus *Phytophthora* anno 2012. *Phytopathology* 102:348–364. doi:10.1094/PHYTO-01-11-0025
- Leipe, D. D., S. M. Tong, C. L. Goggin, S. B. Slemenda, N. J. Pieniazek, and M. L. Sogin. 1996. 16S-like rDNA sequences from *Developayella elegans*, *Labryinthuloides haliotidis*, and *Proteromonas laceratae* confirm that the stramenopiles are a primarily heterotrophic group. *Eur. J. Protistol.* 32:449–458. doi:10.1016/S0932-4739(96)80004-6
- Leu, L. S. and C. C. Lee. 1976. *Phytophthora* blight of *Passiflora edulis* Sims. *Plant Prot. Bull.* 18:286–292. (in Chinese with English abstract)
- Leu, L. S. and C. W. Kao. 1981. Pepper blight induced by *Phytophthora capsici*. *Plant Prot. Bull.* 23:59–66. (in Chinese with English abstract)
- Lin, C. C. 1984. *Phytophthora* fruit rot of Indian jujube (*Zizyphus mauritiana* L.). *Plant Prot. Bull.* 26:427–429.
- Lin, C. C., H. S. Chien, and H. S. Chang. 1983. Preliminary study of *Phytophthora* disease of wax apple. *Plant Prot. Bull.* 25:302. (abstract in Chinese)
- Lin, C. C., D. N. Wang, and H. S. Chang. 1984. Fruit rot of wax apple caused by *Phytophthora palmivora*. *Plant Dis.* 68:351. doi:10.1094/PD-68-351b
- Lin, C. P., J. N. Tsai, and P. J. Ann. 2019. First report of fig decline caused by *Phytophthora niederhauserii* in Taiwan. *Plant Dis.* 103:1046. doi:10.1094/PDIS-07-18-1141-PDN
- Lin, Y. S. and H. R. Chang. 1982. Study on the pathogen

- of root rot and collar rot of passion fruit. *Plant Prot. Bull.* 24:275–276. (abstract in Chinese)
- Liou, R. F., J. T. Lee, and P. J. Ann. 1999. First report of *Phytophthora* blight of white arum lily caused by *Phytophthora meadii*. *Plant Pathol. Bull.* 8:37–40.
- Lo, W. F. and C. H. Kuo. 2012. *Phytophthora* blight of *Spiranthes sinensis* caused by *Phytophthora nicotianae* and its disease control. *Plant. Prot. Bull.* 54:126. (abstract in Chinese)
- Man in't Veld, W. A. 2001. First report of natural hybrids of *Phytophthora nicotianae* and *P. cactorum* on loquat in Taiwan. *Plant Dis.* 85:98. doi:10.1094/PDIS.2001.85.1.98B
- Martin, F. N., Z. G. Abad, Y. Balci, and K. Ivors. 2012. Identification and detection of *Phytophthora*: Reviewing our progress, identifying our needs. *Plant Dis.* 96:1080–1103. doi:10.1094/PDIS-12-11-1036-FE
- Martin, F. N., J. E. Blair, and M. D. Coffey. 2014. A combined mitochondrial and nuclear multilocus phylogeny of the genus *Phytophthora*. *Fungal Genet. Biol.* 66:19–32. doi:10.1016/j.fgb.2014.02.006
- Massago, H., M. Yoshikawa, M. Fukada, and N. Nakanishi. 1977. Selective inhibition of *Pythium* spp. on a medium for direct isolation of *Phytophthora* spp. from soils and plants. *Phytopathology* 67:425–428.
- Mostowfzadeh-Ghulamfarsa, R., F. Panabieres, Z. Banihashemi, and D. E. L. Cooke. 2010. Phylogenetic relationship of *Phytophthora cryptogea* Pethybr. & Laff and *P. drechsleri* Tucker. *Fungal Biol.* 114:325–339. doi:10.1016/j.funbio.2010.02.001
- Ogawa, M. 1940. Studies on castor bean disease in Taiwan. *Bull. Agric. Exp. Sta. Gov. Formosa* 172:1–18.
- Pennycook, S. R. 2012. *Phytophthora castaneae*, the correct name for *P. katsurae* nom. nov. superfl. *Mycotaxon* 121:327–331. doi:10.5248/121.327
- Purvis, A. I., N. D. Pipe, J. P. Day, R. C. Shattock, D. S. Shaw, and S. J. Assinder. 2001. AFLP and RFLP (RG57) fingerprints can give conflicting evidence about the relatedness of isolates of *Phytophthora infestans*. *Mycol. Res.* 105:1321–1330. doi:10.1017/S0953756201005135
- Rahman, M. Z., S. Uematsu, E. Kimishima, T. Kanto, M. Kusunoki, K. Motohashi, Y. Ishiguro, H. Suga, and K. Kageyama. 2015. Two plant pathogenic species of *Phytophthora* associated with stem blight of Easter lily and crown rot of lettuce in Japan. *Mycoscience* 56:419–433. doi:10.1016/j.myc.2014.12.006
- Riethmuller, A., H. Voglmayr, M. Göker, M. Weiß, and F. Oberwinkler. 2002. Phylogenetic relationships of the downy mildews (Peronosporales) and related groups based on nuclear large subunit ribosomal DNA sequences. *Mycologia* 94:834–849. doi:10.1080/15572536.2003.11833177
- Safiaiefarahani, B., R. Mostowfzadeh-Ghulamfarsa, G. E. St. J. Hardy, and T. I. Burgess. 2016. Species from within the *Phytophthora cryptogea* complex and related species, *P. erythroseptica* and *P. sansomeana*, readily hybridize. *Fungal Biol.* 120:975–987. doi:10.1016/j.funbio.2016.05.002
- Sawada, K. 1911. *Phytophthora* disease of taro. *Spec. Bull. Agr. Exp. Sta. Gov. Formosa* 2:75–84. (in Japanese)
- Sawada, K. 1914. Materials of the Formosan Fungi (4). *Trans. Nat. Hist. Soc. Formosa* 19:210–217. (in Japanese)
- Sawada, K. 1915. Materials of the Formosan Fungi (5). *Trans. Nat. Hist. Soc. Formosa* 20:14–19. (in Japanese)
- Sawada, K. 1916. Materials of the Formosan Fungi (10). *Trans. Nat. Hist. Soc. Formosa* 26:174–180. (in Japanese)
- Sawada, K. 1919a. Descriptive Catalogue of the Formosan Fungi. Part I. *Spec. Bull. Agric. Exp. Sta. Gov. Formosa* 19:1–695. (in Japanese)
- Sawada, K. 1919b. *Phytophthora* disease of Cyperaceae. *Bull. Agric. Exp. Sta. Gov. Formosa*. No. 131. (in Japanese)
- Sawada, K. 1927. Descriptive Catalogue of the Formosan Fungi. Part III. *Rept. Dept. Agric. Gov. Res. Inst. Formosa* 27:1–62. (in Japanese)
- Sawada, K. 1931. Descriptive Catalogue of the Formosan Fungi. Part IV. *Rept. Dept. Agric. Gov. Res. Inst. Formosa* 51:1–131. (in Japanese)
- Sawada, K. 1936. Study on *Phytophthora* disease of *Cinchona* in Taiwan. *Formosan Agric. Rev.* 32:1–21. (in Japanese)
- Sawada, K. 1941. Materials of the Formosan Fungi (41). *Trans. Nat. Hist. Soc. Formosa* 31:261–267. (in Japanese)
- Sawada, K. 1942a. Descriptive Catalogue of the Formosan Fungi VII. *Bull. Agric. Exp. Sta. Gov. Formosa* 83:101–110. (in Japanese).
- Sawada, K. 1942b. *Phytophthora* species on the leaves of *Ricinus communis*. *Formosan Agric. Rev.* 38:253–271. (in Japanese)
- Sawada, K. 1943. Descriptive Catalogue of the Formosan Fungi VIII. *Bull. Agric. Exp. Sta. Gov. Formosa* 85:1–131. (in Japanese)
- Scanu, B., G. C. Hunter, B. T. Linaldeddu, A. Franceschini, L. Maddau, T. Jung, and S. Denman. 2014. A taxonomic re-evaluation reveals that *Phytophthora cinnamomi* and *P. cinnamomi* var. *parvispora* are

- separate species. *For. Pathol.* 44:1–20. doi:10.1111/efp.12064
- Shen, Y. M., C. H. Chao, and H. L. Liu. 2011. First report of *Phytophthora drechsleri* associated with stem and foliar blight of *Gynura bicolor* in Taiwan. *Plant Dis.* 95:874. doi:10.1094/PDIS-12-10-0931
- Sparrow, F. K. 1960. *Aquatic Phycomycetes*. 2nd ed. The University of Michigan Press. Ann Arbor, Michigan. 1187 pp.
- Stamp, D. J., G. M. Waterhouse, F. J. Newhook, and G. S. Hall. 1990. Revised tabular key to the species of *Phytophthora*. *Mycol. Pap.* 162:1–28.
- Sun, J., Z. Gao, X. Zhang, X. Zou, L. Cao, and J. Wang. 2017. Transcriptome analysis of *Phytophthora litchii* reveals pathogenicity arsenals and confirms taxonomic status. *PLoS ONE* 12:e0178245. doi:10.1371/journal.pone.0178245
- Thines, M. 2014. Phylogeny and evolution of plant pathogenic oomycetes- A global overview. *Eur. J. Plant Pathol.* 138:431–447. doi:10.1007/s10658-013-0366-5
- Thines, M., M. Göker, S. Telle, M. Ryley, K. Mathur, Y. D. Narayana, O. Spring, and R. P. Thakur. 2008. Phylogenetic relationships of gramminicolous downy mildews based on *cox2* sequence data. *Mycol. Res.* 112:345–351. doi:10.1016/j.mycres.2007.10.010
- Thines, M., H. Voglmayr, and M. Göker. 2009. Taxonomy and phylogeny of the downy mildews (Peronosporaceae). p.47–75. *in: Oomycete Genetics and Genomics: Diversity, Interactions, and Research Tools.* (Lamour, K, and S. Kamoun, eds.) Wiley. Hoboken, NJ. 574 pp.
- Tsai, J. N., P. J. Ann, C. P. Lin, and H. L. Tsai. 2020a. Studies on characters and ecology of litchi downy blight in Taiwan. *J. Plant Med.* 62(3):11–17. (in Chinese with English abstract) doi:10.6716/JPM.202009_62(3).0002
- Tsai, J. N., P. J. Ann, I. T. Wong, and H. C. Huang. 2016. First report of *Phytophthora cinnamomi* causing basal stem blight and root rot of *Hypericum formosum* in Taiwan. *Plant Dis.* 100:1795. doi:10.1094/PDIS-02-16-0217-PDN
- Tsai, J. N., R. F. Liou, P. J. Ann, J. P. Lin, and H. L. Tsai. 2019. Current status of potato and tomato late blight in Taiwan. *J. Plant Med.* 61(4):1–9. (in Chinese with English abstract) doi:10.6716/JPM.201912_61(4).0001
- Tsai, J. N., H. L. Tsai, C. P. Lin, and P. J. Ann. 2020b. First report of *Phytophthora parvispora* on strawberry in Taiwan. *J. Plant Med.* 62(4):68. (abstract in Chinese) doi:10.6716/JPM.202012_62(4).0006
- Tsay, H. C. 2002. Root rot of lavender caused by *Phytophthora parasitica* in Taiwan. *Plant Pathol. Bull.* 11:229–232. (in Chinese with English abstract) doi:10.6649/PPB.200212_11(4).0009
- Tzean, S. S. (ed.). 2019. *List of Plant Diseases in Taiwan*. 5th ed. Taiwan Phytopathol. Soc. Taichung, Taiwan. 329 pp. (in Chinese)
- Van de Peer, Y. and R. De Wachter. 1997. Evolutionary relationships among the eukaryotic crown taxa taking into account site-to-site rate variation in 18S rRNA. *J. Mol. Evol.* 45:619–630. doi:10.1007/PL00006266
- Van der Lee, T., I. De Witte, A. Drenth, C. Alfonso, and F. Govers. 1997. AFLP linkage map of the oomycete *Phytophthora infestans*. *Fungal Genet. Biol.* 21:278–291. doi:10.1006/fgbi.1997.0981
- Van der Plaats-Niterink, A. J. 1981. *Monograph of the Genus Pythium*. *Studies in Mycology*, No. 21. 242 pp. Centraalbureau Voor Schimmelcultures. Baarn, The Netherlands.
- Vaziri-Tehrani, B. and M. W. Dick. 1980. Amino acid composition of oomycete cell walls. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 74:225–230. doi:10.1016/S0007-1536(80)80150-1
- Voglmayr, H. 2003. Phylogenetic relationships of *Peronospora* and related genera based on nuclear ribosomal ITS sequences. *Mycol. Res.* 107:1132–1142. doi:10.1017/S0953756203008438
- Wang, M. C. and S. Bartnicki-Garcia. 1974. Mycolaminarans: Storage (1→3)-β-D-glucans from the cytoplasm of the fungus *Phytophthora palmivora*. *Carbohydr. Res.* 37:331–338. doi:10.1016/S0008-6215(00)82922-5
- Waterhouse, G. M. 1963. Key to the species of *Phytophthora* de Bary. *Mycol. Pap.* 92:1–22.
- Waterhouse, G. M. 1970. The genus *Phytophthora* de Bary. Diagnoses (or descriptions) and figures from the original papers. *Mycol. Pap.* 122:59.
- Webber, J. F., A. M. Vettraino, T. T. Chang, S. E. Bellgard, C. M. Brasier, and A. Vannini. 2012. Isolation of *Phytophthora lateralis* from *Chamaecyparis* foliage in Taiwan. *For. Pathol.* 42:136–143. doi:10.1111/j.1439-0329.2011.00729.x
- Wen, Z. S. 1973. Studies on the formation factors, morphogenesis of macrosporangia and microsporangia of *Phytophthora parasitica* Dast. Master Thesis. Department of Plant Pathology, National Chung Hsing University. Taichung, Taiwan. 106 pp. (in Chinese with English abstract)
- Win-Tin and M. W. Dick. 1975. Cytology of the oomycetes: Evidence for meiosis and multiple chromo-

- some associations in Saprolegniaceae and Pythiaceae, with an introduction to the cytotaxonomy of *Achlya* and *Pythium*. Arch. Microbiol. 105:283–293. doi:10.1007/BF00447148
- Yang, X., B. M. Tyler, and C. Hong. 2017. An expanded phylogeny for the genus *Phytophthora*. IMA Fungus 8:355–384. doi:10.5598/imafungus.2017.08.02.09
- Ye, W., Y. Wang, D. Shen, D. Li, T. Pu, Z. Jiang, Z. Zhang, X. Zheng, B. M. Tyler, and Y. Wang. 2016. Sequencing of the litchi downy blight pathogen reveals it is a *Phytophthora* species with downy mildew-like characteristics. Mol. Plant Microbe Interact. 29:573–583. doi:10.1094/MPMI-03-16-0056-R
- Yeh, J. T., S. P. Y. Hsieh, and P. J. Ann. 1998. Physiological and morphological characteristics of *Phytophthora palmivora* causing black rot of cattleya in Taiwan. Plant Pathol. Bull. 7:85–93. (in Chinese with English abstract)
- Yuan, C. Y., J. H. Huang, P. Y. Ting, and P. J. Ann. 2020. First report of rose blight caused by *Phytophthora nagaii* and *Phytophthora bisheria* in Taiwan. J. Plant Med. 62(4):13–22. (in Chinese with English abstract) doi:10.6716/JPM.202012_62(4).0002
- Zhang, Z. G., X. B. Zheng, Y. C. Wang, and W. H. Ko. 2007. Evaluation of the rearrangement of taxonomic position of *Peronophythora litchii* based on partial DNA sequences. Bot. Stud. 48:79–89.

Phytophthora Species in Taiwan and Their Host Range: A Review

Jin-Hsing Huang¹, Chu-Ping Lin², Chiao-Wen Huang², Jyh-Nong Tsai³, and Pao-Jen Ann^{4,*}

Huang, J. H., C. P. Lin, C. W. Huang, J. N. Tsai, and P. J. Ann. 2023. *Phytophthora* species in Taiwan and their host range: A review. *J. Taiwan Agric. Res.* 72(4):289–316.

Abstract

Phytophthora, a genus of Oomycetes, is notorious due to its impact on agriculture worldwide. Since *Phytophthora infestans* de Bary was named in 1876, about 200 species of *Phytophthora* have been identified and published worldwide. So far, about 40 species of *Phytophthora* have been reported in Taiwan, including *P. amaranthi*, *P. attenuata*, *P. bishii* (= *P. bisheria*), *P. boehmeriae*, *P. cactorum*, *P. cambivora*, *P. capensis*, *P. capsici*, *P. castaneae* (= *P. katsurae*), *P. chlamydospora*, *P. cinnamomi*, *P. citricola*, *P. citrophthora*, *P. colocasiae*, *P. cryptogea*, *P. cyperi*, *P. drechsleri*, *P. flexuosa*, *P. formosa*, *P. heveae*, *P. humicola*, *P. infestans*, *P. insolita*, *P. intricata*, *P. lateralis*, *P. leersiae*, *P. lepiro-nae*, *P. litchii* (= *Peronophythora litchii*), *P. macrospora*, *P. meadii*, *P. melonis*, *P. multivesiculata*, *P. nagaii*, *P. nicotianae* (= *P. parasitica*), *P. niederhauserii*, *P. palmivora*, *P. parvispora*, *P. plurivora*, *P. tropicalis*, and *P. vignae*. This article provides a comprehensive review of these species, focusing on their host ranges, publication dates, and related literature, in the hopes of serving as resources for further research. As taxonomic rules for hybrid species are not yet formalized, *Phytophthora* hybrids identified in Taiwan are not included in the discussion.

Key words: *Phytophthora*, Plant diseases, Host.

Received: May 23, 2023; Accepted: September 20, 2023.

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

¹ Associate Research Fellow, Plant Pathology Division, Taiwan Agricultural Research Institute, Taichung City, Taiwan, ROC.

² Assistant Research Fellows, Plant Pathology Division, Taiwan Agricultural Research Institute, Taichung City, Taiwan, ROC.

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

⁴ Former Research Fellow and Division Director, Plant Pathology Division, Taiwan Agricultural Research Institute, Taichung City, Taiwan, ROC.