

盛桂林,王燕萍,陈夕军,等. 危害中国花卉的疫霉菌及其防控措施综述[J]. 江苏农业科学,2017,45(16):12-19.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2017.16.003

危害中国花卉的疫霉菌及其防控措施综述

盛桂林,王燕萍,陈夕军,陈孝仁

(扬州大学园艺与植物保护学院,江苏扬州 225009)

摘要:为促进人们对花卉疫病的了解,探索有效的防治方法,本文总结了已报道的我国各类观花植物上的疫病菌种类及花卉疫病的防治措施,重点论述了花卉疫病的生物防治方法及其利弊,并对未来花卉疫病防控措施的发展进行了展望。

关键词:花卉;疫霉;防治措施;生物防治

中图分类号: S432.4⁺4 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2017)16-0012-08

我国具有丰富的花卉种质资源及适宜花卉种植的气候资源,孕育出悠久的花文化。近年来,随着我国物质文化生活水平的不断提高,花卉产业发展迅速。但是,随着花卉种植产业的发展壮大,花卉病害对花卉产品产量与质量的威胁日趋严重。由疫霉菌(*Phytophthora* spp.)引起的花卉疫病是花卉生产过程中危害最严重的病害之一,从苗期至开花期均能侵染花卉植物的各个部位,严重威胁着花卉的安全生产。疫霉菌在分类上属于色菌界卵菌纲真菌,在进化上与真菌界真菌的亲缘关系较远,加之具有二倍体染色体和纤维素成分组成细胞壁等特性,一般的杀真菌剂对疫病几乎无防控效果,造成疫病很难防控^[1]。目前,尚无归纳概括我国花卉疫病发生及防治情况的文献。为促进人们了解我国花卉疫病的一般情况,本文首先总结了已报道的我国重要观花植物上的病原疫霉菌种类,其次介绍了目前花卉疫病的主要防治方法,并从“预防为主、综合防治”的植保方针出发,对其优缺点进行评价,最后对防控方法的未来研究进行了展望。

1 危害花卉植物的疫霉菌种类

本文通过检索各类正规学术期刊上已经发表的中英文文章,归纳总结出目前已知的危害我国花卉植物的疫霉菌种类(表1)。

根据文献报道,我国花卉植物上至少存在13种疫霉病原菌;其中侵染花卉种类最多、危害最大的为寄生疫霉,其次为恶疫霉、樟疫霉、棕榈疫霉(表1)。调查结果同时表明,多种花卉寄主如蝴蝶兰、绿巨人、杜鹃、康乃馨等存在2种或2种以上疫霉菌复合侵染的情况(表2)。根据笔者所在实验室的田间调查和文献报道,花卉疫病在我国花卉植物上发生普遍且严重。但由于人们对花卉疫病缺乏了解,目前尚无其危害

造成花卉产业损失的经济数据。

2 花卉疫病的防治方法

疫霉菌有性生殖产生的卵孢子具有抗逆能力、忍耐极端环境条件的能力,使得植物疫病成为最难防治的土传病害之一^[18]。另外花卉疫病的病程短、发病迅速、毁灭性强,一旦发生很难控制^[22],因此花卉疫病的防治原则应该是“防大于治”。

2.1 加强花卉种苗检疫

近年来,全球花卉贸易总额不断上升^[23]。频繁的花卉进出口贸易增加了疫霉菌的传播风险^[24-28],因此针对花卉的检疫工作尤为重要。针对花卉种苗的检疫分为内检和外检。外检能有效防止境外疫霉菌进入本土传播,危害本土花卉作物。从20世纪80年代至今,我国在进口花卉中陆续发现检疫性有害疫霉菌^[29-30]。内检能够将重要的病原物控制在一定范围内,使之不能在全国范围内传播。严格的内检流程使得诸多外来入侵物种没有大面积暴发成灾,应该依据国家相关检疫法规,尽量不从病区进口、调运种苗。

目前,植物疫病的检测主要依靠传统形态学鉴定和分子生物学技术^[18,31-35]。传统形态学鉴定主要是指观察发病植株症状及依据分离的病原物形态特征(如菌落形态、孢子囊的形态和脱落性、有性器官的产生和形态、厚垣孢子的有无、生长温度等)来判断疫霉菌种类^[18,36]。植物病原疫霉菌种类复杂,遇到侵染潜伏期、复合侵染等情况时,单凭形态学特征难以准确快速地鉴别疫霉菌^[36-38]。分子生物学技术主要包括免疫学技术和核酸技术^[34]。免疫学技术主要指酶联免疫吸附技术(enzyme linked immunosorbent assay,简称ELISA)^[39]。目前欧美等国研发的ELISA商业试剂盒已广泛应用于疫霉菌检测^[36]。核酸技术包括常规PCR^[40]、多重PCR^[41-43]、巢式PCR^[44]、实时荧光定量PCR^[45-47]、环介导等温扩增技术(loop-mediated isothermal amplification,简称LAMP)^[48-49]等。分子生物学技术能够快速准确地确定疫霉菌种类,是形态学检测花卉疫病的有效补充,为口岸检疫疫霉菌提供了稳定、高效的检测技术^[34]。

2.2 利用品种抗性

种植抗病品种是防控花卉病害最经济有效的手段。国外

收稿日期:2017-02-21

基金项目:国家自然科学基金(编号:31671971);国家公益性行业(农业)科研专项(编号:201303018);江苏省扬州市自然科学基金(编号:YZ2016121)。

作者简介:盛桂林(1992—),男,江苏扬州人,硕士研究生,研究方向为疫霉病害防控。E-mail:18252715514@163.com。

通信作者:陈孝仁,副教授,主要从事植物真菌病害研究。E-mail:xrchen@yzu.edu.cn。

表 1 危害观花植物的疫霉菌种类

| 疫霉 (<i>Phytophthora</i> sp.) | 花卉植物 (宿主) |
|------------------------------------|--|
| 寄生疫霉(<i>P. parasitica</i>) | 长春花 ^[1-4] 、蒲包花 ^[2] 、西番莲 ^[5] 、一品红 ^[2,4,6-8] 、百合 ^[2,4,7-12] 、香雪球 ^[13] 、日本石竹 ^[13] 、大岩桐 ^[13] 、一串红 ^[13] 、非洲菊 ^[13] 、洋凤仙 ^[14] 、三角梅 ^[1,15] 、大花君子兰 ^[4] 、蝴蝶兰 ^[1,15] 、火鹤花 ^[1,15] 、朱槿 ^[16] 、九重葛 ^[7] 、非洲紫罗兰 ^[4] 、卡特利亚兰 ^[7] 、带叶兜兰 ^[10] 、蔓长春花 ^[10] 、墨兰 ^[7] 、矮牵牛 ^[17] 、丽穗凤梨 ^[4] 、满天星 ^[4] 、鸡冠花 ^[7] 、康乃馨 ^[4,7,17] 、长生草 ^[17] 、佛肚树 ^[4] 、金鱼草 ^[4,17] 、美人蕉 ^[7] 、倒挂金钟 ^[17] 、蜡梅 ^[18] 、绿巨人 ^[2,4] |
| 恶疫霉(<i>P. cactorum</i>) | 牡丹 ^[4] 、新几内亚凤仙花 ^[3] 、百合 ^[4,9,11,17] 、杜鹃 ^[4] 、克拉花 ^[17] 、高凉菜 ^[17] 、非洲菊 ^[4,19] 、金鱼草 ^[11] 、芍药 ^[17,20] 、郁金香 ^[17] 、蒲包花 ^[17] 、矢车菊 ^[17] 、凤仙花 ^[4] 、香豌豆 ^[17] 、丁香花 ^[17] |
| 樟疫霉(<i>P. cinnamomi</i>) | 山茶花 ^[7] 、倒挂金钟 ^[7] 、杜鹃 ^[4,7,11,16] 、带叶兜兰 ^[17] 、欧石楠 ^[17] 、文心兰 ^[7] 、蝴蝶兰 ^[7] 、一串红 ^[7] 、绿巨人 ^[7] 、九里香 ^[7] 、月季 ^[7] |
| 隐地疫霉(<i>P. cryptogea</i>) | 非洲菊 ^[3-4] 、矮牵牛 ^[3] 、紫罗兰 ^[3] 、郁金香 ^[3] 、大岩桐 ^[3-4,11,17,20] 、康乃馨 ^[3] 、万寿菊 ^[4,11,17] 、百日草 ^[17] 、杜鹃 ^[4,17] 、翠菊 ^[4,11,17] |
| 棕榈疫霉(<i>P. palmivora</i>) | 卡特利亚兰 ^[2] 、康乃馨 ^[2] 、蝴蝶兰 ^[1,15] 、佛肚树 ^[4] 、四季米兰 ^[1] 、黄素馨 ^[1] 、文殊兰 ^[7] 、美人蕉 ^[7] 、斑马凤梨 ^[4] |
| 辣椒疫霉(<i>P. capsici</i>) | 绿巨人 ^[7] 、昙花 ^[7] 、白兰花 ^[1] 、四季米兰 ^[1] 、三角梅 ^[1,15] |
| 芋疫霉(<i>P. colocasiae</i>) | 白鹤芋 ^[4] 、荷花 ^[4] 、长春花 ^[11,17] |
| 柑橘生疫霉(<i>P. citricola</i>) | 月季 ^[2,4] 、玫瑰 ^[4] |
| 密色疫霉(<i>P. meadii</i>) | 文殊兰 ^[1] 、西番莲 ^[1] |
| 大雄疫霉(<i>P. megasperma</i>) | 紫罗兰 ^[11,17] 、麝香百合 ^[21] |
| 马蹄莲疫霉(<i>P. richardiae</i>) | 马蹄莲 ^[4,11,17] |
| 柑橘褐腐疫霉(<i>P. citrophthora</i>) | 杜鹃 ^[2] |
| 掘氏疫霉(德雷疫霉)(<i>P. drechsleri</i>) | 一品红 ^[6-7] |

表 2 受疫霉菌危害的观花植物

| 植物科名 | 花卉植物 | 疫霉 (<i>Phytophthora</i>) |
|------------------------|---|--|
| 兰科 (Orchidaceae) | 蝴蝶兰 (<i>Phalaenopsis aphrodite</i>) | 寄生疫霉 ^[1,15] 、棕榈疫霉 ^[1,15] 、樟疫霉 ^[7] |
| | 卡特利亚兰 (<i>Cattleya hybrida</i>) | 寄生疫霉 ^[7] 、棕榈疫霉 ^[2] |
| | 带叶兜兰 (<i>Paphiopedilum hirsutissimum</i>) | 寄生疫霉 ^[10] 、樟疫霉 ^[17] |
| | 墨兰 (<i>Cymbidium sinense</i>) | 寄生疫霉 ^[7] |
| | 文心兰 (<i>Oncidium hybridum</i>) | 樟疫霉 ^[7] |
| 菊科 (Asteraceae) | 非洲菊 (<i>Gerbera jamesonii</i>) | 寄生疫霉 ^[13] 、恶疫霉 ^[4,19] 、隐地疫霉 ^[3-4] |
| | 矢车菊 (<i>Centaurea cyanus</i>) | 恶疫霉 ^[17] |
| | 万寿菊 (<i>Tagetes erecta</i>) | 隐地疫霉 ^[4,11,17] |
| | 百日草 (<i>Zinnia elegans</i>) | 隐地疫霉 ^[17] |
| | 翠菊 (<i>Callistephus chinensis</i>) | 隐地疫霉 ^[4,11,17] |
| 天南星科 (Araceae) | 绿巨人 (<i>Spathiphyllum floribundum</i>) | 寄生疫霉 ^[2,4] 、樟疫霉 ^[7] 、辣椒疫霉 ^[7] |
| | 火鹤花 (<i>Anthurium scherzerianum</i>) | 寄生疫霉 ^[1,15] |
| | 马蹄莲 (<i>Zantedeschia aethiopica</i>) | 马蹄莲疫霉 ^[4,11,17] |
| | 白鹤芋 (<i>Spathiphyllum kochii</i>) | 芋疫霉 ^[4] |
| | 百合 (<i>Lilium brownii</i>) | 寄生疫霉 ^[2,4,7-12] 、恶疫霉 ^[4,9,11,17] |
| 百合科 (Liliaceae) | 郁金香 (<i>Tulipa gesneriana</i>) | 恶疫霉 ^[17] 、隐地疫霉 ^[3] |
| | 麝香百合 (<i>Lilium longiflorum</i>) | 大雄疫霉 ^[21] |
| | 洋凤仙 (<i>Impatiens walleriana</i>) | 寄生疫霉 ^[14] |
| 凤仙花科 (Balsaminaceae) | 新几内亚凤仙花 (<i>Impatiens linearifolia</i>) | 恶疫霉 ^[3] |
| | 凤仙花 (<i>Impatiens balsamina</i>) | 恶疫霉 ^[4] |
| 石竹科 (Caryophyllaceae) | 满天星 (<i>Gypsophila paniculata</i>) | 寄生疫霉 ^[4] |
| | 康乃馨 (<i>Dianthus caryophyllus</i>) | 寄生疫霉 ^[4,7,17] 、棕榈疫霉 ^[2] 、隐地疫霉 ^[3] |
| | 日本石竹 (<i>Dianthus japonicus</i>) | 寄生疫霉 ^[13] |
| 杜鹃花科 (Ericaceae) | 杜鹃 (<i>Rhododendron simsii</i>) | 恶疫霉 ^[4] 、隐地疫霉 ^[4,17] |
| | 欧石楠 (<i>Erica</i> spp.) | 柑橘褐腐疫霉 ^[2] 、樟疫霉 ^[4,7,11,16] 、樟疫霉 ^[17] |
| 玄参科 (Scrophulariaceae) | 蒲包花 (<i>Dicentra spectabilis</i>) | 寄生疫霉 ^[2] 、恶疫霉 ^[17] |
| | 金鱼草 (<i>Antirrhinum majus</i>) | 寄生疫霉 ^[4,17] 、恶疫霉 ^[11] |
| 大戟科 (Euphorbiaceae) | 一品红 (<i>Euphorbia pulcherrima</i>) | 寄生疫霉 ^[2,4,6-8] 、掘氏疫霉 ^[6-7] |
| | 佛肚树 (<i>Jatropha podagrica</i>) | 寄生疫霉 ^[4] 、棕榈疫霉 ^[4] |

续表 2

| 植物科名 | 花卉植物 | 疫霉 (<i>Phytophthora</i>) |
|-----------------------|---------------------------------------|--|
| 石蒜科 (Amaryllidaceae) | 大花君子兰 (<i>Clivia miniata</i>) | 寄生疫霉 ^[4] |
| | 文殊兰 (<i>Crinum asiaticum</i>) | 棕榈疫霉 ^[7] 、密色疫霉 ^[1] |
| 紫茉莉科 (Nyctaginaceae) | 三角梅 (<i>Bougainvillea glabra</i>) | 寄生疫霉 ^[1,15] 、辣椒疫霉 ^[1,15] |
| | 九重葛 (<i>Bougainvillea</i>) | 寄生疫霉 ^[7] |
| 苦苣苔科 (Gesneriaceae) | 非洲紫罗兰 (<i>Saintpaulia ionantha</i>) | 寄生疫霉 ^[4] |
| | 大岩桐 (<i>Sinningia speciosa</i>) | 寄生疫霉 ^[13] 、隐地疫霉 ^[3-4,11,17,20] |
| 蔷薇科 (Rosaceae) | 月季 (<i>Rosa chinensis</i>) | 樟疫霉 ^[7] 、柑橘生疫霉 ^[2,4] |
| | 玫瑰 (<i>Rosa rugosa</i>) | 柑橘生疫霉 ^[4] |
| 柳叶菜科 (Onagraceae) | 倒挂金钟 (<i>Fuchsia hybrida</i>) | 寄生疫霉 ^[17] 、樟疫霉 ^[7] |
| | 克拉花 (<i>Clarkia pulchella</i>) | 恶疫霉 ^[17] |
| 十字花科 (Brassicaceae) | 紫罗兰 (<i>Matthiola incana</i>) | 隐地疫霉 ^[3] 、大雄疫霉 ^[11,17] |
| | 香雪球 (<i>Lobularia maritima</i>) | 寄生疫霉 ^[13] |
| 凤梨科 (Bromeliaceae) | 丽穗凤梨 (<i>Vriesea splendens</i>) | 寄生疫霉 ^[4] |
| | 斑马凤梨 (<i>Aechmea chantinsii</i>) | 棕榈疫霉 ^[4] |
| 木犀科 (Oleaceae) | 丁香花 (<i>Syringa</i> spp.) | 恶疫霉 ^[17] |
| | 黄素馨 (<i>Jasminum mesnyi</i>) | 棕榈疫霉 ^[1] |
| 景天科 (Crassulaceae) | 长生草 (<i>Sempervivum</i> spp.) | 寄生疫霉 ^[17] |
| | 高凉菜 (<i>Kalanchoe</i> spp.) | 恶疫霉 ^[17] |
| 美人蕉科 (Cannaceae) | 美人蕉 (<i>Canna indica</i>) | 寄生疫霉 ^[7] 、棕榈疫霉 ^[7] |
| 唇形科 (Labiatae) | 一串红 (<i>Salvia splendens</i>) | 寄生疫霉 ^[13] 、樟疫霉 ^[7] |
| 茄科 (Solanaceae) | 矮牵牛 (<i>Petunia hybrida</i>) | 寄生疫霉 ^[17] 、隐地疫霉 ^[3] |
| 西番莲科 (Passifloraceae) | 西番莲 (<i>Passiflora coerulea</i>) | 寄生疫霉 ^[5] 、密色疫霉 ^[1] |
| 楝科 (Meliaceae) | 四季米兰 (<i>Aglaia odorata</i>) | 棕榈疫霉 ^[1] 、辣椒疫霉 ^[1] |
| 蜡梅科 (Calycanthaceae) | 蜡梅 (<i>Chimonanthus praecox</i>) | 寄生疫霉 ^[18] |
| 苋科 (Amaranthaceae) | 鸡冠花 (<i>Celosia cristata</i>) | 寄生疫霉 ^[7] |
| 仙人掌科 (Cactaceae) | 昙花 (<i>Epiphyllum oxypetalum</i>) | 辣椒疫霉 ^[7] |

已经报道了小蔓长春花 (*Vinca minor*) 等存在抗病品种及矮牵牛植株对疫病的耐受性^[50-51]。此外,利用花卉嫁接技术,能够提高花卉品种的抗性。例如,将蜡花 (*Chamaelancium uncinatum*) 等的抗性品种作为砧木培育出的花卉品种能够有效防治疫病^[52];Perkins 发现,将澳大利亚盛产的薄荷科花卉 *Newcastelia interrupta* 嫁接到沿海迷迭香 (*Westringia fruticosa*) 的砧木上能显著提高前者对樟疫霉的抗性,同时还能促进花卉的生长^[53]。

2.3 改进栽培措施

改进栽培措施主要是指通过改变种植条件(如土壤、温度、湿度、光照、肥料等)和种植方式,创造一个不适合疫霉菌生长的环境,从而控制、减轻花卉疫病的发生。

2.3.1 栽培方式 当前,花卉种植主要分为盆栽、大棚种植、无土栽培 3 种。盆栽法能有效隔离病株、病土,控制疫病传播。将盆栽设备悬空或在其底部铺上碎石能避免盆栽与地表直接接触,降低疫病感染风险^[37]。在花卉大棚种植中,轮作作为有效的生态调控手段已经得到了广泛使用^[54-55]。例如,研究发现,花卉与疫霉的非寄主作物进行 4 年及以上的水旱轮作,对花卉疫病有良好的控制作用^[56]。

随着种植技术的提高,无土栽培的应用越来越广泛,这为疫病的防治提供了新的途径。对于感病花卉品种,目前可采用水培、混合基质种等无土栽培方式^[52]。以杜鹃疫霉根腐病和长春花疫病防治为例,双子叶树木的树皮与沙子组成的混合基质能有效抑制杜鹃根腐病和长春花疫病的发生^[20]。

2.3.2 栽培管理

2.3.2.1 选用无病种苗 栽培时,尽量选择不带疫霉菌的花卉种苗。栽培过程中用到的各种器材(如育苗盘、修剪剪、铁锹等)必须全部灭菌处理,或在 1 : 3 的次氯酸钠稀释液中浸泡 10 min 后再使用,否则会增加感染疫霉菌的危险^[37,57]。

2.3.2.2 选择合适地块 选用地势较高、排水性好的地块种植花卉,这样有利于通风,降低田间湿度,营造不利于疫霉菌生长繁殖的外部环境^[52,57]。

2.3.2.3 管理肥水 肥料必须满足植物的营养需求,保证花卉正常的生命活动^[58]。目前,花卉用肥主要分为以植物残体和动物粪便为主的生物肥料和人工合成的化学肥料。生物肥料主要有堆肥、厩肥、骨粉、米糠、草木灰等;化学肥料主要是氮肥、磷肥、钾肥和一些微量元素肥料^[59]。花卉种植之前的基肥主要由土壤和花卉种类决定,通常以堆肥和厩肥为主,适当提高氮元素含量,促进花卉生长发育^[60]。花卉生长过程中的追肥主要指以氮、磷、钾为主的化学肥料,适当增施磷、钾肥及一些微量元素,提高花卉抗病性^[60]。使用追肥要掌控时间、用量、品种特性及花卉长势等要素,做到不施生肥、不对病弱株施肥。此外,还要根据肥料自身特性选择合适的施肥方式。例如,腐熟后的鸡粪是全肥,如果直接接触花卉根部,会造成烧根,增加疫霉菌侵染的危险^[58]。

此外,适当提高土壤中钙离子的含量能够提高土壤对疫霉的抑制作用;适当增强温室内 CO₂ 浓度能提高植物生长速度,间接提高植物抗病性^[61-62]。

疫霉菌多是通过水中自由游动的游动孢子到达健康的寄主植物周围进行侵染。因此,水分与花卉疫病的暴发有很大关系。国外学者建议使用地下水或使用消毒之后的地表水浇灌植物^[37,57]。根据花卉生长的特点,结合种植土壤的类型,徐晔春总结了“早生花卉,干透浇透;中生花卉,见干见湿;湿生花卉,宁干勿湿”的水分管理原则^[63]。对于盆栽花卉,切勿发生积水情况,要积极做好排水工作^[37]。

2.3.2.4 控制田间病株 发现感病花卉植株后应立即隔离、销毁病株及其落花、落叶,切勿随意丢弃病株^[37]。蜗牛等无脊椎动物也有助于疫病的传播,在拔除、销毁病株的同时也要清除周边的无脊椎动物^[64]。同时,管控好装载机、水推车等交通工具以及花农和访客等的移动路线,防止它们将病原物带入健康区域^[37]。

2.3.3 处理土壤 大多数疫霉菌是典型的土传病原物,必须采取严格的土壤处理阻断其传播^[18]。目前,处理土壤的方式主要有暴晒和熏蒸等。

2.3.3.1 土壤暴晒 土壤暴晒是防治植物疫病最经济有效的方法。夏季用干净的薄膜覆盖土表 4~6 周,当地表温度达到 60℃ 时能够消灭包括疫霉菌在内的大多数病原物^[65-66]。Ma 等根据此原理借助机器高温翻土也能有效消灭土壤中的疫霉菌^[67]。

2.3.3.2 土壤熏蒸 土壤熏蒸分为化学熏蒸和生物熏蒸。化学熏蒸是有效控制疫病的防治方法之一,使用的药剂包括溴甲烷、氯化苦、棉隆、威百亩、硫酰氟等^[68-70],有效期一般为 1 季。与化学熏蒸相比,生物熏蒸只能作为控制植物疫病的一种辅助手段,它主要利用十字花科植物水解产生的挥发性化合物,特别是异硫氰酸酯抑制疫霉菌生长。目前已经发现十字花科芸苔属植物的芥子油苷对土壤中的疫霉菌有很强的抑制作用^[71-74]。还有研究表明,部分豆科植物也是理想的防治植物疫病的生物熏蒸材料^[52]。

2.4 利用生物防治

2.4.1 生防菌 生物防治植物疫病的核心是获得对病原疫霉菌有较强拮抗性和竞争性、能在寄主植物根围中定殖的生防菌^[75]。生防菌主要分为拮抗细菌(如芽孢杆菌、假单胞菌等)、拮抗真菌(如木霉、毛壳菌、青霉、曲霉菌等)、放线菌等^[76]。近年来,生防菌被广泛运用于植物疫病防控^[76-78]。欧美等发达国家已经生产出木霉菌和枯草芽孢杆菌等微生物拮抗剂用于防治植物疫病,这对我国开发具有自主知识产权的生防制剂具有重要的借鉴意义^[76,79-80]。例如,胡东维等发现木霉能直接分解疫霉菌菌丝^[81];程东美等发现,哈茨木霉对香石竹疫病病原菌寄生疫霉的抑菌率高达 49.15%^[14];张量进一步发现,木霉菌通过产生木霉素等次生代谢物质抑制疫霉的菌丝生长^[82]。此外,研究发现葱类作物的内生真菌、链霉菌、芽孢杆菌的发酵液对疫霉菌丝生长和孢子萌发也有较高的抑制作用^[76,83-84]。周成萍等从海南五指山采集的放线菌 WZ60 在田间对辣椒疫病有 90% 的持久防效,表明放线菌有巨大的植物疫病生防能力^[85]。最近一项研究表明,丛枝菌根真菌对植物疫病也有一定的抑制作用^[86]。这些研究表明,我国植物疫病菌的生防资源丰富,可为经济有效地防控植物疫病提供重要材料。

尽管如此,将生防菌广泛用于生产实践还面临诸多挑战。

例如,生防菌能否发挥作用对温度、湿度、光照等环境因子和土壤中一些微生物等生态因子依赖性很大,因而难以保证效果^[76,80]。影响生防菌使用的因素还包括一些生防菌内部存在生理小种,导致其抑菌能力存在较大差异。杀菌剂是影响生防菌使用的另一个重要因素,是否可以协同作用还是对生防因子起拮抗作用目前尚不清楚^[87-89]。

2.4.2 植物源杀菌剂 植物源杀菌剂是指从人工栽培或野生植物中提取的具有抑菌或抗菌活性的多种有机物质,主要分为植物精油和植物源药肥^[90]。

植物精油是从植物中提取出的具有特征性香气的一类特殊物质,目前已报道多种植物精油能够防治植物疫病。例如,从牛至、辣椒、肉桂等植物中萃取的精油对致病疫霉和寄生疫霉具有抑菌活性^[91-92];从玫瑰萼、百里香等植物中提取的精油对辣椒疫霉具有抑制活性^[93]。

植物源药肥以植物材料为基础,不仅具有营养作用,还兼具抑菌防病、改善土质等多重功效。胡安忆发现菜粕类有机肥能够在有效抑制疫霉菌生长的同时还能作为土壤肥料,促进花卉生长^[94]。除了植物源药肥外,由鸡粪(鸡粪+土+蛭石+沙)^[95]和猪粪[猪粪+土+ $\text{Al}_2(\text{SO}_4)_3$]^[96]为主要材料组成的复合肥也能抑制疫霉菌生长。目前,生产植物源杀疫霉菌剂品种最多的国家是美国^[97-98],我国也相继发现多种抗植物病原疫霉菌的植物精油和有机肥新品种^[99]。

在花卉生产中,植物源杀疫霉菌剂以“诱导抗性、肥效功能、保鲜功能、低毒无污染”等特性深受广大花农喜爱,为花卉生产带来了明显的经济效益、生态效益和社会效益^[90]。但也要认识到,这些生防产品存在见效慢、稳定性差等问题^[76,99],使其在花卉疫病的综合防治过程中只能作为辅助手段而非应急措施^[100]。

2.5 化学农药防治

长期以来,花卉疫病的防治主要依赖化学农药。针对疫霉的杀菌剂主要分为保护性杀菌剂和内吸性杀菌剂。保护性杀菌剂主要是一些杀菌谱较广的铜制剂,如波尔多液(bordeaux mixture),它能有效防治疫霉菌引起的根腐病,但弊端在于这类杀菌剂对部分植物和非靶标生物具有毒性作用^[100]。目前,注册登记的內吸性杀疫霉菌剂主要成分为磷酸盐(phosphate)或亚磷酸盐(phosphite)^[101],除直接抑制疫霉菌生长外,此类杀菌剂还能诱导植物的免疫反应,提高植物对疫霉菌的抗性^[52]。内吸性杀菌剂主要分为苯基酰胺类杀菌剂(如甲霜灵)和羧酸酰胺类(如烯酰吗啉、氟吗啉、丁吡吗啉)等^[102]。

由于长期大量使用甲霜灵等苯基酰胺类内吸性杀菌剂,一些疫霉菌已经出现抗药性^[40,103-107]。因此,开发高效、安全的新药剂或药剂使用方法刻不容缓。在新药研制方面,羧酸酰胺类杀菌剂是一类对卵菌病害具有优异防治效果且与苯基酰胺类杀菌剂无交互抗性的新型杀菌剂,可作为防治花卉疫病的首选药剂^[108-109]。此外,美国杜邦公司还成功研制出对辣椒疫霉、寄生疫霉、大豆疫霉、*Phytophthora sansomeana* 特效的首个嘧啶基噻唑异噻唑啉类杀菌剂氟噻唑吡乙酮^[110-112]。除了研发新药,杀菌剂复配、特别是传统药剂与新型药剂的复配也是延缓疫霉菌产生抗药性的有效途径,同时也具有减少田间用药量、降低成本等优点^[102-114]。例如,王晓梅等认为

20% 氟吗啉可湿性粉剂与 50% 烯酰吗啉可湿性粉剂(质量比 1:5)复配是防控辣椒疫霉菌的首选药剂^[115]。近年来,对疫霉菌致病分子机制的研究逐渐深入,也为未来新型杀菌剂的研发奠定了坚实基础^[116-119]。

3 讨论及展望

疫霉菌是一类危害性极强的土传植物病原菌,一旦侵染花卉会造成毁灭性损失。近年来,随着我国花卉产业的快速发展,植物疫病对花卉安全生产的威胁日益严重。因此,需要采取植物检疫、栽培措施、抗性品种、生物防治与农药防治等综合配套措施才能有效防控其危害。

花卉生长条件优越,抗逆能力差,容易染病,因此前期的预防工作显得十分重要。花卉疫病的预防措施主要有检疫和栽培措施等。外检能够有效防治境外危险病原疫霉菌入境,内检则能有效控制病原疫霉菌在国内的传播扩散。科研人员研发的疫霉菌分子检测技术快而准,为检疫部门提供了有力的技术支持^[34]。当然,现今的疫霉检测技术还不能完全满足快速检疫的需求,期待更多快捷、准确的检测技术用于运输花卉的病原疫霉菌检测^[34]。花卉抗性品种的培育和使用是控制植物疫病最经济有效的手段。国外学者已经发现蜡花的抗性砧木对疫霉菌有很强的抗性^[52],因此利用抗性植物品种为砧木、通过嫁接培育抗性品种能够有效预防花卉疫病。未来研究应该充分挖掘花卉植物的抗性资源并加以利用。

目前,花卉疫病的防治措施主要有化学农药防治和生物防治。因农药防治具有快速、高效的特点,一直受到栽培者的钟爱。但须要注意花卉不同于其他经济作物,其主要价值在于观赏,而农药防治在预防和控制疫病的同时也会影响植物长势、改变植物生长环境(如土壤、微生物种类等),甚至产生药害,降低花卉的观赏价值。而且,长期采用农药防治可能会导致疫霉菌产生抗药性,出现新的生理小种^[120]。目前,可通过研发新药、控制施药量、杀菌剂复配等手段,降低抗药性风险。生物防治技术近年来发展迅速,相继报道了大量抑菌活性物质,阐明了相关的抑菌机制^[76,121-126]。目前主要利用生防菌制剂、植物精油、药肥这 3 种生防因子。与化学防治相比,生物防治对寄主、环境友好,只对靶标疫霉菌产生抑制作用,是植物疫病防控研究的重点方向^[127]。如今,多种生防菌制剂和植物源杀菌剂已经商品化,生物防治技术在不断完善,但想要成为花卉等植物疫病的主要防治手段,生物防治还得具备快速、高效的特点。

随着我国社会对花卉消费需求的不断增长,为保障花卉生产的安全,应在“预防为主、综合防治”的植保方针指导下,综合利用品种抗性、栽培管理、生物防治和化学农药等多种植物疫病防控措施,侧重前期的预防工作,重视后期的治疗工作,有效防治花卉疫病。并且随着对疫霉菌致病机制认识的日益深入,相信在不久的将来会产生新的植物疫病防控策略,有效保障我国花卉产业的安全。

参考文献:

- [1]唐庆华,宋薇薇,朱辉,等.我国热区疫霉菌的分布、疫病及其防治研究进展[J].江西农业学报,2011,23(8):100-103.
- [2]陈永强,戚佩坤,姜子德.广州地区九种花卉疫病病原种的鉴定

- [J].华南农业大学学报,1999,20(4):5-9.
- [3]唐红艳.上海市主要花卉病害调查及非洲菊根腐病的研究[D].成都:四川农业大学,2007:10-16.
- [4]吕佩珂.中国花卉病虫害原色图鉴[M].北京:蓝天出版社,2001.
- [5]申贵,王源超,郑小波.不同寄主来源寄生疫霉菌株的遗传变异分析[J].生物多样性,2003,11(6):486-490.
- [6]Benson D M, Hall J L, Moorman G W, et al. Poinsettia: the christmas flower [EB/OL]. [2017-02-01]. <http://www.apsnet.org/publications/apsnetfeatures/pages/poinsettiaflower.aspx>.
- [7]成家壮,韦小燕.花卉及观赏植物上疫霉菌的鉴定[J].植物病理学报,2000,30(3):279.
- [8]程东美,方小稳,朱成礼,等.几种杀菌剂对一品红疫霉菌的室内毒力测定和田间药效试验[J].仲恺农业工程学院学报,2016,29(3):18-21.
- [9]杨秀梅.百合疫病病原鉴定及其 PCR 检测[J].园艺学报,2011,38(6):1180-1184.
- [10]郑小波,陆家云.福建、浙江、江苏、上海疫霉菌的研究[J].真菌学报,1989,8(3):161-163.
- [11]李怀芳,刘凤权,黄丽丽.园艺植物病理学[M].2版.北京:中国农业大学出版社,2009.
- [12]Yang X M, Wang J H, Qu S P, et al. First report of *Phytophthora* blight of lily caused by *Phytophthora nicotianae* in China[J]. Plant Disease, 2010, 94(6):782-782.
- [13]Ann P J. New diseases and records of some important flower plants caused by *Phytophthora parasitica* in Taiwan[J]. Plant Pathology Bulletin, 1992, 1:166-173.
- [14]程东美,黄江华,刘任,等.哈茨木霉对几种花卉土传病原真菌的拮抗作用[C]//黄江华,刘任,向梅梅.中国植物病理学会 2004 年学术年会论文集.北京:中国农业科学技术出版社,2004:411-415.
- [15]贺春萍,曾会才,郑服丛,等.海南植物疫霉菌种类鉴定[J].广西植保,2002,15(2):6-7.
- [16]沈崇尧,朱宗源,曹鑫泉.中国茶花、杜鹃及其他花卉苗木上疫霉菌侵染的初步研究[J].云南农业大学学报,1987,2(1):18-18.
- [17]庇隆.花木病虫害[M].沈瑞祥,段道怀,周仲铭,译.北京:中国建筑工业出版社,1987:124-426.
- [18]郑小波.疫霉菌及其研究技术[M].北京:中国农业出版社,1997.
- [19]刘振宇,邵金丽.园林植物病虫害防治手册[M].北京:化学工业出版社,2009.
- [20]高国华.家庭花卉病虫害防治[M].天津:天津科学技术出版社,2001.
- [21]李尚志.花卉病害与防治[M].北京:中国林业出版社,1989.
- [22]von Broembsen S L, Brits G J. Control of *Phytophthora* root rot of proteas in South Africa[J]. Acta Horticulturae, 1986, 185:201-208.
- [23]African Business. The global flower trade [EB/OL]. [2017-02-17]. <https://www.questia.com/read/1G1-280967707/the-global-flower-trade>.
- [24]Drew J, Anderson N, Andow D. Conundrums of a complex vector for invasive species control: a detailed examination of the horticultural industry[J]. Biological Invasions, 2010, 12(8):2837-2851.
- [25]Goss E M, Larsen M, Chastagner G A, et al. Population genetic analysis infers migration pathways of *Phytophthora ramorum* in US

- nurseries[J]. PLoS Pathogens, 2009, 5(9): e1000583.
- [26] Goss E M, Larsen M, Vercauteren A, et al. *Phytophthora ramorum* in Canada: evidence for migration within North America and from Europe[J]. Phytopathology, 2011, 101(1): 166–171.
 - [27] Grünwald N J, Garbelotto M, Goss E M, et al. Emergence of the sudden oak death pathogen *Phytophthora ramorum* [J]. Trends in Microbiology, 2012, 20(3): 131–138.
 - [28] Gruenwald N J, Goss E M, Press C M. *Phytophthora ramorum*: a pathogen with a remarkably wide host range causing sudden oak death on oaks and ramorum blight on woody ornamentals [J]. Molecular Plant Pathology, 2008, 9(6): 729–740.
 - [29] 冯 晶, 戚龙君, 张浩平, 等. 上海口岸进境植物种苗截获疫情分析及检疫对策[J]. 植物检疫, 2016, 30(3): 77–80.
 - [30] 周 琦. 进口花卉种苗生长期检疫病害调查[J]. 植物检疫, 1992, 6(5): 331–332.
 - [31] Mancini V, Murolo S, Romanazzi G. Diagnostic methods for detecting fungal pathogens on vegetable seeds[J]. Plant Pathology, 2016, 65(5): 691–703.
 - [32] Mirmajlessi S M, Destefanis M, Gottsberger R A, et al. PCR – based specific techniques used for detecting the most important pathogens on strawberry: a systematic review[J]. Systematic Reviews, 2015, 4(1): 1–11.
 - [33] Lamarche J, Potvin A, Pelletier G, et al. Molecular detection of 10 of the most unwanted alien forest pathogens in Canada using real – time PCR[J]. PLoS One, 2015, 10(8): e0134265.
 - [34] Cooke D E L, Schena L, Cacciola S O. Tools to detect, identify and monitor *Phytophthora species* in natural ecosystems[J]. Journal of Plant Pathology, 2007, 89(1): 13–28.
 - [35] Moralejo E, Pérez Sierra A M, Alvarez L A, et al. Multiple alien *Phytophthora* taxa discovered on diseased ornamental plants in Spain [J]. Plant Pathology, 2009, 58(1): 100–110.
 - [36] O'Brien P A, Williams N, Hardy G E S J. Detecting *Phytophthora* [J]. Critical Reviews in Microbiology, 2009, 35(3): 169–181.
 - [37] Parke J L, Grünwald N J. A systems approach for management of pests and pathogens of nursery crops [J]. Plant Disease, 2012, 96(9): 1236–1244.
 - [38] 朱林慧. 进境水果及种苗检疫性疫霉分子检测方法的建立 [D]. 重庆: 西南大学, 2015: 4–12.
 - [39] Mohan S B. Evaluation of antisera raised against *Phytophthora fragariae* for detecting the red core disease of strawberries by enzyme – linked immunosorbent assay (ELISA) [J]. Plant Pathology, 1988, 37(2): 206–216.
 - [40] Lu X H, Zhu S S, Bi Y, et al. Baseline sensitivity and resistance – risk assessment of *Phytophthora capsici* to iprovalicarb [J]. Phytopathology, 2010, 100(11): 1162–1168.
 - [41] Cho H J, Hong S W, Kim H J, et al. Development of a multiplex PCR method to detect fungal pathogens for quarantine on exported cacti[J]. Plant Pathology Journal, 2016, 32(1): 53–57.
 - [42] Li M, Asano T, Suga H, et al. A multiplex PCR for the detection of *Phytophthora nicotianae* and *P. cactorum*, and a survey of their occurrence in strawberry production areas of Japan [J]. Plant Disease, 2011, 95(10): 1270–1278.
 - [43] 刘跃庭, 朱林慧, 李培江, 等. 李属植物检疫性丁香疫霉和栗黑水疫霉的三重 PCR 分子检测[J]. 植物保护学报, 2015, 42(4): 571–577.
 - [44] Grote D, Olmos A, Kofoet A, et al. Specific and sensitive detection of *Phytophthora nicotianae* by simple and nested – PCR[J]. European Journal of Plant Pathology, 2002, 108(3): 197–207.
 - [45] Hussain T, Singh B P, Anwar F. A quantitative real – time PCR based method for the detection of *Phytophthora infestans* causing late blight of potato, in infested soil [J]. Saudi Journal of Biological Sciences, 2014, 21(4): 380–386.
 - [46] 杜洪忠, 吴品珊, 严 进, 等. 冬生疫霉的实时荧光 PCR 检测方法[J]. 植物检疫, 2013, 27(1): 36–39.
 - [47] Schena L, Hughes K J D, Cooke D E L. Detection and quantification of *Phytophthora ramorum*, *P. kernoviae*, *P. citricola*, and *P. quercina*, in symptomatic leaves by multiplex real – time PCR[J]. Molecular Plant Pathology, 2006, 7(5): 365–379.
 - [48] Dai T T, Lu C C, Lu J, et al. Development of a loop – mediated isothermal amplification assay for detection of *Phytophthora sojae* [J]. FEMS Microbiology Letters, 2012, 334(1): 27–34.
 - [49] 赵 伟, 汪 涛, 戚仁德. 利用环介导等温扩增 (LAMP) 技术快速检测辣椒疫霉菌[J]. 植物病理学报, 2015, 45(1): 93–96.
 - [50] Orlowski L, Ptaszek M, Trzewik A. *Phytophthora* shoot blight of periwinkle in polish hardy ornamental nursery stock [J]. Journal of Plant Protection Research, 2011, 51(4): 448–453.
 - [51] Enzenbacher T B, Naegele R P, Hausbeck M K. Susceptibility of greenhouse ornamentals to *Phytophthora capsici* and *P. tropicalis* [J]. Plant Disease, 2015, 99(12): 1808–1815.
 - [52] The Department of Agriculture and Food, Western Australia (DAFWA) [EB/OL]. (2014 – 12 – 09) [2017 – 02 – 17]. https://www.agric.wa.gov.au/nursery-cutflowers/phytophthora-diseases-cutflowers?_page=0%2C2.
 - [53] Perkins M. Techniques for improving *Phytophthora* resistance in potential new floricultural crop *Newcastelia interrupta* [EB/OL]. (2014 – 06 – 30) [2017 – 02 – 17]. http://www.aff.org.au/Perkins_Newcastelia_Final.pdf.
 - [54] Pessarakli M. Handbook of cucurbits: growth, cultural practices, and physiology[M]. Boca Raton: CRC Press, 2016.
 - [55] Lamour K. *Phytophthora*: a global perspective [M]. Oxford: CABI, 2013.
 - [56] Bullock D G. Crop rotation[J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 1992, 11(4): 309–326.
 - [57] Cating R A, Palmateer A J, Stiles C M, et al. Black rot of orchids caused by *Phytophthora palmivora* and *Phytophthora cactorum* [EB/OL]. (2010 – 06 – 14) [2017 – 02 – 17]. <http://www.plantmanagementnetwork.org/pub/php/diagnosticguide/2010/orchid/>.
 - [58] 王朝霞. 浅谈花卉营养与施肥[J]. 北方园艺, 2007, 2007(9): 162–164.
 - [59] 王安龙, 王邦平, 郎 伶. 浅议花卉栽培管理技术的步骤和细节 [J]. 现代园艺, 2013(2): 37.
 - [60] Bashir M, Khan I, Qadri R W K, et al. Growth and corm production of *Gladiolus grandiflorus* L. ‘Essential’ under different NPK regimes [J]. Journal of Ornamental Plants, 2016, 6(1): 11–19.
 - [61] Serrano M S, De Vita P, Fernández – Rebollo P, et al. Calcium fertilizers induce soil suppressiveness to *Phytophthora cinnamomi* root rot of *Quercus ilex* [J]. European Journal of Plant Pathology, 2012, 132(2): 271–279.
 - [62] Castilla N, Montero J I, Stanghellini C. Greenhouse technology for

- sustainable production in mild winter climate areas; trends and needs [J]. Acta Horticulturae, 2009, 807: 33–44.
- [63] 徐晔春. 1 200 种花卉品鉴金典 [M]. 吉林: 吉林科学技术出版社, 2010.
- [64] Uchida J Y, Aragaki M. *Phytophthora* diseases of orchids in Hawaii [EB/OL]. (1991–08–01) [2017–02–17]. <http://staugorchidsociety.org/PDF/phytophthoraRES-129.pdf>.
- [65] Yakabe L E, MacDonald J D. Soil treatments for the potential elimination of *Phytophthora ramorum* in ornamental nursery beds [J]. Plant Disease, 2010, 94(3): 320–324.
- [66] Funahashi F, Parke J L. Effects of soil solarization and *Trichoderma asperellum* on soilborne inoculum of *Phytophthora ramorum* and *Phytophthora pini* in container nurseries [J]. Plant Disease, 2016, 100(2): 438–443.
- [67] Ma Y, Wang Q J, Cao Y, et al. Bio-based and reduced-risk strategies for the management of *Phytophthora* blight and root rot of pepper [M]. London: Springer, 2016: 163–175.
- [68] Douira A. Study of current status and future prospects of soil disinfection in souss-massa and gharb-loukkos (morocco) [J]. International Journal of Recent Scientific Research, 2015, 6(12): 7895–7903.
- [69] Yakabe L E, MacDonald J D. Soil treatments for the potential elimination of *Phytophthora ramorum* in ornamental nursery beds [J]. Plant Disease, 2010, 94(3): 320–324.
- [70] Cao A C, Guo M X, Yan D D, et al. Evaluation of sulfuryl fluoride as a soil fumigant in China [J]. Pest Management Science, 2014, 70(2): 219–227.
- [71] Larkin R P, Griffin T S. Control of soilborne potato diseases using *Brassica* green manures [J]. Crop Protection, 2007, 26(7): 1067–1077.
- [72] Núñez-Zofío M, Larregla S, Crespo C G. Repeated biodisinfection controls the incidence of *Phytophthora* root and crown rot of pepper while improving soil quality [J]. Spanish Journal of Agricultural Research, 2012, 10(3): 794–805.
- [73] Ríos P, Obregón S, González M, et al. Screening brassicaceous plants as biofumigants for management of *Phytophthora cinnamomi* oak disease [J]. Forest Pathology, 2016, 46(6): 652–659.
- [74] Porras M, Barrau C, Romero E, et al. Effect of biofumigation with *Brassica carinata* and soil solarization on *Phytophthora* spp. and strawberry yield [J]. Acta Horticulturae, 2009, 842: 969–972.
- [75] 蔡艳, 薛泉宏, 陈占全, 等. 青海高原东部土壤辣椒疫霉生防菌的初步筛选 [J]. 西北农业学报, 2007, 16(2): 241–244.
- [76] Nega A. Review on concepts in biological control of plant pathogens [J]. Journal of Biology, Agriculture and Healthcare, 2014, 4(27): 33–54.
- [77] Kumar R, Kumari A, Singh M. *Trichoderma*: a most powerful bio-control agent—a review [J]. Trends in Biosciences, 2014, 7(24): 4055–4058.
- [78] Axel C, Zannini E, Coffey A, et al. Ecofriendly control of potato late blight causative agent and the potential role of lactic acid bacteria: a review [J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2012, 96(1): 37–48.
- [79] Ongena M, Jacques P. *Bacillus* lipopeptides: versatile weapons for plant disease biocontrol [J]. Trends in Microbiology, 2008, 16(3): 115–125.
- [80] Kamal R, Gusain Y S, Kumar V, et al. Disease management through biological control agents: an eco-friendly and cost effective approach for sustainable agriculture—a review [J]. Agricultural Reviews, 2015, 36(1): 37–45.
- [81] 胡东维, 王源超, 徐颖. 木霉对辣椒疫霉菌抑制作用的超微结构与细胞化学 [J]. 菌物学报, 2003, 22(1): 95–100.
- [82] 张量. 防治辣椒疫病的木霉拮抗化合物筛选及其生防制剂制备 [D]. 杭州: 浙江大学, 2015: 13–26.
- [83] 冯丽娜, 蒋继志, 赵偲, 等. 内生真菌 DC-11 的分离筛选及对致病疫霉的抑制作用 [J]. 河北农业大学学报, 2015, 38(2): 76–81.
- [84] 王洁非, 曹支敏, 白露超, 等. 陕甘两省花椒疫霉病原鉴定及其拮抗菌筛选 [J]. 北方园艺, 2015(5): 113–119.
- [85] 周成萍, 曾会才. 1 株对辣椒疫霉具高抑菌活性放线菌 WZ60 的田间防治试验 [J]. 热带作物学报, 2008, 29(1): 106–108.
- [86] 张淑彬, 刘建斌, 王幼珊. 丛枝菌根真菌对辣椒疫霉病害防治的初步研究 [J]. 北方园艺, 2015(5): 125–128.
- [87] 林相璠, 牛瞻光, 董茂忠. 生防细菌和甲霜灵对辣椒疫病联合防治作用评价 [J]. 山东农业科学, 2003(2): 35–36.
- [88] 徐伟伟, 方敦煌, 吴德喜, 等. 五种杀菌剂对 3 种烟草疫霉拮抗菌的抑菌试验 [J]. 云南农业大学学报, 2014, 29(6): 937–940.
- [89] 袁树忠. 辣椒疫霉病原菌的筛选鉴定、生防机制及与杀菌剂的协同作用 [D]. 南京: 南京农业大学, 2008: 87–108.
- [90] 张兴, 马志卿, 冯俊涛, 等. 植物源农药研究进展 [J]. 中国生物防治学报, 2015, 31(5): 685–698.
- [91] Olanya O M, Larkin R P. Efficacy of essential oils and biopesticides on *Phytophthora infestans* suppression in laboratory and growth chamber studies [J]. Biocontrol Science & Technology, 2006, 16(9): 901–917.
- [92] Bowers J H, Locke J C. Effect of formulated plant extracts and oils on population density of *Phytophthora nicotianae* in soil and control of *Phytophthora* blight in the greenhouse [J]. Plant Disease, 2004, 88(1): 11–16.
- [93] Bi Y, Jiang H, Hausbeck M K, et al. Inhibitory effects of essential oils for controlling *Phytophthora capsici* [J]. Plant Disease, 2012, 96(6): 797–803.
- [94] 胡安忆. 菜粕类有机肥土壤熏蒸处理防治辣椒疫病的研究 [D]. 南京: 南京农业大学, 2012: 65–69.
- [95] Aryantha I P, Cross R, Guest D I. Suppression of *Phytophthora cinnamomi* in potting mixes amended with uncomposted and composted animal manures [J]. Phytopathology, 2000, 90(7): 775–782.
- [96] Fichtner E J, Benson D M, Diab H G, et al. Abiotic and biological suppression of *Phytophthora parasitica* in a horticultural medium containing composted swine waste [J]. Phytopathology, 2004, 94(7): 780–788.
- [97] 王以燕, 袁善奎. 2014 财年美国拟评审的新生物农药有效成分 [J]. 农药科学与管理, 2014, 34(6): 62–63.
- [98] 吴厚斌, 郑鹭飞, 刘莘莘. 近年来美国登记的生物农药品种 [J]. 农药科学与管理, 2012, 33(3): 22–23.
- [99] 胡林峰, 许明录, 朱红霞. 植物精油抑菌活性研究进展 [J]. 天然产物研究与开发, 2011, 23(2): 384–391.
- [100] Drenth A, Guest D. Diversity and management of *Phytophthora* in Southeast Asia [EB/OL]. (2004–01–01) [2017–02–18]. <http://aciir.gov.au/files/node/598/mn114-part1.pdf>.

- [101] Banko T J, Hong C X. Evaluation of nutrient phosphite for the control of *Phytophthora* shoot blight on annual vinca[J]. Journal of Environmental Horticulture, 2004, 22(1): 41–44.
- [102] Tjosvold S A, Koike S T, Chambers D L. Evaluation of fungicides for the control of *Phytophthora ramorum* infecting *Rhododendron*, *Camellia*, *Pieris*, and *Viburnum* [EB/OL]. (2008–02–08) [2017–02–18]. <https://www.plantmanagementnetwork.org/pub/php/research/2008/pramorum/>.
- [103] Yandoc C B, Roskopf E N, Shah D A, et al. Effect of fertilization and biopesticides on the infection of *Catharanthus roseus* by *Phytophthora nicotianae* [J]. Plant Disease, 2007, 91(11): 1477–1483.
- [104] Meng Q X, Cui X L, Bi Y, et al. Biological and genetic characterization of *Phytophthora capsici* mutants resistant to flumorph [J]. Plant Pathology, 2011, 60(5): 957–966.
- [105] Hwang J, Benson D M. Identification, mefenoxam sensitivity, and compatibility type of *Phytophthora* spp. attacking floriculture crops in North Carolina [J]. Plant Disease, 2005, 89(2): 185–190.
- [106] Olson H A, Benson D M. Characterization of *Phytophthora* spp. on floriculture crops in North Carolina [J]. Plant disease, 2011, 95(8): 1013–1020.
- [107] Hu J H, Hong C X, Stromberg E L, et al. Mefenoxam sensitivity and fitness analysis of *Phytophthora nicotianae* isolates from nurseries in Virginia, USA [J]. Plant Pathology, 2008, 57(4): 728–736.
- [108] Gisi U, Sierotzki H. Oomycete fungicides: phenylamides, quinone outside inhibitors, and carboxylic acid amides [M]. Tokyo: Fungicide Resistance in Plant Pathogens, 2015: 145–174.
- [109] Lee S, Kim S, Kim J, et al. Sensitivity of *Phytophthora capsici* to mandipropamid and evaluation of its effectiveness against pepper *Phytophthora* blight [J]. Phytopathology, 2009, 99: S70.
- [110] Vargas A, Eyre M, Dorrance A. Efficacy of oxathiapiprolin toward *Phytophthora sojae* and *Phytophthora sansomeana* [C]// American Phytopathological Society. APS Annual Meeting in 2016. St. Paul: APS, 2016: 68–68.
- [111] Ji P, Csinos A S. Effect of oxathiapiprolin on asexual life stages of *Phytophthora capsici* and disease development on vegetables [J]. Annals of Applied Biology, 2015, 166(2): 229–235.
- [112] Bittner R J, Mila A L. Effects of oxathiapiprolin on *Phytophthora nicotianae*, the causal agent of black shank of tobacco [J]. Crop Protection, 2016, 81: 57–64.
- [113] van den Bosch F, Paveley N, van den Berg F, et al. Mixtures as a fungicide resistance management tactic [J]. Phytopathology, 2014, 104(12): 1264–1273.
- [114] van den Bosch F, Oliver R, van den Berg F, et al. Governing principles can guide fungicide – resistance management tactics [J]. Annual Review of Phytopathology, 2014, 52(1): 175–195.
- [115] 王晓梅, 刘畅, 王林贤, 等. 杀菌剂及其不同配比对辣椒疫霉菌的室内抑制效果 [J]. 吉林农业大学学报, 2015, 37(4): 406–410.
- [116] Jiang R H, Tyler B M. Mechanisms and evolution of virulence in oomycetes [J]. Annual Review of Phytopathology, 2012, 50(1): 295–318.
- [117] Hardham A R, Blackman L M. Molecular cytology of *Phytophthora* – plant interactions [J]. Australasian Plant Pathology, 2010, 39(1): 29–35.
- [118] Kamoun S, Furzer O, Jones J D G, et al. The top 10 oomycete pathogens in molecular plant pathology [J]. Molecular Plant Pathology, 2015, 16(4): 413–434.
- [119] Ma Z, Zhu L, Song T, et al. A paralogous decoy protects *Phytophthora sojae* apoplastic effector PsXEG1 from a host inhibitor [J]. Science, 2017, 355(6326): 710.
- [120] Murugan K, Krishnan R. Phytochemical analysis, *in vitro* antifungal activity and mode of action of ethanolic extract of *Marchantia linearis* Lehm & Lindenb, a bryophyte [J]. World Journal of Pharmacy and Pharmaceutical Sciences, 2013, 2(5): 3650–3666.
- [121] 马欣, 霍蓉, 乔俊卿, 等. 黄柏提取物对番茄枯萎病的生物防治效果 [J]. 江苏农业科学, 2016, 44(5): 178–180.
- [122] 潘晓曦, 关一鸣, 张舒娜, 等. 中药提取物对人参灰霉病的防治效果 [J]. 江苏农业科学, 2015, 43(2): 124–126.
- [123] Daguerre Y, Siegel K, Edel – Hermann V, et al. Fungal proteins and genes associated with biocontrol mechanisms of soil – borne pathogens: a review [J]. Fungal Biology Reviews, 2014, 28(4): 97–125.
- [124] 乔俊卿, 陈志谊, 梁雪杰, 等. 枯草芽孢杆菌 Bs916 在番茄根部的定殖 [J]. 江苏农业学报, 2015, 31(6): 1278–1283.
- [125] Gajera H, Domadiya R, Patel S, et al. Molecular mechanism of *Trichoderma* as bio – control agents against phytopathogen system—a review [J]. Current Research in Microbiology and Biotechnology, 2013, 1(4): 133–142.
- [126] 向亚萍, 罗楚平, 周华飞, 等. 枯草芽孢杆菌分泌表达极耐热木聚糖酶及其酶学性质 [J]. 江苏农业学报, 2016, 32(5): 1037–1042.
- [127] Srivastava M, Kumar V, Shahid M, et al. *Trichoderma*—a potential and effective bio fungicide and alternative source against notable phytopathogens: a review [J]. African Journal of Agricultural Research, 2016, 11(5): 310–316.