

中图分类号: S532 文献标识码: A 文章编号: 1672-3635(2021)03-0272-09

DOI: 10.19918/j.cnki.1672-3635.2021.03.010

综 述

马铃薯细菌性病害及防治研究进展

曹贞菊, 陈明俊, 罗小波, 尹 旺, 雷尊国, 李 飞*

(贵州省农业科学院生物技术研究所/贵州省马铃薯工程技术研究中心, 贵州 贵阳 550006)

摘 要: 马铃薯细菌性软腐病和环腐病是农业生态系统的常见病害, 可发生在马铃薯生长或贮藏期。马铃薯是人类消费的第一大非谷类粮食作物, 马铃薯软腐病和环腐病的发生严重制约着马铃薯产业的健康发展。文章主要论述了上述2种马铃薯细菌性病害所造成的危害特点及国内外主要防治研究进展, 并就存在的问题提出相应建议和研究展望。

关键词: 马铃薯; 细菌性病害; 防治措施

Research Progress in Potato Bacterial Diseases and Control Measures

CAO Zhenju, CHEN Mingjun, LUO Xiaobo, YIN Wang, LEI Zunguo, LI Fei*

(The Institute of Biotechnology, Guizhou Academy of Agricultural Sciences/

Guizhou Potato Bioengineering Center, Guiyang, Guizhou 550006, China)

Abstract: Potato bacterial soft rot and ring rot are common diseases in agro-ecosystem, which can occur in the period of growth and storage of potato. Potato is the largest non-cereal food crop for human consumption, but the development of the potato production industry has been restricted by the frequent occurrence of bacterial soft rot and ring rot. The characteristics of the damage caused by the above two potato bacterial diseases and the research progress of the main control at home and abroad were reviewed, and the corresponding suggestions and research prospects for the existing problems were put forward.

Key Words: potato; bacterial disease; control measure

马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)是人类消费的第一大非谷类粮食作物, 在保障发展中国家粮食安全方面具有巨大潜力^[1]。目前, 全球马铃薯种植面积超过1 900万hm², 年产量约为3.88亿t。在中国和印度, 约有13亿人以新鲜马铃薯为主食, 每人每年消费约50 kg^[2]。自2006年农业部提出马铃薯产业发展规划以来, 中国马铃薯产业逐年稳步发展。但随着

马铃薯种植面积的扩大, 各类病害也随之而来。造成马铃薯叶片和块茎损伤的病原体有病毒、真菌、线虫、昆虫、细菌等40多种^[3-5]。这些病害对马铃薯生产系统造成高达22%的直接或间接损失, 并严重影响马铃薯块茎的质量和产量^[6]。本文综述了马铃薯细菌性软腐病和环腐病的发生特点和国内外防治研究进展, 并就存在的问题提出相应的对策和建议。

收稿日期: 2021-04-09

基金项目: 贵州省现代农业国际科技合作基地(黔科合平台人才[2019]5804); 贵州省马铃薯遗传改良科技创新人才团队(黔科合平台人才[2020]5002); 贵州省农业科学院学术新苗培养及创新探索专项(黔科合平台人才[2018]5768-09); 贵州省薯类产业技术创新人才基地([2016]22)。

作者简介: 曹贞菊(1991-), 女, 硕士, 研究实习员, 主要从事马铃薯遗传育种及病虫害研究。

*通信作者(Corresponding author): 李飞, 博士, 研究员, 主要从事马铃薯遗传育种及分子生物学研究, E-mail: gzlf@163.com。

1 马铃薯软腐病

1.1 发生特点

马铃薯软腐病主要是由果胶杆菌属 *Pectobacterium* spp. 和迪基氏杆菌属 *Dickeya* spp. 细菌引起^[7]。该病广泛分布于中国马铃薯各优势产区, 严重影响马铃薯的产量和质量。根据发病时期的不同, 习惯将田间生育期引起马铃薯植株地下茎、块茎和地上茎基部组织产生黑色腐烂症状的病害称为黑胫病; 将贮运期造成马铃薯块茎腐烂症状的病害称为软腐病^[8]。

软腐病主要是由果胶杆菌属 *Pectobacterium* spp. 细菌分泌的果胶酶引起的, 这些果胶酶降解植物中膜层和细胞壁中的果胶, 破坏植物细胞壁, 导致植物组织潮湿、腐烂并有恶臭^[9]。病原菌往往不能完全降解细胞壁, 因此, 在浸软的组织中仍然可以看到细胞轮廓。病原菌大量存在木质部时, 可导致维管组织坏死。软腐病通常发生于植物块茎、根茎和鳞茎中, 也可以发生在肉质的植物组织中, 如多汁的茎和叶, 或叶子紧凑的蔬菜中, 如生菜头^[10]。

无论是由 *Pectobacterium* spp. 或 *Dickeya* spp. 引起的马铃薯块茎软腐病和黑胫病的症状都是相似的。在潮湿条件下病变从母块茎向上移动到茎秆, 使块茎和茎呈黏糊状, 并使其潮湿、腐烂。当条件干燥时, 症状表现为茎、叶发育不良, 发黄和枯萎^[11]。土壤、病残体、带菌种薯和飞虫携带的病原菌是软腐病重要的初侵染源^[12,13]。通过接触, 健康块茎极易被感染, 并形成半流奶油状物质, 这些物质在空气中被氧化后会变黑, 进而产生腐烂难闻的鱼腥味。软腐病症状一旦出现, 就会迅速发展。当条件适宜时, 接触病原菌的块茎会在 2~3 d 内腐烂, 而感染的植物在萎蔫症状出现后数小时内死亡^[14]。

1.2 防治措施

1.2.1 农业防治

软腐病原体常见于环境中, 特别是灌溉用水中, 目前还没有办法消除木质部或皮孔内软腐病原菌^[9]。因此, 软腐病害控制很大程度上依赖预防。带病种薯是马铃薯黑胫病和软腐病的主要初染源, 要严格对马铃薯种薯进行专业认证和分级来保证种薯质量, 并在种植、喷洒、捆茎、收割和分级贮藏

时, 通过清洗和使用消毒机器清理等措施来进行防控。例如, 发苗期发现感病, 及时处理发病植株和母薯, 避免感染其他健康植株。收获时, 对种薯的薯块进行严格分级, 及时清理掉带病或有伤口薯块。贮藏时控制贮藏温度, 低温但不使薯块结冰可有效阻止病原菌的入侵及繁殖。分级贮藏时, 需及时烘干薯块表面, 通入冷风长期贮藏, 要防止温度过高使薯块发芽。Rutolo 等^[15]研究报告了在实验室和商业贮藏条件下, 利用一系列气体传感器(特别是金属氧化物、电化学、光电离和非色散红外)对软腐病菌进行监测。结果表明, 大量的气体传感器对软腐病的早期检测有较高的准确性。此外, 合理施用钙肥和氮肥也能有效降低 *Pectobacterium* spp. 和 *Dickeya* spp. 导致的植物软腐病^[16,17]。

在育种方面, 科学家们也做了一系列研究。Lebecka 和 Michalak^[18]评价了 11 个马铃薯品种('Bryza' 'Denar' 'Glada' 'Irys' 'Jelly' 'Mieszko' 'Owacja' 'Satina' 'Sonda' 'Tajfun' 和 'Vineta') 对马铃薯软腐病菌 *D. solani* 的抗性, 其中抗性最强的品种是 'Mieszko' 'Tajfun' 和 'Sonda'。Lebecka 和 Czarniak^[19]测试了 10 个马铃薯品种 'Brooke' 'Glada' 'Hermes' 'Irys' 'Lady Claire' 'Lady Rosetta' 'Omega' 'Smith Comet' 'Verdi' 和 'VR808' 对 *D. solani* 和 *P. brasiliense* sp. nov 的抗性, 发现 'Lady Rosetta' 和 'Brooke' 栽培品种的腐烂程度比 'Hermes' 'Lady Claire' 和 'VR808' 严重。Lebecka 等^[20]用 26 个已筛选出具 *P. atrosepticum* 抗性的二倍体杂交种, 通过块茎和黑胫反应, 对高侵染性菌株 *D. solani* 进行抗性筛选。有 24 个二倍体无性系在接种该菌后的块茎反应与已证明有 *Pectobacterium* 抗性的 USA 249[短链球菌(+)]马铃薯的体细胞杂种[无明显差异]; 有 17 个无性系在抗黑胫病方面显著优于抗黑胫病品种 'Glada'。选定的二倍体中有 11 个产生未减数配子(2n 配子), 可用于提高四倍体马铃薯对 *Pectobacterium* 和 *Dickeya* 抗性。

1.2.2 化学防治

化学防治是最快速、有效杀灭病原菌的方法。目前, 已开发多种化学药剂用于控制由 *Pectobacterium* spp. 和 *Dickeya* spp. 导致马铃薯软腐病和黑胫病。使用的大多数化学药剂含有抗生素(主要是链霉素及其衍生物)、有机盐和无机盐等药

剂组合物。采用农用链霉素进行种薯处理是生产中应用较为普遍的马铃薯黑胫病、软腐病防控技术手段。种植前, 将马铃薯块茎浸泡在链霉素、次氯霉素或链霉素/汞化合物的混合物中, 可以降低黑胫病和软腐病发生率。用卡苏加霉素、维吉尼亚霉素代替链霉素或使用杀菌剂(乙酸、硼酸和漂白粉)时也得到了类似的结果^[21]。此外, 梁欢等^[7]研究表明3%噻霉酮WP、20%叶枯唑WP和0.3%四霉素对马铃薯软腐病具有较好的防控效果。但随着农业中使用合成化合物, 包括抗生素的增多, 会对人类和环境造成危害, 也会导致抗菌素耐药性的产生^[22]。随着2017年农用链霉素全面退市, 筛选高效、低毒和低残留的农用链霉素替代杀菌剂成为马铃薯生产上亟待解决的问题。

1.2.3 生物防治

生物防治策略包括利用拮抗菌株与病原菌之间的拮抗作用来抑制病原菌。这是防治植物病害中最有潜力和有效途径之一, 也是抗马铃薯病害生物农药研发的重要手段。但是, 目前的防治应用大多数集中在抑制活性上, 对代谢产物中有效成分的分离提取研究报道较少。Youdkes等^[23]测试了一种存在于陆生和水生环境中的小型、活跃细菌捕食者蛭弧菌(*Bdellovibrio*)及其类似菌(BALOs)来控制马铃薯软腐病。BALOs菌株HD100、109J和merRNA可以有效地捕食各种致病菌株 *Dickeya* spp. 和 *Pectobacterium* spp., 所有BALOs菌株都能有效降低软腐病发生, 甚至达到完全预防。Sana等^[24]鉴定了一株具有强拮抗活性的、能产类糖脂化合物的解淀粉芽孢杆菌菌株Ar10对软腐菌的生物防治。用菌株Ar10处理马铃薯块茎72 h后, 病害症状明显减轻(坏死深度/面积减少100%, 重量减轻85.05%)。用发酵上清液处理马铃薯块茎1 h后, 也呈现出相同效果。Gerayeli等^[25]从马铃薯根际分离鉴定出对马铃薯软腐病有防治潜力的短小芽孢杆菌和解淀粉芽孢杆菌, 对 *Pectobacterium carotovorum* subsp. *carotovorum* (Pcc)的防治效果为63.7%和47.8%。Hadizadeh等^[26]使用TaqMan实时PCR研究马铃薯内生菌 *Serratia plymuthica* A30对马铃薯黑胫病致病菌 *Dickeya solani* 的拮抗性, 结果表明该拮抗菌能使软腐病发病率降低58.5%, 并能以潜伏感染的形式传给后代。采收

后用生防剂处理马铃薯块茎可降低贮藏期间软腐病的严重程度, 并可预防大田栽培过程中软腐菌从母块茎向后代传播。Maciag等^[27]建立了一个由5株拮抗细菌组成的人工组合“五大拮抗菌”(GF)菌群, 分别为: *Plyratia* strain A294、*Enterobacter amnigenus* strain A167、*Rahnella aquatilis* strain H145、*Serratia rubidaea* strain H440和 *S. rubidaea* strain H469。开发了由这5种拮抗菌组成的液体和粉末制剂, 通过与病原菌混合处理马铃薯块茎, 发现软腐病的严重性和发病率各降低62.75%和48.61%。Salem和Abd El-Shafea^[28]研究了枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*), 荧光假单胞菌(*Pseudomonas fluorescence*), 铜绿假单胞菌(*Pseudomonas aeruginosa*)和链霉菌(*Streptomyces* spp.) 4种生物制剂对2种软腐病原菌 *Erwinia carotovora* subsp. *carotovora* (Ecc1和Ecc2)进行拮抗分析, 发现链霉菌属对Ecc1和Ecc2具有最强的抑制作用, 其次是荧光假单胞菌, 枯草芽孢杆菌和铜绿假单胞菌。同时, 使用生物制剂可降低菌株Ecc1和Ecc2的病害严重程度。

此外, 许多植物提取物, 如萜烯、生物碱、类黄酮等成分都具有较强的杀虫或抑菌活性, 这些提取物具有低毒性、残留少、污染少等优点, 目前国内外学者在这方面已经开展了较多研究工作。Sampietro等^[29]从阿根廷西北部提取具抗菌活性的富含黄酮类化合物的蜂胶, 能有效地降低 *E. carotovora* subsp.引起的马铃薯软腐病的发生率和严重程度。Habibeh等^[30]发现植物天然化合物新型香精油(EOs)在体外和体内条件下均能有效防治软腐病。Ndivo等^[31]研究了印度楝树(*Azadirachta indica* M.)、大蒜(*Allium sativum* M.)和芦荟(*Aloe secundiflora* Engl.)提取物对马铃薯品种‘Kenya Mpya’ ‘Sherekea’和‘Purple Gold’软腐菌生长的影响, 所有提取物处理块茎腐烂程度均显著降低。其中大蒜的抑菌效果最高, 芦荟的抑菌效果最低。Shaheen和Issa^[32]采用高效液相色谱法测定了骆驼蓬种子总生物碱提取物(TAE)对4种植物病原菌(*Ralstonia solanacearum* system II、*Erwinia amylovora*、*Pectobacterium carotovorum* subsp.和 *Burkholderia gladioli*)的体外抑菌活性。结果表明300 μg/mL的浓度提取物显示出最好的软腐病菌抑制效果。

1.2.4 噬菌体防治

Mallmann和Hemstreet^[33]于1924年首次发现了与植物病原菌相关的噬菌体,当时他们分析证明了白菜滤液能抑制引发白菜腐烂病原菌*Xanthomonas campestris* pv.的生长。Moore^[34]提出可以利用噬菌体作为病害控制剂。此后不久,噬菌体成功用于预防由*Erwinia carotovora* subsp.引起的马铃薯块茎腐烂病^[35]。尽管早期结果令人鼓舞,但噬菌体治疗法并未被证明是一种可靠且有效的植物病害控制方法^[36-39]。

近年来,使用噬菌体作为生物防治剂来靶向预防植物病原菌获得了越来越多的关注^[40,41]。噬菌体是一种细菌病毒,其能特异地侵入和溶解细菌细胞,从而有效减少细菌数量^[42],对真核细胞没有直接负面影响。感染后,溶菌噬菌体进行快速复制,随后溶解宿主细胞,并释放大量子代病毒到环境中^[40]。当细菌数量较多且环境条件有利时,噬菌体感染会导致其数量显著增加。一个好的噬菌体混合物在控制植物病原菌方面非常有效,并且在化学药剂失去效力后仍能长期发挥作用^[43,44]。与其他控制措施相比,这是一个明显的优势。噬菌体的另一个优点是它们可以感染抗生素或重金属抗性细菌^[40]。

Voronina等^[45]确定了一种新的自噬病毒亚科Phimunavirus属的一个独立系统发育分支的podovirus PP16噬菌体,能广泛感染马铃薯软腐病和黑胫病菌株。噬菌体PP16在植物体内均能有效感染细菌。田间试验表明,用噬菌体PP16处理种薯后,植株萌发率显著提高。Byth等^[46]分离鉴定了29种对软腐病致病菌有毒力的噬菌体,选取其中6种形成噬菌体“鸡尾酒”。对多种致病菌进行测试,结果表明噬菌体“鸡尾酒”裂解93%的测试菌株,使软腐病发生率和严重程度分别降低61%和64%。Peter等^[47]从中国武汉收集的土壤和水样中分离出的11个噬菌体,用于侵染从肯尼亚纳库鲁县分离出引起马铃薯软腐病症状*P. carotovorum*病原菌,结果表明噬菌体浓度和施用时间是有效控制软腐病的关键因素。在接种病原菌之前或之后1 h内,以 1×10^9 噬菌斑形成单位(PFU)/mL的浓度施用噬菌体,可使软腐病症状降低90%。

1.2.5 其他防治方法

纳米颗粒也是一种很有前景的抗菌剂,如银纳

米结构(AgNPs),其已被证明可以杀灭650种致病菌、真菌和病毒,并可与其他拮抗细菌结合^[22]。Anna等^[48]使用dc-APGD合成了由果胶(Pectin, PEC)或十二烷基硫酸钠(Sodium dodecyl sulfate, SDS)稳定的PEC-AgNPs和SDS-AgNPs,并测试其对*Dickeya* spp.和*Pectobacterium* spp.的抑菌活性,其最低抑菌浓度分别为5.5和0.753 mg/L。Hossain等^[49]利用假单胞菌无细胞培养上清液绿色合成AgNPs,显示出对*D. dadantii*生长、游动、生物膜形成和块茎浸软的抗菌活性。AgNPs(12 g/mL)和AgNO₃(50 g/mL)具有较强的抗菌活性,抗菌活性随AgNPs浓度的增加而增加。

此外,群体感应(Quorum sensing, QS),也可能成为控制植物病原菌的一种潜在策略。细菌的通讯系统是由化学信号分子介导的,这个过程被称为群体感应,这一过程的灭活称为群体淬灭(Quorum quenching, QQ)。其通过抑制信号合成,检测酶催化降解以及修饰信号来干扰QS。N-酰基高丝氨酸内酯(N-acyl-homoserine lactones, AHLs)代表了一系列广泛保守的QS信号,涉及许多革兰氏阳性细菌病原体中毒力因子的产生。Alinejad等^[50]研究鉴定QQ细菌作为*Pectobacterium carotovorum* subsp. *carotovorum* (Pcc)病原菌的生物防治剂,在存有γ-己内酯(Gamma-caprolactone, GCL)情况下,从根际分离获得能降解酰基-高丝氨酸内酯信号分子的分离株,根据其表型特征和16S rRNA测序分析,这些分离株被鉴定为*Pseudomonas*, *Bacillus*和*Erwinia*,并引入了根际假单胞菌*Pseudomonas rhizosphaerae*作为QQ药剂。对照于接种Pcc,接种*Bacillus pumilus*, *Pseudomonas fluorescens*和*Pseudomonas* sp.的马铃薯块茎软腐病降低了98%。Fan等^[51]分离了可降解AHL的细菌菌株,并评估了最有效的菌株对抗QS介导的病原体的潜力。结果显示,在萝卜和马铃薯切片上,降解AHL的细菌*Ochrobactrum intermedium* D-2可有效抑制病原菌*Pectobacterium carotovorum* subsp. *carotovorum* (Pcc)的生长。

2 马铃薯环腐病

2.1 发生特点

马铃薯环腐病是由*Clavibacter michiganensis*

subsp. *sepedonicus* (Cms)引起的造成重大经济损失的一种检疫性病害。*Clavibacter michiganensis* (Cm)是革兰氏阳性需氧棒状杆菌, 没有菌丝也不产孢子, 主要存在于木质部维管中, 能引起萎蔫、茎溃烂、维管变色等系统性症状^[52]。Cm又根据宿主特异性、生化和遗传特征分为6个亚种。*Cm. subsp. sepedonicus* (Cms)侵染马铃薯; *Cm. subsp. michiganensis* (Cmm)感染番茄, *Cm. subsp. nebraskensis* (Cmn)诱导玉米萎蔫病和枯萎病; *Cm. subsp. tessellarius* (Cmt)引起小麦斑点病; *Cm. subsp. insidiosus* (Cmi)引起紫花苜蓿的萎蔫和发育不良; *Cm. subsp. phaseoli* (Cmp)引起菜豆细菌性系统病害^[53]。Cmm、Cms和Cmi均受严格检疫控制^[52]。该菌典型的毒力因子包括胞外纤维素酶、敏感反应诱导蛋白、分泌酶和胞外多糖等^[54]。除Cms外, 其他亚种由于类胡萝卜素的存在而被染成黄色到橙色, 并且通常由于胞外多糖的产生而显现出黏液菌落形态^[52]。

马铃薯环腐病病原体既存在于植物内部, 也存在于土壤中。其症状一般在生长期结束时出现。首先表现为叶片褪绿, 颜色变浅, 茎叶萎蔫直至黄化枯死。枯死后茎秆为绿色, 叶片黄化但不脱落, 维管束变为黄褐色。块茎上由于维管组织破坏, 而有棕色的裂缝, 边缘是红色的^[55], 切开病薯块茎并挤压时, 有奶酪状物质从维管环中流出, 并伴有挥发性气味散出。Blasioli等^[56]研究发现Cms释放出挥发性化合物为2-丙醇和3-甲基丁酸, 主要来源于细菌代谢中的氨基酸降解、碳水化合物和脂肪酸氧化。在马铃薯块茎中, 病原菌代谢会改变健康薯块散发的挥发性化合物模式。此外, Cms病害是潜伏性的, 即使无症状也能感染。

2.2 防治措施

2.2.1 农业防治

Clavibacter michiganensis subsp. *sepedonicus* (Cms)是一种不易控制的病原菌, 其传播的一个重要原因是带病种薯。防治马铃薯环腐病最有效的农业防治方法之一是通过病原菌进行早期检测, 这在马铃薯生产、加工和分配中尤为重要。然而, Cms通常在低浓度下也能生存, 可导致病原菌在马铃薯中潜伏数代。因此, 为了达到可靠、灵敏的马铃薯环腐病检测需求, 欧洲和地中海植物保护组织(European

and Mediterranean Plant Protection Organization, EPPO)委员会建议使用至少两种基于不同生物学特性的诊断测试, 包括致病性测试和适当的生理、生化、血清学或分子检测^[57]。一些血清学方法, 如免疫荧光法(Immunofluorescence assay, IFA)和酶联免疫吸附法(Enzyme-linked immunosorbent assay, ELISA), 用于检测Cms。然而, 血清学方法由于低灵敏度和会导致交叉污染而受到一定限制。单克隆方法的应用显著提高了免疫荧光分析型血清实验的特异性, 但会导致灵敏性降低、成本升高。为了促进检测工作, Przewodowski和Przewodowska^[58]使用3株不同酸性细菌胞外多糖(Extracellular polysaccharides, EPS)水平的Cms菌株混合产生抗原, 开发具有免疫特性的多克隆兔抗Cms IgG抗体, 无论其EPS水平如何, 均可通过免疫方法检测Cms。这种新抗体使Cms的免疫诊断更加敏感可靠, 并且这种抗体可以用于许多类型的免疫分析。

近年来, 基于DNA的分子方法已广泛应用于植物病原的诊断。基于DNA的PCR方法高度敏感, 但不具备现场简便诊断, 尤其是在需要在严格的实验室条件下进行。接着科学家们开发了基于DNA的检测环介导等温扩增(Loop-mediated isothermal amplification, LAMP)方法为田间应用提供了便利。由于其独特的引物设计, 可以比传统的扩增方法在更短的时间内创造出更多的扩增产物, 而不需要一个温度循环, 并且可以在不需要实验室环境的情况下使用简单的加热器进行应用。Sagcan和Kara^[59]优化了Cms病原菌的LAMP检测方法。采用了比色法和横向侧流试纸条(Lateral flow device, LFD)法对阳性样品进行检测, 不需要任何成像设备。通过简单的DNA分离方法和反应混合物的冻干, 可以得到一种适合现场研究的方法。

2.2.2 化学防治

目前已开发了很多化学源性的药剂用于马铃薯环腐病害防控。播种前用农用链霉素、甲基托布津和滑石粉混合拌种; 发病期用硫酸链霉素、25%络氨铜水剂500倍液、50%百菌通可湿性粉剂400倍液、或47%加瑞农可湿性粉剂700倍液等药剂进行处理。另外, 化学杀菌剂如漂白剂、季铵盐、高锰酸钾、硫酸铜、二氧化氯、碘和含酚化合物也能达

到控制 Cms 的效果^[60]。Alla 等^[60]研究了系统除草剂二氯苯氧乙酸 (2,4-D)、敌草隆 (Diuron)、草甘膦 (Glyphosate)、二氯吡啶酸 (Clopyralid)、三氟硝草醚 (Fluorodifen), 以及商品制剂“青金石”(Lazurite)、“利多米金”(Ridomil Gold) 和线粒体抑制农药类似物单碘乙酸钠等农药对 Cms 生物膜形成的影响。结果表明, 接触单碘乙酸钠和青金石制剂后, Cms 生物膜形成减少, 这可能是由于这些制剂的杀菌作用。2,4-D 和利多米金制剂促进生物膜的形成。系统除草剂敌草隆、草甘膦、二氯吡啶酸、三氟硝草醚对细菌生物膜形成过程无明显影响。

2.2.3 生物防治

马铃薯 Cms 病害是在植物生长过程中以马铃薯茎枯萎的形式出现, 也是细菌细胞在茎内聚集形成生物膜的结果。利用以天然化合物为基础的制剂, 开发有效、安全的马铃薯 Cms 防治方法是很有前途的。Jin 等^[61]研究了海带提取物对 Cms 的抑菌活性, 所有十九个分级分离物均对 Cms 有抑菌活性, 而三级分离物 (Fr.3) 的抗菌活性最高, 其主要成分是烷烃、酯、酸和醇, 结果表明, 海带提取物对 Cms 有抑菌潜力。高以宸等^[62]用红蓼挥发油植物源杀菌剂处理马铃薯种薯和幼苗, 分析对 Cms 的防治效果, 结果显示种薯各项发芽指标均显著增加, 马铃薯幼苗各生长指标及各叶绿素含量均显著高于对照组, 病情指数显著低于对照组, 且稀释 0~80 倍的该杀菌剂也能达到同样的效果。

此外, 纳米复合材料生物制剂也有很好的 Cms 防治效果。Perfileva 等^[63]研究从药用大担子菌灵芝、猪苓、硫酸菌、香菇和平菇中提取的硒复合材料对 Cms 的活力和生物膜形成能力的影响。Cms 与生物复合材料共同孵育后, 细菌细胞活性受到损害。其中以香菇和灵芝的胞外代谢产物为基础的生物复合活性最高。将真菌来源的生物聚合物添加到细菌悬浮液中后发现 Cms 形成生物膜的能力明显依赖于生物复合类型, 在许多情况下, Cms 形成生物膜的能力大大降低。Perfileva 等^[64]又发现以阿拉伯半乳聚糖 (Se/AG) 和淀粉 (Se/St) 为基质的硒纳米复合材料 (NC): Se/AG NC (含 6.4% 的硒) 和 Se/St NC (含 12.0% 的硒) 对马铃薯植株的健康和 Cms 侵染均无不良影响, 但对其生长、叶片数量和营养成分均有促进作用。

Se/AG NC 通过增加活性氧含量和增加过氧化物酶活性来提高马铃薯植株的免疫状态, 从而对马铃薯植株产生了有利影响。并且已经证明经过纳米复合材料杀菌处理后, 该纳米复合材料不会在马铃薯植株中存留, 表明 Se/AG NC 和 Se/St NC 可作为潜在药剂用于 Cms 的防治。

3 研究展望

自 2015 年马铃薯主食化战略实施以来, 马铃薯产量逐年增加。据统计, 中国是世界马铃薯总产量最多的国家。2019 年中国马铃薯种植面积达到 478.95 万 hm^2 , 单位面积产量达到 19 139.7 kg/hm^2 , 总产量为 9 193.8 万 t, 占全球总产量的 24.91%^[65]。马铃薯兼具食用、加工、饲料等功能, 有助于改善和丰富中国人民的营养膳食结构。马铃薯细菌性软腐病和环腐病是马铃薯生产中的重要病害, 严重阻碍马铃薯产业发展。即使近年来有很多新技术、新方法研究有助于马铃薯农业综合管理和实践, 但病害的发生导致马铃薯减产严重。因此, 寻找马铃薯软腐病和环腐病的防治新方法是必要的, 这不仅能够减少产量损失也能够减少昂贵的、破坏环境的化学药剂使用。

目前为止, 没有一种方法能彻底的消除马铃薯细菌性病害, 而大多都是以预防为主。在病害早期阶段或没有症状的时候进行检测是非常重要的。需依靠高通量、特定和灵敏的技术达到检测目的, 大多数基于免疫和核酸的技术已经证明能满足基本检测要求。然而, 这些方法很大程度上都局限于实验室研究, 需要复杂的设备和经验丰富的人员操作, 从取样到最终结果, 费力又耗时, 因此需要开发更多精确且快速的马铃薯软腐病和环腐病检测技术^[66,67]。

农业必须适应气候变化并提高生产系统的复原力, 随着化学工业发展, 农药的过度使用, 导致病原体对农药的耐药性上升。而气候变化的影响及农业发展的需要, 马铃薯种薯的跨区域运输, 导致病原体通过种薯传播而出现在新区域中^[68]。这就要加大种薯的分级、分选监管力度。同时, 也要开展更多无污染、绿色健康环保的植物源生物制剂研究, 如微生物制剂、噬菌体、纳米复合材料等, 用于马铃薯软腐病和环腐病的防治。此外, 也可采用更传

统、直接的育种方法, 筛选或培育出抗马铃薯软腐病和环腐病的优质马铃薯材料, 达到从源头上减少药剂使用目的, 从而有利于促进马铃薯产业健康可持续发展。

[参 考 文 献]

- [1] FAOSTAT. Food and agriculture data [EB/OL]. 2019. <https://www.fao.org/faostat/en/data/QCinfo>.
- [2] Devaux A, Goffart J P, Petsakos A, *et al.* Global food security, contributions from sustainable potato agri-food systems [M]. Berlin: Springer International Publishing, 2020.
- [3] Fiers M, Edel-Hermann V, Chatot C, *et al.* Potato soil-borne diseases. A review [J]. *Agronomy for Sustainable Development*, 2012, 32(1): 93-132.
- [4] Kumar R, Tiwari R K, Jeevalatha A, *et al.* Potato viruses and their diagnostic techniques: an overview [J]. *Pharmacology Phytochemistry*, 2019, 8(6): 1932-1944.
- [5] Kumar R, Kaundal P, Jeevalatha A, *et al.* Development of a visual detection method for potato virus S by reverse transcription loop-mediated isothermal amplification [J]. *3Biotech*, 2020, 10(5): 213(1-8).
- [6] Tiwari R K, Kumar R, Sharma S, *et al.* Potato dry rot disease: current status, pathogenomics and management [J]. *3Biotech*, 2020, 10(503)(11): 1-18.
- [7] 梁欢, 徐进, 王晓宁, 等. 11种杀菌剂对马铃薯软腐病的防治效果 [J]. *植物保护*, 2020, 46(5): 309-315.
- [8] Nicole, Hugouvieux-Cotte-Pattat, Guy, *et al.* Bacterial pectate lyases, structural and functional diversity [J]. *Environmental Microbiology Reports*, 2014, 6(5): 427-440.
- [9] Amy O, Charkowski. The changing face of bacterial soft-rot diseases [J]. *Annual Review of Phytopathology*, 2018, 56: 1-20.
- [10] Bing M, Hibbing M E, Kim H S, *et al.* Host range and molecular phylogenies of the soft rot enterobacterial genera *Pectobacterium* and *Dickeya* [J]. *Phytopathology*, 2007, 97(9): 1150.
- [11] Pérombelon M C, Kelman A. Ecology of the soft rot *Erwinias* [J]. *Annual Review of Phytopathology*, 1980, 18: 361-387.
- [12] Czajkowski R, Boer W, Velvis H, *et al.* Systemic colonization of potato plants by a soilborne, green fluorescent protein-tagged strain of *Dickeya* sp. *biovor* 3 [J]. *Phytopathology*, 2010, 100(2): 134.
- [13] Pérombelon M C. Potato blackleg: epidemiology, host-pathogen interaction and control [J]. *Netherlands Journal of Plant Pathology*, 1992, 98(2): 135-146.
- [14] Elhalag K, Elbadry N, Farag S, *et al.* Etiology of potato soft rot and blackleg diseases complex in Egypt [J]. *Journal of Plant Diseases and Protection New Series*, 2020(8): 240.
- [15] Rutolo M F, Clarkson J P, Glyn H, *et al.* The use of gas phase detection and monitoring of potato soft rot infection in store [J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2018, 145: 15-19.
- [16] Platero M, Tejerina G. Calcium nutrition in *Phaseolus vulgaris* in relation to its resistance to *Erwinia carotovora* [J]. *Journal of Phytopathology*, 1976, 85(4): 314-319.
- [17] Graham D C, Harper P C. Effect of inorganic fertilizers on the incidence of potato blackleg disease [J]. *Potato Research*, 1966, 9 (3): 141-145.
- [18] Lebecka R, Michalak K. Tubers reaction of selected potato cultivars to infection with highly virulent strain of bacteria *Dickeya solani* (in Polish) [J]. *Ziemniak Polish*, 2017, 3: 18-23.
- [19] Lebecka R, Czarniak Z. Laboratory evaluation of infection symptoms caused by highly aggressive strains of bacteria: *Dickeya solani* and *Pectobacterium carotovorum* subsp. *brasiliense* in potato tubers (in Polish) [J]. *Ziemniak Polish*, 2019, 1: 22-27.
- [20] Lebecka R, Wasilewicz-Flis I, Dariusz M. Diploid potato germplasm with resistance to *Dickeya solani* [J]. *Potato Research*, 2020: 1-11.
- [21] Czajkowski R, Pérombelon M C M, Van V J A, *et al.* Control of blackleg and tuber soft rot of potato caused by *Pectobacterium* and *Dickeya* species: a review [J]. *Plant Pathology*, 2011, 60: 999-1013.
- [22] Oulghazi S, Sarfraz S, Zaczek-Moczydlowska M A, *et al.* *Pectobacterium brasiliense*: genomics, host range and disease management [J]. *Microorganisms*, 2021, 9: 106.
- [23] Youdkes D, Helman Y, Burdman S, *et al.* Potential control of potato soft rot disease by the obligate predators *Bdellovibrio* and like organisms [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2020, 86(6): 1220-1231.
- [24] Sana A, Ben S I, Ines K, *et al.* Biological control of the soft rot bacterium *Pectobacterium carotovorum* by *Bacillus amyloliquefaciens* strain Ar10 producing glycolipid-like compounds [J]. *Microbiological Research*, 2018, 217: S0944501318305342.

- [25] Gerayeli N, Baghaee-Ravari S, Tarighi S. Evaluation of the antagonistic potential of *Bacillus* strains against *Pectobacterium carotovorum* subsp. *carotovorum* and their role in the induction of resistance to potato soft rot infection [J]. European Journal of Plant Pathology, 2018, 150(4): 220–228.
- [26] Hadizadeh I, Peivastegan B, Hannukkala A, *et al.* Biological control of potato soft rot caused by *Dickeya solani* and the survival of bacterial antagonists under cold storage conditions [J]. Plant Pathology, 2019, 68(2). DOI: 10.1111/ppa.12956.
- [27] Maciag T, Krzyzanowska D M, Jafra S, *et al.* The Great Five—an artificial bacterial consortium with antagonistic activity towards *Pectobacterium* spp. and *Dickeya* spp.: formulation, shelf life, and the ability to prevent soft rot of potato in storage [J]. Springer Open Choice, 2020, 104(10): 4547–4561.
- [28] Salem E A, Abd El-Shafea Y M. Biological control of potato soft rot caused by *Erwinia carotovora* subsp. *carotovora* [J]. Egyptian Journal of Biological Pest Control, 2018, 28(1): 1032.
- [29] Sampietro D A, Sampietro M, Vattuone M A. Efficacy of Argentinean propolis extracts on control of potato soft rot caused by *Erwinia carotovora* subsp. [J]. Journal of the Science of Food and Agriculture, 2020(1). DOI:10.1002/jsfa.10516.
- [30] Habibeh, Hajian-Maleki, Sareh, *et al.* Efficiency of essential oils against *Pectobacterium carotovorum* subsp. *carotovorum* causing potato soft rot and their possible application as coatings in storage [J]. Post harvest Biology and Technology, 2019, 156(C): 110928.
- [31] Ndivo F M, Njeru E M, Birgen J. Efficacy of neem, garlic and aloe extracts in the management of postharvest potato soft rot caused by *Erwinia carotovora* [J]. Asian Journal of Research in Crop Science, 2018, 1(2): 1–7.
- [32] Shaheen H A, Issa M Y. *In vitro* and *in vivo* activity of *Peganum harmala* L. alkaloids against phytopathogenic bacteria [J]. Scientia Horticulturae, 2019, 264: 108940.
- [33] Mallmann W L, Hemstreet C. Isolation of an inhibitory substance from plants [J]. Journal of Agricultural Research, 1924, 28: 599–602.
- [34] Moore E S. D'Herelle's bacteriophage in relation to plant parasites [J]. South Africa Journal of Science, 1926, 23: 306–307.
- [35] Kotila J E, Coons G H. Investigations on the blackleg disease of potato [J]. Michigan Agricultural Experiment, 1925, 67: 3–29.
- [36] Thomas R C. A bacteriophage in relation to Stewart's disease of corn [J]. Phytopathology, 1935, 25: 371–372.
- [37] Vidaver A K. Prospects for control of phytopathogenic bacteria by bacteriophage and bacteriocins [J]. Annual Review of Phytopathology, 1976, 14: 451–465.
- [38] Goto M. Fundamentals of Bacterial Plant Pathology [M]. New York: Academic Press, 1992.
- [39] Okabe N, Goto M. Bacteriophages of plant pathogens [J]. Annual Review of Phytopathology, 1963, 1: 397–418.
- [40] Frampton R A, Pitman A R, Fineran P C. Advances in bacteriophage-mediated control of plant pathogens [J]. International Journal of microbiology, 2012: 326542.
- [41] Colin B, Olivia M A, Ross R P, *et al.* Bacteriophages and bacterial plant diseases [J]. Frontiers in Microbiology, 2017, 8: e33227.
- [42] Sulakvelidze A, Alavidze Z, Morris J G. Bacteriophage therapy [J]. Antimicrob Agents Chemother, 2001, 45: 649–659.
- [43] Loc-Carrillo C, Abedon S T. Pros and cons of phage therapy [J]. Bacteriophage, 2011, 1(2): 111–114.
- [44] Iriarte F B, Obradovi A, Wernsing M H, *et al.* Soil-based systemic delivery and phyllosphere *in vivo* propagation of bacteriophages [J]. Bacteriophage, 2012, 2(4): 215–224.
- [45] Voronina M V, Bugaeva E N, Vasiliev D M, *et al.* Characterization of *pectobacterium carotovorum* subsp. *carotovorum* bacteriophage pp16 prospective for biocontrol of potato soft rot [J]. Microbiology, 2019, 88(4): 451–460.
- [46] Byth C A, Miranda D A, Witold K, *et al.* A novel six-phage cocktail reduces *Pectobacterium atrosepticum* soft rot infection in potato tubers under simulated storage conditions [J]. FEMS Microbiology Letters, 2019(9): 97–104.
- [47] Peter M, Yu J P, Alice, *et al.* Bacteriophages isolated in China for the control of *Pectobacterium carotovorum* causing potato soft rot in Kenya [J]. Virologica Sinica, 2019, 34(3): 287–294.
- [48] Anna D, Agata M, Piotr J, *et al.* Application of silver nanostructures synthesized by cold atmospheric pressure plasma for inactivation of bacterial phytopathogens from the genera *Dickeya* and *Pectobacterium* [J]. Materials, 2018, 11(3): 331.
- [49] Hossain A, Hong X, Ibrahim E, *et al.* Green synthesis of silver nanoparticles with culture supernatant of a bacterium *Pseudomonas rhodesiae* and their antibacterial activity against soft rot pathogen *Dickeya dadantii* [J]. Molecules, 2019, 24(12): 2303.
- [50] Alinejad F, Shahryari F, Eini O, *et al.* Screening of

- quorum-quenching bacteria associated with rhizosphere as biocontrol agents of *Pectobacterium carotovorum* subsp. *carotovorum* [J]. Archives of Phytopathology and Plant Protection, 2020(6): 1–15.
- [51] Fan X, Ye T, Bhatt P, *et al.* Potential of a quorum quenching bacteria isolate *Ochrobactrum intermedium* d-2 against soft rot pathogen *Pectobacterium carotovorum* subsp. *carotovorum* [J]. Frontiers in Microbiology, 2020, 11: 4020.
- [52] Eichenlaub R, Gartemann K H. The *Clavibacter michiganensis* subspecies: molecular investigation of gram-positive bacterial plant pathogens [J]. Annual Review of Phytopathology, 2011, 49 (1): 445–464.
- [53] Gonzalez A J, Trapiello E. *Clavibacter michiganensis* subsp. *phaseoli* subsp. nov. pathogenic in bean [J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2014, 64(5): 1752–1755.
- [54] Waleron M, Skrzypkowska M, Waleron K, *et al.* Epidemiologia wybranych podgatunków bakterii *clavibacter michiganensis* oraz metody ich identyfikacji i zwalczania [J]. Neurology, 2010, 74(9): 755–761.
- [55] Shattock R. Diseases, pests and disorders of potatoes – a colour handbook – edited by Stuart Wale, H W (Bud) Platt and Nigel Cattlin [J]. Plant Pathology, 2010, 57(5): 989.
- [56] Blasioli S, Biondi E, Samudrala D, *et al.* Identification of volatile markers in potato brown rot and ring rot by combined GC–MS and PTR–MS techniques: study on *in vitro* and *in vivo* samples [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2014, 62(2): 337–347.
- [57] Perminow J, Akselsen I, Borowski E, *et al.* Potato ring rot in Norway: occurrence and control [J]. Potato Research, 2012, 55 (3–4): 241–247.
- [58] Przewodowski W, Przewodowska A. Development of a sensitive and specific polyclonal antibody for serological detection of *Clavibacter michiganensis* subsp. *sepedonicus* [J]. PLoS ONE, 2017, 12(1): e0169785.
- [59] Sagcan H, Kara N T. Detection of potato ring rot pathogen *clavibacter michiganensis* subsp. *sepedonicus* by loop-mediated isothermal amplification (LAMP) assay [J]. Scientific Reports, 2019, 31, 9(1): 20393.
- [60] Alla I P, Antonina G P, Baira B B, *et al.* Pesticides impact on *Clavibacter michiganensis* ssp. *sepedonicus* biofilm formation [J]. Journal of Environmental Science and Health, Part B, 2018, 53(7): 464–468.
- [61] Jin C, Feng J, Xie S, *et al.* *Laminaria japonica* extract, an inhibitor of *Clavibacter michiganensis* subsp. *sepedonicus* [J]. PLoS ONE, 2014, 9(4): e94329.
- [62] 高以宸, 蔡瑾, 王梦亮, 等. 红蓼挥发油杀菌剂对马铃薯环腐病的防治效果 [J]. 山西农业科学, 2019, 406(12): 139–142, 148.
- [63] Perfilova A I, Tsivileva O M, Drevko Y B, *et al.* Effect of selenium-containing biocomposites from medicinal mushrooms on the potato ring rot causative agent [J]. Doklady Biological Sciences, 2018, 479(1): 67–69.
- [64] Perfilova A I, Nozhkina O A, Graskova I A, *et al.* Selenium nanocomposites having polysaccharid matrices stimulate growth of potato plants *in vitro* infected with ring rot pathogen [J]. Doklady Biological Sciences, 2019, 489(1): 184–188.
- [65] 智研咨询. 2020–2026年中国马铃薯产业前景规划及市场规模预测报告 [EB/OL]. (2020–07–22). <https://www.chyxx.com/industry/202007/883616.html>.
- [66] Capote N, Pastrana A M, Aguado A, *et al.* Molecular tools for detection of plant pathogenic fungi and fungicide resistance [J]. Plant Pathology, 2012: 151–202.
- [67] Feng Y, Zhang Y, Ying C, *et al.* Nanopore-based fourth-generation DNA sequencing technology [J]. Genomics Proteomics Bioinformatics, 2015, 13: 4–16.
- [68] Donoso A, Valenzuela S. In-field molecular diagnosis of plant pathogens: recent trends and future perspectives [J]. Plant Pathology, 2018, 67(7): 1–11.