

中图分类号: S532 文献标识码: A 文章编号: 1672-3635(2021)05-0444-12

DOI: 10.19918/j.cnki.1672-3635.2021.05.009

综 述

马铃薯主要真菌病害及防治方法研究进展

田甲佳, 刘良燕*

(云南农业大学农学与生物技术学院, 云南 昆明 650201)

摘 要: 马铃薯是继小麦、稻谷和玉米后的全球第四大粮食作物, 在中国国民经济中的地位十分重要。中国是世界马铃薯第一生产大国, 扩大马铃薯种植范围是新时期确保中国粮食安全的新途径。但是, 在马铃薯种植生长过程中, 会遇到真菌病害, 一旦被感染, 危害极其严重。文章主要对马铃薯晚疫病、早疫病、黑痣病和枯萎病四种真菌病害进行综述, 描述了其主要危害和症状, 阐述了致病菌, 总结了化学、生物等防治方法, 最后对此研究做出展望。

关键词: 马铃薯; 真菌病害; 晚疫病; 早疫病; 黑痣病; 枯萎病; 防治

Advances in Research of Potato Fungal Diseases and Their Control Methods

TIAN Jiajia, LIU Liangyan*

(College of Agronomy and Biotechnology, Yunnan Agricultural University, Kunming, Yunnan 650201, China)

Abstract: Potato is the world's fourth largest food crop after wheat, rice and maize, and plays a very important role in China's national economy. As the largest potato producer in the world, China needs to expand the planting range of potato to ensure the food security. However, in the potato production process, there often exist the problems of fungal diseases, and once infected, the harm to potatoes is extremely serious. In this review, four main potato fungal diseases, namely, late blight, early blight, black scurf and *Fusarium* wilt disease, were introduced. The main damage and symptoms were described, and the corresponsive pathogens was elaborated. Then, the chemical and biological control methods were summarized. Finally, the prospect of research was put forward.

Key Words: *Solanum tuberosum* L.; fungal disease; late blight; early blight; black scurf; *Fusarium* wilt disease; control

马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)是茄科茄属一年生草本块茎植物, 是一种营养丰富、适应性广、粮菜兼用的重要作物。马铃薯素有“地下苹果”和“第二面包”之美誉^[1], 其富含膳食纤维, 脂肪含量低, 有利于控制体重增长、预防高血压、高胆固醇及糖尿病等, 兼具粮食、蔬菜、饲料等功能, 被称为十全十美的营养食品。马铃薯生产特性具有耐旱耐寒耐

瘠薄, 适应能力强, 可种植地域广等特点, 因此马铃薯的推广种植特性、增产潜力显著高于水稻、玉米和小麦; 同时, 马铃薯全粉储藏时间较其他三者更久, 可于常温下贮存达15年以上, 美国、俄罗斯、法国、德国等国家已经把马铃薯列为战略储备粮。进入新世纪后, 马铃薯的重要性越来越显著, 2015年中国将马铃薯确定为水稻、

收稿日期: 2021-10-23

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(31870340)。

作者简介: 田甲佳(1997-), 女, 硕士研究生, 主要从事马铃薯内生真菌化学成分分析。

*通信作者(Corresponding author): 刘良燕, 博士, 副教授, 主要从事马铃薯内生真菌化学成分分析, E-mail: liliy213@126.com。

玉米、小麦之后的第四大主粮作物^[2]。据统计数据显示, 2019年中国马铃薯种植面积达到478.95万 hm^2 , 位居全球第一, 占24.91%^[3]。当前, 中国是全球最大的马铃薯生产国。

伴随马铃薯主粮化战略的实施, 中国农业生产中, 对马铃薯的种植和加工产业重视度越来越高。基于此, 马铃薯产量无论在总产水平还是单产水平, 都要求得到不断提升。但是, 中国马铃薯主产区由于地势、土壤、气候、管理技术等原因, 马铃薯栽培及生长过程中面临着非侵染性病害和侵染性病害的严重威胁。非侵染性病害大多是由环境条件、气候条件、田间管理及遗传变异等因素造成, 不会扩大传染。而侵染性病害的成因则是由细菌、真菌、病毒、类病毒、线虫等病原微生物侵染而引起病变, 这些病原体通过土壤、接触或者空气传播侵害马铃薯全株或块茎, 侵染性病害一旦防治不当, 就会扩大传染, 造成严重损失。细菌性病害大多通过接触传播或伤口侵入, 还有的通过叶面的气孔或穿透表皮侵入; 病毒病在田间依靠昆虫(蚜虫为主)或叶片接触而传播, 病毒导致植株生理代谢紊乱, 活力降低, 从而使产量大幅降低; 真菌性病害是马铃薯种植过程中最常出现而且危害性也是最大的, 常常给马铃薯生产带来不可估量的损失。参照联合国粮食及农业组织的数据统计, 侵染植物的病原微生物主要是真菌, 由病原真菌引起的植物病害占有植物的70%~80%^[4]。马铃薯的主要四种真菌性病害包括晚疫病、早疫病、黑痣病和枯萎病。马铃薯真菌病害的防治研究对马铃薯产业发展具有重大意义。本文主要针对上述四种马铃薯主要真菌性病害的防治方法进行综述。

1 马铃薯晚疫病

1.1 危害及症状

马铃薯晚疫病虽不是人类历史上记载的最古老的植物病害, 但其伴随了生物学和农学史上的许多历史变迁。晚疫病是一种马铃薯毁灭性病害, 在爱尔兰曾因马铃薯晚疫病导致100万人死亡^[5]。17世纪中叶, 由于马铃薯的到来, 爱尔兰的人口从50万增长了17倍之多^[6], 当时马铃薯种植面积占国土面积

的1/70。然而在1845年, 一种在当时被称为“马铃薯黑斑病”的疾病(现在被命名为马铃薯晚疫病)让爱尔兰的农业彻底崩盘, 持续五年的灾难造成了爱尔兰1/4人口的锐减, 约100万人被活活饿死病死^[7]。造成这次事故的主要原因是一种称为晚疫病菌的卵菌。

马铃薯晚疫病(Potato late blight)又名疫病、马铃薯瘟, 可引发马铃薯茎叶死亡和块茎腐烂, 是马铃薯的第一大病害^[8], 该病在田间传播非常迅速, 当达到适宜的发病条件时, 全田植株将会在一周内染病死亡。在中国多发生于连续雨天气候以及天气潮湿的年份。由马铃薯晚疫病带来的危害可导致中国经济损失高达大约80亿元/年^[9]。通常情况下马铃薯晚疫病发生区会减少10%~40%的产量, 不抗病的品种会减少30%~40%的产量, 病情严重时, 会减少更多产量甚至绝产。

感染晚疫病后, 马铃薯的叶片、茎秆以及块茎会遭到全面侵害。染病时, 首先会从叶尖或叶缘开始, 起初叶子上会呈现出被水浸的痕迹并伴有褪绿斑点, 随后病痕慢慢变大, 病斑扩大后呈暗褐色, 边缘处不明显, 随着空气中湿度增大, 病斑也加速扩大, 严重时可扩大到整片叶的三分之二甚至全叶, 然后沿着叶脉侵入到叶柄和茎部, 导致茎部染成一条一条的褐色病斑, 引起植株的叶片颜色发黑、枯萎下垂, 最终致全株枯萎死亡。当环境潮湿时, 一圈白色的霉菌会在病斑边缘显现, 这就是病原菌, 即孢囊梗和孢子囊, 病原菌在叶子的背面更常见; 当环境干燥时, 病斑颜色会变成褐色, 叶子干枯较脆容易碎裂, 此时白霉消失, 扩展速度变慢。叶柄以及茎部在感染病菌后会呈现出褐色的条斑, 同样湿度大时会出现白色霜状霉。薯块出现病斑以后, 会发生病变, 病薯起初带有大小不同的褐色或紫色病斑, 随后患病部位出现凹陷。切开病斑下的薯块皮下会呈现出红褐色, 土壤粘重多湿时, 病斑会从表皮延伸到内部, 而且夹杂着土壤中其他杂菌的感染便使整个马铃薯全部腐烂。

1.2 晚疫病病原菌

马铃薯晚疫病的病原菌为致病疫霉菌 *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary, 是一种兼性寄生菌, 属于

真菌界(Eumycetes)、鞭毛菌亚门(Mastigomycotina)、卵菌纲(Oomycetes)、霜霉目(Peronosporales)、腐霉科(Pythiaceae)、疫霉属(*Phytophthora*)^[10], 起源于墨西哥中部^[11]。致病疫霉菌常以马铃薯和番茄为寄主, 危害叶、块茎和果实。其形态分为菌丝、孢囊梗、孢子囊、游动孢子和卵孢子^[12]。20~23℃适于菌丝生长, 19~22℃适于孢子囊形成, 当温度超过24℃时孢子囊可直接萌发, 仅当相对湿度高于97%时孢子囊才能形成, 萌发和侵染都需要水滴, 卵孢子活力在-20℃仍可以保持, 21℃培养促进卵孢子进入萌发期。菌丝是无色的, 没有分隔区, 生存在寄主细胞之间, 他们在吸器的帮助下被吸入寄主细胞以吸收营养; 孢子囊存在于每隔一段的孢囊梗上, 每隔一段能看到明显的节, 孢囊梗分枝状; 孢子囊柠檬状, 一端是乳突, 另一端是短柄, 易脱落, 5~9个肾形双鞭

游动孢子通过发芽释放, 当鞭毛消失时, 他们形成静止的孢子, 萌发出芽管; 在有性生殖阶段, A1和A2交配型致病疫霉菌交配后产生厚壁球形卵孢子, 卵孢子可以在土壤和植物残体中过冬, 在适宜环境下卵孢子萌发后侵染寄主^[13]。

致病疫霉菌的生理生化现象首次发现于1919年^[14]。寄主马铃薯单一抗性基因与致病疫霉菌对应的无毒基因之间的系统作用关系符合“基因对基因”学说^[15], 因此, 致病疫霉菌以“基因对基因”学说为理论基础对生理小种进行识别和分类, 经常使用携带R0~R11的1个无毒基因和11个抗病基因的1套鉴别寄主, 对样品依次进行鉴定, 并根据致病疫霉菌在这12个鉴别寄主上的反应来确定生理小种的类型^[16]。在全球各地发现了一些马铃薯生理小种(表1)。

表1 国内外马铃薯晚疫病生理小种的分化情况

Table 1 Differentiation of physiological races of potato late blight at home and abroad

报道年份 Reporting year	采集地点 Gathering place	生理小种 Race	作者 Author
1984	丹麦	共鉴定到17个生理小种, 优势小种为1.3.4.10	Gürtler ^[17]
1989	秘鲁	共鉴定到3个生理小种, 分别为0、1和1.5	Tooley 和 Therrien ^[18]
1996	波兰	共鉴定到22个生理小种, 优势小种为1.2.3.4.7.10.11	Sujkowski ^[19]
1998	加拿大	共鉴定到28个生理小种	Peters 等 ^[20]
2012	爱沙尼亚	共鉴定到70个生理小种类型, 优势小种为1.2.3.4.7.8.10.11和1.2.3.4.6.7.10.11	Runno-Paurson 等 ^[21]
2015	拉脱维亚	共鉴定到69个生理小种, 优势小种为1.2.3.4.7.10.11和1.2.3.4.6.7.10.11	Aav 等 ^[22]
2003	云南	共鉴定到4个生理小种, 分别为0、3、4和3.4	Ryu 等 ^[23]
2008	青海	共鉴定到15个生理小种, 优势小种为3.4.10	叶广继等 ^[24]
2013	哈尔滨	共鉴定到14个生理小种, 优势小种为1.3.4.7.8.10.11	高云飞等 ^[25]
2013	甘肃	共鉴定到45个生理小种, 优势小种为1.2.3.4.5.6.7.8.9.10.11	王立等 ^[26]
2016	云南	共鉴定到121个生理小种, 优势小种为超级小种	杨丽娜等 ^[27]

从前人研究结果可发现, 从20世纪80年代以来, 世界各国的马铃薯晚疫病生理小种组成越来越复杂, 其类型从单基因小种往多基因小种发展, 优势小种的毒力基因组成日趋复杂。

1.3 马铃薯晚疫病的防治研究

1.3.1 化学防治

化学防治是通过喷洒化学药品来控制病害。根

据化学防治药剂是否可以被农作物吸收、转运和与其相互作用特点, 将防治药剂分为两大类型^[28]——触杀型杀真菌剂和内吸式杀真菌剂。前者又称为预防性或保护性杀真菌剂, 包括: 氨基甲酸酯类的霜霉威、苯基酰胺类的甲霜胺、恶唑烷酮、吡啶胺类、含铜化合物和苯甲腈类等^[29], 当晚疫病菌与停留在植株表面的药剂接触后, 疫霉菌孢子和菌丝体受影

响不能进入植株从而保护植株免受侵害, 由于植株新的侧枝于不同时间都会萌发, 因此该类药剂需要多次喷洒并完全覆盖叶片。后者又叫治疗型杀真菌剂^[28], 包括: 氨基甲酸酯类、苯基酰胺类和肉桂酸衍生物, 其可以渗入到马铃薯植株体内在叶片内部发挥作用或者通过维管系统向上向下扩散到整个植株, 进而去攻击疫霉菌。

触杀型杀真菌剂只能预防但不能治疗晚疫病, 因此在容易流行晚疫病的季节定期喷药可以达到显著的疾病预防效果。对于预防和防治可分别使用两种杀真菌剂: 喷洒触杀型和喷洒内吸式。当在田地地发现马铃薯晚疫病病株时, 需及时将病株拔除并拿到生产田外处理^[30]。前期发病时可使用58%雷多米尔·锰锌可湿性粉剂, 喷洒间隔7~10 d/次, 接连防治处理2~3次^[31]。在出苗率达到95%时, 可使用70%代森锰锌可湿性粉剂11.67~15.00 g/hm²或70%丙森锌10.00~13.33 g/hm²或75%代森锰锌水分散粒剂8.33~10.00 g/hm²进行预防^[32]。

虽然化学防治方法见效快、操作简单, 但当化学药剂使用量加大时, 病菌的抗药性也会增大, 所以想要达到理想的防治效果就要反复多次使用化学药剂, 这样就使成本变高, 同时大量使用药剂还与如今人们追求的绿色农业相矛盾。

1.3.2 生物防治

马铃薯晚疫病的防治目前仍大多使用化学防治, 但大量使用化学药剂不仅对环境造成污染、药物残留还会影响食品安全以及抗药性等问题。而生物防治既安全可靠又保护环境。生物防治是通过微生物之间的拮抗作用, 利用对农作物不会造成危害的微生物来抑制病原菌的生长。生防菌包括: 生防细菌、生防真菌和植物源杀菌剂等。

生防细菌: 芽孢杆菌(*Bacillus* spp.)最常作为晚疫病的防治菌种, 截至目前, 马铃薯晚疫病防治菌种芽孢杆菌种类有枯草芽孢杆菌(*B. subtilis*)、解淀粉芽孢杆菌(*B. amyloliquefaciens*)和地衣芽孢杆菌(*B. licheniformis*)。蒋继志等^[33]对81株内生细菌分离纯化, 结果显示有63株对致病疫霉有抑制作用, 有一半抑制效率超过50%, 其中抑菌率达90%以上的是马铃薯块茎的TD-12菌株和分离白辣椒果实的LJ-6菌株。梁允刚等^[34]分离鉴定芽孢杆菌并使用分离得

到的1603菌株对其防治马铃薯晚疫病效果进行研究, 结果显示抑菌率为55.6%; 进行马铃薯离体叶片试验, 结果显示防治效果达73.33%; 进行马铃薯离体块茎试验, 结果显示阳性对照(未接种拮抗菌)已被致病疫霉侵染, 已接种菌株1603的薯块则未被侵染。

生防真菌: 木霉属(*Trichoderma*)的一些种和腐霉属中的寡雄腐霉(*Pythium oligandrum*)是作为重寄生真菌对于防治致病疫霉菌较为深入的研究对象。其中*Trichoderma*属中的*T. viridae*^[35]和*T. atroviride*^[36]种都能在致病疫霉菌上寄生。Lacey^[35]研究发现当*T. viridae*寄生于含致病疫霉菌丝体和孢子囊的土壤中, 时间越久, 侵染性越低, 因为致病疫霉菌丝体的生长和孢子囊的萌发在含有*T. viridae*的土壤中不能进行, 只有生长在无菌土壤中才可发育。苏珍珠等^[37]在7种植物中筛选分离得到11株内生镰刀菌(*Fusarium* spp.), 并将他们对致病疫霉的抑制活性进行试验, 研究发现这11株内生镰刀菌对致病疫霉都有较好的抑制效果, 其中抑菌率为100%的有e012-3、e060-4和e032毒素粗提液。

植物源杀菌剂: 利用植物含有的某些抗菌物质或诱导产生的植物防卫素, 杀死或有效抑制某些病原菌的生长发育, 他们是从植物体内提取的次生代谢物^[37], 如生物碱类、黄酮类、酚类、挥发油类^[38]。成分由天然物质构成, 无毒、对环境不会造成污染。Fakhouri等^[39]通过对*P. fluorescens*菌株G308分离, 然后从中获得了一种新的抗生素N-mercapto-4-formylcar bostyryl (Cbs), 结果显示该抗生素能在体外抑制马铃薯晚疫病菌的孢子萌发和菌丝体生长。曹静等^[40,41]研究表明通过使用80%乙醇提取的方法提取漏芦、板蓝根、紫苏、苦参、诃子、五倍子中的天然抑菌成分, 然后使用保护性喷雾喷洒离体叶片后接种调查病害严重度来检测抑菌效果, 结果显示6种植物提取物的抑菌率分别为51.3%、56.8%、67.6%、73.0%、78.1%和78.1%。

1.3.3 选育抗病品种

植物抗病品种的选育是一种防治植物病害最经济有效的方法, 人们在生产时选择抗病品种播种控制了大范围流行的毁灭性病害。抗病育种利用倍性

操作、转基因、体细胞杂交、分子标记等基因工程方法, 将野生马铃薯的抗病基因转移到人工种植的马铃薯中, 从而获得抗病马铃薯新品种。根据土质、气候选择抗病性强的品种进行栽培, 一般选用具有水平抗性的品种, 其抗性与具有垂直抗性的品种相比较为持久^[42]。马铃薯晚疫病抗性育种研究始于19世纪中叶的欧洲^[43]。Adiwilaga和Brown^[44]通过使用倍性操作的方法把来自墨西哥二倍体野生马铃薯中的抗病基因导入到了四倍体马铃薯栽培种。Smilde等^[45]在马铃薯种*S. mochiquense*找到*Rpi-moc1*基因, 该基因是一个抗马铃薯晚疫病相关基因, 基因组位于IX号染色体的长臂远端。周晶等^[46]通过使用无毒基因瞬时表达技术检测发现‘鄂马铃薯3号’有5个抗病基因, 分别为*R1*、*R2*、*R3*、*R4*和*R10*, ‘93008’有3个抗病基因, 分别为*R2*、*R3*和*R4*。马英等^[47]利用农杆菌介导的无毒基因瞬时表达技术发现‘陇薯6号’含7个抗病基因, 分别为*R1*、*R3a*、*R4*、*Rlb1*、*Rlb2*、*Rpi-vnt1*和*Rpi-Smira 1*; ‘GS-3’仅含一个抗病基因*R1*。

1.3.4 加强综合管理

选用无病种薯和抗病品种, 在播种前对种子进行消毒及认真检查播种薯块, 选择健康薯块, 杜绝使用烂薯、病薯等缺陷薯, 优先使用抗病品种薯块。选择合适季节播种, 注意错开晚疫病高发的雨季, 当连续阴天下雨时, 尽快开沟排水降湿。为减轻重茬障碍, 选择疏松土质、排水良好的田块种植, 常翻土、采用套种措施。为降低通过连作障碍导致的晚疫病发病率, 进行土层置换和表土灭菌处理^[48]。关于施肥需注意科学配比, 确保基肥施足, 多施磷钾肥, 避免多施氮肥引起植株迅猛生长。在种植结构中, 避免连续种植。注意及时除草、松土, 封土后尽量减少田间作业^[49]。相关部门加强合作交流, 发现病情及时上报, 便于联防联控。灵活使用智能监控设备、计算机技术与信息化系统、建立操作易行的马铃薯晚疫病监测预警系统。

2 马铃薯早疫病

2.1 危害及症状

马铃薯早疫病(Potato early blight)又名轮纹病、

夏疫病, 主要危害马铃薯的叶片和块茎, 使叶片流失水分而脱落, 失去光合机能, 导致块茎干瘪腐烂失去商品价值。在中国以及全世界马铃薯产区都有此病害发生, 发生普遍, 明显影响生产, 危害不亚于晚疫病, 被认为是仅次于马铃薯晚疫病的第二大马铃薯病害^[50]。该病发生率呈上升趋势, 在严重的地区由该病发生造成的产量损失率达30%^[51]。通常温度和湿度相对较高时容易发病, 当温度高于15℃, 相对湿度高于80%时, 病情开始发作, 多发生于连续雨季月份。

马铃薯早疫病在叶片上发生最为明显, 其次块茎会被侵染。大部分的发生开始于植株下的老叶。刚开始发病时, 叶片会呈现些许小的褐色斑点, 后期病斑会逐渐扩大成不规则形且出现同心轮纹, 直径大小约3~4 mm, 病斑周围可以看到窄窄一圈退色环晕。当病情严重时, 导致叶片从下往上渐渐干枯脱落, 仅有植株上方少数叶片仍是绿色, 当处于潮湿环境时, 叶片上的病斑会出现一圈黑霉^[52]。块茎染病时, 薯块表面会出现凹陷的黑色圆形病斑, 与健康部分区分明显, 皮下呈浅褐色局部干腐, 环境潮湿时, 病斑上也可产生黑色霉层。

2.2 早疫病病原菌

已被报道的引起马铃薯早疫病的病原菌有茄链格孢(*Alternaria solani*)、*A. interrupta*、*A. grandis*、*A. dumosa*、*A. arborescens*和*A. infectoria*, 其中茄链格孢为优势病原菌^[53], 茄链格孢菌(*A. solani*), 属于半知菌亚门(Deuteromycotina)、丝孢纲(Hyphomycetes)、丛梗孢目(Moniliales)、暗色孢科(Dematiaceae)、链格孢属(*Alternaria*)^[53]。存在形式分为菌丝和分生孢子^[54], 常以病残植株组织为寄主, 或在感病块茎上度过冬季, 因此, 感病块茎发芽后, 便会受到病菌的侵染^[55]。菌丝为暗褐色, 生长于寄主细胞之间和内部。分生孢子梗为浅褐色, 呈倒棍棒形, 单支或束生存在, 上端颜色较浅有0~4个纵隔膜, 1~7个横隔膜^[56]。在15~33℃时可形成分生孢子, 分生孢子萌发最适温度为30℃, 当温度超过27℃时, 分生孢子停止形成, 最适pH为7~8^[57]。分生孢子通过风、雨传播, 通过数次侵染导致病情加剧, 老叶易被病菌侵染。

2.3 早疫病的防治研究

2.3.1 化学防治

马铃薯早疫病长久以来都以化学防治为主。在发病之前即病斑还未出现时, 即需使用药物来预防, 发病后使用药物虽有抑制作用, 但效果不佳, 因此关键还是选择发病前喷药以达到预防效果。

在马铃薯种植过程中, 通常田间下部叶片病斑率达5%时进行用药来控制病情以防病情加剧^[58]。预感发病时选择7~10 d/次喷奥力克一霜贝尔500倍液或15 kg的金贝40 mL掺水和30 mL的霜贝尔; 发病前, 可每隔8 d喷54%氢氧化铜干悬浮剂等保护剂作为预防; 当病情严重时, 可喷施32.5%噁菌酯·苯醚甲环唑悬浮剂, 喷药间隔时间要适当缩短^[59,60]。

2.3.2 生物防治

使用生防产品时, 对环境要求较高, 需要有适合有益菌繁殖的气候条件和营养基础, 才能获得保护效果。因此, 目前商业化利用的、效果稳定的生物防治产品还不多, 海洋芽孢杆菌、木霉菌、放线菌目前已被证实对马铃薯早疫病具有良好防效^[61]。高丽辉等^[62]研究发现当把木霉菌T-115D的发酵液稀释3倍后, 茄链格孢菌菌丝生长将会受到抑制, 且抑制率为90.4%。吴颖等^[63]研究发现枯草芽孢杆菌的代谢物原液对马铃薯早疫病菌丝生长的抑制率为55.44%。韩龙等^[51]研究发现嗜麦芽寡养单胞菌(*Stenotrophomonas maltophilia*) he41、解淀粉芽孢杆菌(*B. amyloliquefaciens*) D1、解淀粉芽孢杆菌(*B. amyloliquefaciens*) hd213单菌发酵均对茄链格孢菌有抑制作用, 当发酵液浓度是4%时, 抑菌率分别为62.12%、68.59%和73.87%。杨继业等^[64]在筛选生防菌株BAF-6时鉴定其为解淀粉芽孢杆菌(*B. amyloliquefaciens*), 当菌株发酵滤液经60~80℃热处理后, 抑菌活性显示均在95%以上。

2.3.3 选育抗病品种

种植时选用早熟抗病高产品种, 合理提早收获可使早疫病减缓发生, 一般晚熟品种较抗早疫病。国外分离筛选出的抗马铃薯早疫病的品种有‘Katahdin’‘Diamond’‘Rosa’等^[65]。中国分离选出的抗性品种有‘晋薯14’‘同薯20’‘陇薯6号’‘陇薯3号’‘克新1号’‘克新12’‘庄薯3号’‘青薯9号’‘陇薯10号’‘陇薯14号’‘希森6号’等^[66-68]。

2.3.4 加强管理

播种前严格挑选种薯, 做种时挑选表皮光滑、干净细嫩、无病、无冻伤的幼龄健康薯。播种前20 d将种薯放于室内或室外阳光不能直射的地方, 保持温度10~15℃, 每隔5~7 d翻动1次, 以获得短壮芽^[68]。采取高垄栽培。合理施肥, 多施钾肥。通过轮作, 可以显著减少土壤中病原体的数量。为减少病害传播的机会, 应及时清除下方病叶, 将之深埋或烧毁。

3 马铃薯黑痣病

3.1 危害及症状

马铃薯黑痣病(Potato black scurf)又称茎腐病、褐色粗皮病, 是世界范围内马铃薯产区普发性土传性真菌病害^[69], 主要危害幼芽、茎基部和块茎。由于马铃薯种植面积逐渐扩大, 连作现象普遍发生, 马铃薯种植区黑痣病便逐年加重, 严重田块发病率达70%~80%^[70]。通常可导致马铃薯减产大约15%, 少数年份可致全田毁灭, 严重影响产量和商业价值。由于黑痣病的病原菌靠马铃薯种薯和土壤作为传播媒介, 在土壤中能够存活2~3年, 病原菌在土壤中一旦固定下来生活将会继续繁殖, 此时若将其彻底根除将会十分困难, 造成的后果将不可想象。

马铃薯黑痣病可在任何生长期发生。幼苗期被染时, 幼芽有黑褐色病斑, 严重时出土之前就会腐烂造成缺苗。处于生长期时, 近地面处可观察到病变, 地下茎和匍匐茎上出现直径2 cm左右的褐色溃疡型病斑并伴有紫色的菌丝, 随后病斑扩大使地面上的植株变得矮小、顶部丛生。达到成熟期时, 块茎受到侵染, 病情不严重时块茎呈小的畸形状, 病情恶化时匍匐茎不能结实。块茎成熟后, 块茎表面形成硬粒状的深褐色或暗褐色斑块, 大小、形状、数量不一, 病原菌菌核难以洗掉。

3.2 黑痣病病原菌

马铃薯黑痣病的病原菌是立枯丝核菌(*Rhizoctonia solani*), 半知菌门(Deuteromycotina)、丝孢纲(Hyphomycetes)、无孢目(Agonomycetales)、无孢科(Agonomycetaceae)、丝核菌属(*Rhizoctonia* DC), 马铃薯是其唯一寄主^[71]。该菌于1922年在中国台湾首次发现, 目前该菌的分布非常广泛^[72,73]。立枯丝核菌

目前为止被报道有9个菌丝融合群(AG1~AG8和AG-1BI), El Bakali等^[74]首次报道, 在西班牙地区AG-3融合群是主要的马铃薯黑痣病致病群。除此之外, Yanar等^[75]研究发现侵染马铃薯的还有AG4和AG5等融合群。立枯丝核菌习惯生长于土壤, 病菌以菌丝或菌核形态在土壤中习居^[76], 一旦掉落某块田地, 会以菌核的形式在土壤中停留多年, 菌丝体在土壤中或跟随病残体一起甚至在寄主的种子越冬。寄主植物在生长过程中其分泌物或腐烂阶段分解的植物残留体流出会诱导病原菌接触植物, 菌丝通过皮孔或气孔直接侵入, 也可直接透过植物体表面的角质层。病原菌可分泌一种酶, 可以降解植物细胞壁并在植物死亡组织中继续存活, 然后产生菌核。菌丝在7~39℃生长, 26~30℃为最佳生长温度, 低于7℃或高于39℃停止生长, 在pH 2.2~10.6菌丝都能生长, 在pH 4.5~7.3生长最快^[77]。菌核形成的最适温度为23~28℃^[78], 光照有利于菌核形成, 在全光照条件下60 h即可形成菌核^[79]。

3.3 黑痣病的防治研究

3.3.1 化学防治

为预防黑痣病发生和土壤传播, 可用甲基硫菌灵可湿性粉剂、氟咯菌腈、精甲霜灵和水进行药剂拌种^[80]。首先对土壤进行消毒, 可用25%噁菌酯悬浮液1 000倍液。在播种之前, 用50%福美双可湿性粉剂1 000倍液或50%多菌灵500倍液浸种10 min, 晾干后播种。对于茎叶, 可选30%苯醚甲·丙环乳油3 000倍液进行喷施^[81]。在马铃薯发病早期, 可用36%甲基硫菌灵悬浮剂600倍液、25%噁菌酯悬浮剂1 000倍液或20%甲基立枯磷乳油1 200倍液对叶片进行喷雾处理。当种薯播到垄沟后, 立即在沟内喷施25%噁菌酯悬浮液4 mL/hm², 或40%菌核净可湿性粉剂800倍液或23%噁氟菌胺3 000倍液确保药液都能喷洒到土壤和芽块上^[82]。

3.3.2 生物防治

目前用于防治立枯丝核菌的生防菌主要包括生防细菌和生防真菌^[83]。芽孢杆菌、短杆菌、色杆菌、放线菌、链霉菌等^[84,85]作为生防细菌较为常用, 轮枝孢菌、双核丝核菌、土曲霉、侵

脉新赤壳等^[86,87]作为生防真菌防治马铃薯黑痣病较为常用。有研究揭示寄生性真菌绿色黏帚霉(*Gliocladium virens*)和木霉属(*Trichoderma* spp.)^[88,89]、轮枝菌(*Verticillium biguttatum*)^[90]可以破坏马铃薯黑痣病菌的菌丝和菌核, 进一步使马铃薯黑痣病的发生减少。Grinyer等^[91]研究发现木霉菌可产生3种蛋白酶, 会导致立枯丝核菌的细胞壁破坏从而抑制菌丝生长。王爱军等^[92]研究筛选出2株对马铃薯黑痣病菌防效较好的芽孢杆菌菌株。朱明明等^[93]研究发现贝莱斯芽孢杆菌(*B. velezensis*) HN-Q-8对马铃薯黑痣病的防效为52.72%~61.22%。

3.3.3 选育抗病品种

选育抗病品种是综合防治各种病害的重要措施之一。刘小娟等^[94]利用定西市种植面积较大的部分马铃薯品种进行黑痣病抗病性比较试验, 发现‘青薯9号’‘庄薯3号’高抗黑痣病, 折合产量较低, 发病率分别为0和6.00%, 发病指数分别为0和1.78, 而‘新大坪’(CK)‘陇薯8号’较抗黑痣病, 折合产量高, 发病率分别为18.33%和21.00%, 发病指数分别为6.28和6.06, 经全面分析认为‘陇薯8号’为抗黑痣病品种, 可以推广种植。王喜刚等^[95]筛选出4个抗病品种可用作马铃薯黑痣病的抗病育种材料, 分别为‘青薯9号’‘庄薯3号’‘陇薯7号’和‘黑美人’。目前生产中抗马铃薯黑痣病较好的还有‘同薯23’‘荷兰薯’‘冀张薯3号’‘冀张薯8号’‘费乌瑞它’‘布尔班克’等^[81]。

3.3.4 加强管理

挑选表面光滑细腻、芽眼较深、无黑色菌核的块茎作为种薯。与其他作物进行合理轮作^[96], 比如玉米、荞麦和豆类, 进行3年以上倒茬。选择地块, 推广垄作。适时晚播、适当浅播, 缩短出苗时间, 减少幼苗与土壤中病原菌的接触, 降低病菌侵害几率。多施磷、钾肥以提高作物抗病性。发现病株及时拔除, 避免病原菌扩散导致大面积受损, 并施用石灰等处理剂对根际土壤进行处理。生长期做好田间水肥管理工作, 连续雨天要及时对土沟进行排水和清理, 以保持相对较低湿度的环境。

4 马铃薯枯萎病

4.1 危害及症状

马铃薯枯萎病(Potato *Fusarium* wilt)是一种土传真菌病害,在国内外马铃薯种植区均有发生。在美国^[97]、加拿大^[98]、意大利^[99]、印度^[100]等一些国家都有该病发生,在中国,该病发生范围也较广,其危害日益加剧,结果不仅使马铃薯产量下降、商品性变差,而且越来越成为制约中国马铃薯产业持续发展的重要因素。

马铃薯枯萎病为系统侵染性病害,生产上一般在马铃薯花期开始表现症状^[101]。感染马铃薯枯萎病后,植株地上部分出现枯萎死亡。起初发病时,叶片背面出现萎蔫,尤其在正午或光照强时表现明显,在清晨和傍晚时又可恢复原样。病情逐渐严重时,叶片由下到上逐渐干枯萎蔫以致死亡,将根茎解剖会发现维管束变成黑褐色,块茎解剖会看到维管束呈虚线状褐变。湿度大时,发病部位会有白色到粉红色菌丝出现。当田间湿度高,土壤温度高于28℃,有残茬地或低洼地时,易发生病害。

4.2 枯萎病病原菌

尖孢镰刀菌(*Fusarium oxysporum* Schl.)是马铃薯枯萎病的病原菌,属于半知菌类(Imperfect fungi)、丛梗孢目(Moniliales)、瘤座孢科(Tuberculariaceae)、镰刀菌属(*Fusarium*)、美丽组(Elegans)。尖孢镰刀菌是1924年Weiss^[102]从美国约克郡的马铃薯茎秆维管束中发现的。该菌有许多寄主,可以在茄科、豆科、香蕉、瓜类、花卉等多种植物中存活^[103],从而引起枯萎病害。尖孢镰刀菌子座灰褐色,小分生孢子椭圆形或肾形,1~2个细胞,散在菌丝间,大分生孢子弯曲,呈镰刀状,足细胞在基部,含隔膜,通常不与小分生孢子混生。病原体通过菌丝或孢子过冬,在病残体、含菌马铃薯和土壤中都可发生。次年发病部位萌发产生分生孢子,借雨水或灌溉水传播,菌丝从伤口侵入植物根部组织,并随维管束逐渐扩散,产生有毒物质镰刀菌酸,使维管束中毒,结果造成导管阻塞。尖孢镰刀菌生长温度为10~35℃,最适合菌丝生长的温度为25℃,温度为5和40℃时菌丝停止生长,最适pH为7,在强酸强碱环境下孢子病菌生长受到

抑制^[104]。孢子萌发最适温度为25℃,致死温度为60℃,孢子萌发最适pH为7^[105]。

4.3 枯萎病的防治研究

4.3.1 化学防治

目前,对于马铃薯枯萎病的化学药剂防治的研究不是很多,耿妍等^[105]研究筛选出80%乙蒜素、80%代森锰锌、75%肟菌·戊唑醇等药剂对马铃薯枯萎病病原菌抑制效果较好。陈春艳等^[106]研究筛选出精甲霜灵和霜脲·锰锌等药剂对马铃薯枯萎病均有较好的防效。徐利敏等^[107]筛选出6种杀菌剂均对马铃薯枯萎病菌菌丝有抑制作用,其抑菌效果从高到低依次为70%甲基硫菌灵可湿性粉剂、25%氰烯菌酯悬浮剂、80%噁霉·福美双可湿性粉剂、50%克菌丹可湿性粉剂、99%噁霉灵原药和30%甲霜噁霉灵水剂。当植株表现萎蔫症状时,立即使用“天达2116”800倍液、或72%农用硫酸链霉素可湿性粉剂4000倍液、47%春雷·王铜可湿性粉剂700倍液灌根预防,每株被兑好的0.3~0.5 kg药液灌,间隔10 d/次,连续灌2~3次^[99]。

4.3.2 生物防治

目前用于防治马铃薯枯萎病的生防菌主要包括一些真菌、细菌和放线菌^[108]。木霉、曲霉等作为生防真菌较为常用,芽孢杆菌、荧光假单胞菌等作为生防细菌较为常用。而目前对于开发具有抗性作用的生防放线菌研究较多的则是链霉菌。葛慈斌等^[109]研究发现哈茨木霉(*T. harzianum*)T-22菌株可抑制某些真菌的生长,如立枯丝核病菌、腐霉等。李彩虹等^[110]研究筛选出6株对尖孢镰刀菌有抑制作用的菌株,其中NZ-4菌株对马铃薯枯萎病菌抑制作用最明显,经鉴定其为贝莱斯芽孢杆菌(*B. velezensis*)。但是也有研究报道称单一的生防菌对马铃薯枯萎病的预防起不到明显作用。刘智慧^[111]研究表明,生防菌和有机肥一起使用可以有效控制马铃薯枯萎病的发生,降低植株的发病率、病薯率,并具有一定增产作用,木霉菌+枯草芽孢杆菌混合有机肥防病效果最佳。

4.3.3 选育抗病品种

选育抗病品种是综合防治马铃薯真菌病害的措施之一,但目前对于高抗枯萎病的品种报道较少。贾瑞芳等^[112]鉴定出中抗马铃薯枯萎病及以上

品种有12个, 其中中抗品种有7个, 高抗品种有5个, 分别为‘中薯14号’‘中薯18号’‘中薯19号’‘中薯21号’和‘冀张薯8号’。曲延军等^[113]在田间接种马铃薯枯萎病病原菌测定的20个品种中鉴定出中抗及以上品种有9个, 其中中抗品种有8个, 高抗品种有1个, 为‘后旗红’。

4.3.4 加强管理

避免重茬, 与十字花科或禾本科作物轮作2年以上^[101]。选择平坦、不易存水的地块, 确保田间通透性。保证土壤质量, 可于同一块地交叉种植。加强水肥管理, 多施磷、钾肥, 控制氮肥。采用高垄地膜覆盖栽培模式(详细过程见冬马铃薯高垄地膜覆盖栽培技术)^[114], 合理密植, 禁止大水灌溉, 雨天后及时排除田间积水。发现少量病株时及时拔出, 并用生石灰消毒处理。

5 研究展望

随着马铃薯主粮化战略的提出, 马铃薯在田间种植过程中由于土质、气候、管理技术等方面原因造成的马铃薯病害对产量的减少颇受人们的关注。然而, 真菌病害是造成产量下降的最主要因素。如今, 马铃薯真菌病害的防治主要以喷洒化学药剂为主, 虽具有较好的杀菌效果, 但在使用过程中存在着农药残留、农药抗性、环境污染众多问题。因此, 研制毒副作用小、高效、对环境安全的生防微生物对于今后防治农作物病害势在必行。

在对植物病害的开发与利用研究中, 生防微生物的探索与研究越来越受关注。近年来, 植物内生菌的生态和生理作用以及作为在农业和医药方面巨大的应用潜力, 已逐渐成为国内外研究的热点^[115]。迄今为止获得的研究结果表明, 植物内生真菌对植物某些活性成分的形成有重要影响, 通常会与其宿主植物相同或相似的生理活性物质, 从而对宿主植物起更重要的生物保护作用, 该研究是相对较新的一个方向, 发现新化合物的可能性很大。国外在该领域已经做了很多工作, 并且发现了大量新化合物, 但主要是在医学上应用, 而在农业应用方面的研究相对较少。

植物内生真菌次生代谢产物作为环保农药的新来源是一个新的研究领域。因为内生真菌不仅个体

小, 还具有生长周期短、生长易受控制、资源无限等特性, 因此为新型农药资源的开发提供了广阔的发展空间。同时, 还可以进一步对这些代谢物的结构进行优化。综上, 研究和开发植物内生真菌代谢物将成为新型防治各种植物真菌病害的重要方向。

[参 考 文 献]

- [1] 贺加永. 中国马铃薯产业发展现状及建议 [J]. 农业展望, 2020, 16(9): 34-39.
- [2] 高康, 何蒲明. 马铃薯主粮化战略研究 [J]. 合作经济与科技, 2018(14): 31-33.
- [3] 张玉胜. 中国马铃薯产品国际竞争力及出口潜力研究 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2020.
- [4] 高峰, 郭惠珊. 植物与土传病原真菌的攻防战及干预 [J]. 自然杂志, 2020, 42(6): 499-504.
- [5] 张珂. 爱尔兰大饥荒与植物病害 [J]. 课堂内外: 科学Fans, 2014 (2): 28-29.
- [6] 代晓敏. 谈爱尔兰大饥荒及其启示 [J]. 科教导刊(中旬刊), 2011 (24): 255-256.
- [7] 罗真. 土豆改变命运——爱尔兰大饥荒 [J]. 中学生百科, 2011 (9): 21-22.
- [8] 牟献龙, 张岱, 潘阳, 等. 生物菌剂替代化学药剂对马铃薯晚疫病和早疫病的防控效果 [C]//金黎平, 吕文河. 马铃薯产业与美丽乡村. 哈尔滨: 黑龙江科学技术出版社, 2020: 608-613.
- [9] 袁军海. 我国马铃薯晚疫病的发生与防治 [J]. 南京农专学报, 2003(2): 46-50.
- [10] 朱雷. 光能变价离子钛对致病疫霉的抑菌作用及马铃薯晚疫病的田间防治试验 [D]. 雅安: 四川农业大学, 2019.
- [11] 李长印, 胡承孝, 倪刚, 等. 马铃薯晚疫病防治措施研究进展 [J]. 中国农学通报, 2020, 36(21): 155-159.
- [12] 韩龙. 马铃薯晚疫病生防菌剂的研究 [D]. 贵阳: 贵州大学, 2018.
- [13] 张铨哲, 姜萌, 陈梅, 等. 马铃薯晚疫病菌卵孢子形成与萌发条件研究 [J]. 东北农业大学学报, 2020, 51(7): 10-19.
- [14] 王腾, 马爽, 孙继英, 等. 中国马铃薯晚疫病病原生理小种研究进展 [J]. 中国马铃薯, 2017, 31(1): 45-53.
- [15] 崔林开, 胡艳红, 李永丽. 疫霉菌无毒基因研究进展 [J]. 江苏农业学报, 2012, 28(4): 906-909.
- [16] 杨胜先, 龙国, 张绍荣, 等. 马铃薯晚疫病病原生理小种研究进展 [J]. 江苏农业科学, 2015, 43(9): 9-13.
- [17] Gürtler H. Physiological races of *Phytophthora infestans* in

- Denmark and low temperature storage of isolates [J]. Potato Research, 1984, 27(1): 25–31.
- [18] Tooley P M, Therrien D L. Mating type, race composition, nuclear DNA content, and isozyme analysis of Peruvian isolates of *Phytophthora infestans* [J]. Phytopathology, 1989, 79(4): 478–481.
- [19] Sujkowski L S, Goodwin S B, Fry W E. Changes in specific virulence in Polish populations of *Phytophthora infestans*: 1985–1991 [J]. European Journal of Plant Pathology, 1996, 102(6): 555–561.
- [20] Peters R D, Platt H W B, Hall R. Changes in race structure of Canadian populations of *Phytophthora infestans* based on specific virulence to selected potato clones [J]. Potato Research, 1998, 41(4): 366–370.
- [21] Runno-Paurson E, Hannukkala A, Trdan S, *et al.* The structure of mating type, virulence, metalaxyl resistance of *Phytophthora infestans* in a long-term phenotypic study in distinct location in Eastern Estonia [J]. Journal of Plant Diseases and Protection, 2012, 119(2): 45–52.
- [22] Aav A, Skrabule I, Bimsteine G, *et al.* The structure of mating type, metalaxyl resistance and virulence of *Phytophthora infestans* isolates collected from Latvia [J]. Zemdirbyste-agriculture, 2015, 102(3): 335–342.
- [23] Ryu K Y, 罗文富, 杨艳丽, 等. 云南省马铃薯晚疫病病菌的交配型、抗药性及生理小种分布的研究(英文) [J]. 植物病理学报, 2003(2): 126–131.
- [24] 叶广继, 孙海宏, 周云, 等. 青海海东地区马铃薯晚疫病病菌生理小种的组成及分布 [J]. 植物病理学报, 2008(5): 553–556.
- [25] 高云飞, 郭梅, 王晓丹, 等. 哈尔滨市马铃薯晚疫病病菌生理小种的类型 [J]. 中国马铃薯, 2013, 27(3): 168–171.
- [26] 王立, 惠娜娜, 李建军, 等. 甘肃省马铃薯主产区晚疫病病菌生理小种组成与分布 [J]. 中国蔬菜, 2013(22): 70–74.
- [27] 杨丽娜, 段国华, 覃雁瑜, 等. 2012年云南省会泽县马铃薯晚疫病病菌小种结构分析 [J]. 热带作物学报, 2016, 37(1): 158–163.
- [28] 李灿辉, 杨文洪, 龙维彪, 等. 马铃薯晚疫病化学防治的理论基础及防治策略 [C]//陈伊里, 屈冬玉. 中国马铃薯研究与产业开发. 哈尔滨: 哈尔滨工程大学出版社, 2004.
- [29] 王文桥, 刘国容. 卵菌对内吸杀菌剂的抗药性及对策 [J]. 植物病理学报, 1996(4): 7–9.
- [30] 封海梅. 陕西榆林马铃薯高产栽培技术及病虫害防治 [J]. 农业工程技术, 2019(20): 68.
- [31] 张贵青. 马铃薯高产栽培技术 [J]. 新疆农垦科技, 2020, 43(7): 15–16.
- [32] 董静, 刘焯焜, 郭晓丽, 等. 马铃薯晚疫病发生的气象条件与防治 [J]. 农家科技(下旬刊), 2015(12): 186.
- [33] 蒋继志, 张蕾, 刘璇, 等. 致病疫霉拮抗内生细菌的筛选及离体防病作用 [J]. 河北农业大学学报, 2013, 36(2): 75–79.
- [34] 梁允刚, 孟晶, 谭兰玉, 等. 马铃薯晚疫病生防菌的分离鉴定与防治效果 [J]. 北方农业学报, 2017, 45(4): 54–57.
- [35] Lacey J. The infectivity of soils containing *Phytophthora infestans* [J]. Annals of Applied Biology, 1965, 56(3): 363–380.
- [36] Reithner B, Ibarra-Laclette E, Mach R L, *et al.* Identification of mycoparasitism-related genes in *Trichoderma atroviride* [J]. Appl Environ Microbiol, 2011, 77(13): 4361–4370. DOI: 10.1128 / AEM.00129–11.
- [37] 苏珍珠, 罗文富, 杨艳丽, 等. 植物内生真菌镰刀菌对马铃薯晚疫病病菌的抑制研究 [J]. 云南农业大学学报, 2009, 24(5): 667–671, 683.
- [38] 孙思萧, 陈晓斌, 赵杰. 我国植物源农药研究现状、应用情况及发展 [J]. 中国农资, 2006(9): 44–45.
- [39] Fakhouri W, Walker F, Vogler B, *et al.* Isolation and identification of N-mercapto-4-formyl-carbostyryl, an antibiotic produced by *Pseudomonas fluorescens* [J]. Phytochemistry, 2001, 58(8): 1297–1303.
- [40] 曹静, 客绍英, 王树桐, 等. 20种植物提取物对马铃薯晚疫病病菌的抗菌活性研究 [J]. 中国农学通报, 2005(12): 343–345.
- [41] 曹静, 客绍英, 王树桐, 等. 15种中草药提取物对马铃薯晚疫病的抑制效果 [J]. 江苏农业科学, 2006(4): 51–52.
- [42] 王萌红. 马铃薯晚疫病的发生与防治 [J]. 现代农村科技, 2020(2): 43–44.
- [43] 周倩, 秦玉芝, 吴秋云, 等. 马铃薯晚疫病抗病育种研究进展 [J]. 分子植物育种, 2016, 14(4): 929–934.
- [44] Adiwilaga K D, Brown C R. Use of 2n pollen-producing triploid hybrids to introduce tetraploid Mexican wild species germ plasm to cultivated tetraploid potato gen pool [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1991, 81(5): 645–652.
- [45] Smilde W D, Brigneti G, Jones J D, *et al.* *Solanum mochiquense* chromosome IX carries a novel late blight resistance gene *Rpi-moc1* [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2005, 110(2): 252–258.
- [46] 周晶, 张子莹, 路远, 等. 利用晚疫病病菌无毒基因瞬时表达技术

- 鉴定马铃薯抗病基因 [J]. 中国马铃薯, 2014(4): 217-224.
- [47] 马英, 赵冬梅, 杨志辉, 等. 29个马铃薯品种(品系)抗晚疫病基因组与抗病相关性分析 [J]. 植物保护, 2020, 46(1): 212-218.
- [48] 张丁, 苍真名, 白雪静, 等. 土层置换对马铃薯叶片酶活性及晚疫病的影响 [J]. 湖北农业科学, 2015, 54(21): 5281-5284, 5290.
- [49] 卢国甫. 马铃薯晚疫病的影响因素及防治对策 [J]. 中国果菜, 2018, 38(11): 90-92.
- [50] 李雅南, 金光辉, 王晓丹, 等. 马铃薯早疫病病原菌生物学特性和形态学鉴定技术研究 [C]//屈冬玉, 陈伊里. 马铃薯产业与中国式主食. 哈尔滨: 哈尔滨地图出版社, 2016: 463-473.
- [51] 韩龙, 康冀川, 雷帮星, 等. 马铃薯早疫病拮抗菌及其抑菌作用研究 [J]. 山地农业生物学报, 2018, 37(1): 27-31.
- [52] 简锦碧. 浅谈马铃薯早疫病的诊断与防治 [J]. 农民致富之友, 2017(17): 85.
- [53] Lourenco V, Moya A, Gonzalez C F, *et al.* Molecular diversity and evolutionary processes of *Alternaria solani* in Brazil inferred using genealogical and coalescent approaches [J]. Phytopathology, 2009, 99(6): 765-774.
- [54] 王迪轩. 马铃薯早疫病的显微镜识别与综合防治 [J]. 农药市场信息, 2016(10): 54-55.
- [55] 郝智勇. 马铃薯种薯生产中常见致病菌及杀菌剂的类型 [J]. 黑龙江农业科学, 2017(5): 154-158.
- [56] 郭润婷, 王惟萍, 谢学文, 等. 马铃薯早疫病的诊断与防治 [J]. 中国蔬菜, 2016(11): 80-82.
- [57] 何凯, 杨水英, 黄振霖, 等. 马铃薯早疫病病原菌的分离鉴定和生物学特性研究 [J]. 中国蔬菜, 2012(12): 72-77.
- [58] 朱杰华. 马铃薯早疫病防治 [J]. 农村科学实验, 2015(10): 21.
- [59] 马涛. 5种杀菌剂对马铃薯早疫病的防效 [J]. 甘肃农业科技, 2014(1): 18-19.
- [60] 刘志会. 马铃薯早疫病防治法 [J]. 农民致富之友, 2016(1): 95.
- [61] 于涵. 马铃薯早疫病生防菌耐代森锰锌菌株的筛选及其防效的研究 [D]. 大庆: 黑龙江八一农垦大学, 2012.
- [62] 高丽辉, 左豫虎, 台莲梅, 等. 木霉菌T-115D对马铃薯早疫病病原菌的拮抗作用 [J]. 农业科技通讯, 2010(8): 45-47, 50.
- [63] 吴颖, 侯谔丹, 张杰. 8种菌株代谢物对茄链格孢菌菌丝生长及孢子萌发的抑制 [J]. 江苏农业学报, 2016, 32(2): 293-298.
- [64] 杨继业, 杨帆, 崔冠慧, 等. 马铃薯早疫病拮抗菌的筛选及其代谢产物的抑菌活性 [J]. 中国蔬菜, 2018(5): 62-66.
- [65] Shahbazi H, Sahebani N. Effect of *Alternaria solani* exudates on resistant and susceptible potato cultivars from two different pathogen isolates [J]. Plant Pathology Journal, 2011, 27(1): 14-19.
- [66] 张福光. 河北省早疫病菌群体结构研究及马铃薯栽培品种对早疫病的抗性评价 [D]. 保定: 河北农业大学, 2011.
- [67] 台莲梅. 马铃薯早疫病菌多样性和侵染过程及品种抗病机制研究 [D]. 大庆: 黑龙江八一农垦大学, 2011.
- [68] 仲彩萍, 孙新荣, 漆文选. 高寒山区马铃薯早疫病症状识别与防治技术 [J]. 陕西农业科学, 2020, 66(5): 101-104.
- [69] 王喜刚, 郭成瑾, 沈瑞清. 马铃薯黑痣病发生规律及综合防治技术研究 [C]//中国植物保护学会. 中国植物保护学会2019年学术年会论文集. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2019.
- [70] 路小琴. 马铃薯黑痣病病原菌的分离鉴定及病原菌粗毒素致病机理初探 [D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2014.
- [71] 田晓燕. 马铃薯黑痣病菌菌丝融合群鉴定及其致病力的测定 [D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2011.
- [72] 孜乃提古丽·阿不都热西提. 棉花棉苗立枯病的发生及防治 [J]. 现代农业科技, 2009(11): 131-132.
- [73] 陈俊华, 郭世保, 史洪中. 保护地黄瓜立枯病的发生与综合防治 [J]. 现代农村科技, 2015(1): 31.
- [74] El Bakali M A, Martin M P, Garcia F, *et al.* First report of *Rhizoctonia solani* AG-3 on potato in Catalonia (NE Spain) [J]. Plant Disease, 2000, 84(7): 806.
- [75] Yanar Y, Yilmaz G, Casmeli I, *et al.* Characterization of *Rhizoctonia solani* isolates from potatoes in Turkey and screening potato cultivars for resistance to AG-3 isolates [J]. Phytoparasitica, 2005, 33(4): 370-376.
- [76] 杨柳. 侵染马铃薯立枯丝核菌病毒的筛选、鉴定及生物学性状分析 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2019.
- [77] 刘宝玉, 胡俊, 蒙美莲, 等. 马铃薯黑痣病病原菌分子鉴定及其生物学特性 [J]. 植物保护学报, 2011, 38(4): 379-380.
- [78] 李乾坤, 孙顺娣, 李敏权. 马铃薯立枯丝核菌病的研究 [J]. 中国马铃薯, 1988, 2(2): 79-85.
- [79] 台莲梅, 赵巧兰, 靳学慧, 等. 马铃薯立枯丝核菌生物学特性研究 [J]. 植物保护, 2015, 41(1): 89-92.
- [80] 郑果, 惠娜娜, 聂江山, 等. 5种生物杀菌剂拌种防治马铃薯黑痣病的效果 [J]. 中国植保导刊, 2019, 39(12): 73-75.
- [81] 李莉, 曹静, 杨靖芸, 等. 马铃薯黑痣病发生规律与综合防治措施 [J]. 西北园艺(蔬菜专刊), 2013(5): 51-52.
- [82] 佚名. 马铃薯黑痣病的发病规律及症状 [J]. 农化市场十日讯, 2016(14): 33.
- [83] 宁晓雪, 苏跃, 马玥, 等. 立枯丝核菌研究进展 [J]. 黑龙江农业科

- 学, 2019(2): 140–143.
- [84] 关小敏, 孟品品, 刘星, 等. 马铃薯黑痣病生防菌的筛选和鉴定及其生长条件的研究 [J]. 干旱地区农业研究, 2015(3): 90–95.
- [85] 杨文博, 冯波, 佟树敏. 链霉菌 S01 菌株几丁质醇对植物病原真菌的拮抗作用 [J]. 微生物学通报, 1997, 24(4): 224–226.
- [86] Jager G, Velvis H. Biological destruction of conidia of *Verticillium biguttatum* [J]. European Journal of Plant Pathology, 1996, 102(7): 623–633.
- [87] 王德浩. 马铃薯黑痣病的生物防治及其机理研究 [D]. 泰安: 山东农业大学, 2020.
- [88] Lewis J A, Fravel D R, Lumsden R D, et al. Application of biocontrol fungi in granular formulations of pregelatinized starchflour to control damping-off diseases caused by *Rhizoctonia solani* [J]. Biological Control, 1995, 5(3): 397–404.
- [89] Lewis J A, Larkin R P. Extruded granular formulation with biomass of biocontrol *Gliocladium virens* and *Trichoderma* spp. to reduce damping-off of eggplant caused by *Rhizoctonia solani* and saprophytic growth of the pathogen in soilless mix [J]. Biocontrol Science and Technology, 1997, 7(1): 49–60.
- [90] Phijfanden B, Deacon J W. Biotrophic mycoparasitism by *Verticillium biguttatum* on *Rhizoctonia solani* [J]. European Journal of Plant Pathology, 1994, 100(2): 137–156.
- [91] Grinyer J, Hunt S, McKay M, et al. Proteomic response of the biological control fungus *Trichoderma atroviride* to growth on the cell walls of *Rhizoctonia solani* [J]. Current Genetics, 2005, 47(6): 381–388.
- [92] 王爱军, 柴兆祥, 李金花, 等. 马铃薯干腐病菌和黑痣病菌拮抗芽胞杆菌的筛选及鉴定 [J]. 中国生物防治学报, 2013, 29(4): 586–594.
- [93] 朱明明, 张岱, 赵冬梅, 等. 马铃薯黑痣病生防芽胞杆菌的筛选与鉴定 [J]. 江苏农业科学, 2018, 46(14): 97–101.
- [94] 刘小娟, 王文慧, 杨扬, 等. 6 个马铃薯品种对黑痣病抗性初报 [J]. 甘肃农业科技, 2018(2): 26–29.
- [95] 王喜刚, 郭成瑾, 张荣荣, 等. 宁夏马铃薯主栽品种对黑痣病的抗性鉴定 [J]. 植物保护, 2018, 44(3): 190–196.
- [96] 田萍, 王爱军. 马铃薯黑痣病的发生及防治措施 [J]. 现代农业科技, 2017(13): 126–132.
- [97] Taylor C F, Blodgett F M. Control of a wilt disease of potato by formaldehyde dust [J]. American Journal of Potato Research, 1937, 14(5): 154–157.
- [98] Chambers S C. Studies on *Fusarium* species associated with pathogen-tested seed potatoes in Victoria [J]. Australian Journal of Experimental Agriculture and Animal Husbandry, 1973, 13: 718–723.
- [99] Rivera V, Corneli E. Rassegna dei casi fitopatologici osservati nel 1929 (danni da freddo e da crittogame) [J]. Rivista Di Patologia Vegetale, 1931, 21(3): 65–83.
- [100] Shrivastava S. *Fusarium* wilt of potato in India, 1. Occurrence and pathogenicity [J]. India Pathogenicity, 1970, 23: 503–510.
- [101] 许桂英. 马铃薯枯萎病防治技术 [J]. 现代农村科技, 2016(5): 19.
- [102] Weiss F. Survey for potato wilt in Pennsylvania and Southern New York [J]. American Journal of Potato Research, 1924, 1(11): 243–244.
- [103] 薛玉凤. 马铃薯枯萎病病原菌初步研究 [D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2012.
- [104] 陈慧. 马铃薯枯萎病病原菌鉴定及 *Fusarium oxysporum* 遗传多样性的研究 [D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2015.
- [105] 耿妍, 韩翠仙, 张爱香, 等. 马铃薯枯萎病的药剂筛选及室内毒力测定 [J]. 河北北方学院学报: 自然科学版, 2019, 35(11): 36–39.
- [106] 陈春艳, 陈玉章, 王朝贵, 等. 马铃薯枯萎病的防治药剂筛选 [J]. 贵州农业科学, 2014, 42(7): 43–45.
- [107] 徐利敏, 侯亚光, 贾瑞芳, 等. 杀菌剂对马铃薯枯萎病菌的毒力测定 [J]. 北方农业学报, 2018, 46(2): 65–68.
- [108] 王晓丽. 马铃薯枯萎病发生特点及防治措施的初步研究 [D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2012.
- [109] 葛慈斌, 刘波, 朱育菁, 等. 生防菌 NH-BS-2000 对西瓜枯萎病原菌抑制作用的研究 [J]. 厦门大学学报: 自然科学版, 2004(s1): 87–90.
- [110] 李彩虹, 杨志辉, 张岱, 等. 马铃薯枯萎病拮抗菌的筛选与鉴定 [J]. 江苏农业科学, 2018, 46(13): 92–95.
- [111] 刘智慧. 生防菌与有机肥联用防治马铃薯枯萎病及对土壤微生物生态影响的研究 [D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2016.
- [112] 贾瑞芳, 徐利敏, 赵远征, 等. 37 份马铃薯品种对枯萎病的抗性鉴定 [J]. 中国马铃薯, 2019, 33(5): 296–303.
- [113] 曲延军, 蒙美莲, 张笑宇, 等. 马铃薯品种对枯萎病菌的抗性鉴定 [J]. 植物保护, 2015, 41(3): 149–153.
- [114] 孙启铭. 冬马铃薯高垄地膜覆盖栽培技术 [J]. 农村实用技术, 2002(10): 11.
- [115] 张君诚, 王铮敏, 张杭颖, 等. 蕨类植物内生菌研究进展 [J]. 中国农学通报, 2010, 26(20): 70–72.