

夏善勇,牛志敏,李庆全,等. 马铃薯黑痣病立枯丝核菌及其综合防控研究进展[J]. 江苏农业科学,2022,50(12):28-34.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2022.12.005

马铃薯黑痣病立枯丝核菌及其综合防控研究进展

夏善勇,牛志敏,李庆全,张丽娟,盛万民

(黑龙江省农业科学院经济作物研究所/黑龙江省马铃薯生物学与品质改良重点实验室,黑龙江哈尔滨 150086)

摘要:马铃薯黑痣病在世界各马铃薯种植区域广泛分布,给马铃薯产业带来巨大的经济损失。近年来,马铃薯黑痣病在我国很多省(市、区)都有不同程度的发生,并有逐年扩大和加重的趋势,已成为制约我国马铃薯生产的主要病害。对马铃薯黑痣病病原菌侵染幼芽、茎基部及块茎产生的症状,湿度、连作与病害发生程度的关系,温湿度、酸碱度及不同碳氮源对菌丝生长的影响,病原菌的鉴定方法、致病机制以及分布情况及各地区优势菌种进行归纳,并对农艺措施、选育抗性品种、化学药剂与生物防治等不同措施的优缺点进行分析和总结,以期为马铃薯黑痣病的深入研究和防治提供理论基础。

关键词:马铃薯黑痣病;立枯丝核菌;融合群;致病机制;防治措施

中图分类号:S435.32 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2022)12-0028-06

马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)属于茄科茄属1年生草本植物,不仅能够为人体提供不可缺少的蛋白质、矿物质盐类、粗纤维和多种维生素,而且是确保国家粮食安全的重要作物^[1]。近些年,随着国家对马铃薯主粮化程度的不断推进及各地种植业结构的调整,马铃薯的种植范围和规模逐年递增,致使倒茬轮作周期缩短甚至难以轮作^[2],马铃薯连作使得土壤根际微生物发生定向变化,根际微生态的稳定性受到影响,土传病害日趋严重^[3]。马铃薯黑痣病是由立枯丝核菌(*Rhizoctonia solani* Kühn)侵染引起的一种土传兼种传病害,可侵染植株不同器官,引起多种症状。该病原菌具有很强的腐生性,没有寄主的条件下可在土壤中存活2~3年^[4]。早在1858年Kühn就对该病进行了报道^[5],澳大利亚^[6]、土耳其^[7]、法国^[8]、美国^[9]、墨西哥^[10]、南非^[11]都有该病害的发生和报道。我国于1922年在台湾省首先发现该病害。目前该病害在马铃薯主

产区均有不同程度的发生,严重影响马铃薯的产量与品质,阻碍了马铃薯产业的可持续发展^[12]。

1 马铃薯黑痣病症状、发病规律及危害

1.1 马铃薯黑痣病症状

随着马铃薯的生长发育,马铃薯黑痣病病原菌对马铃薯不同部位均可侵染,并造成不同症状,主要危害马铃薯的幼芽、茎基部及块茎,块茎膨大期发病最为严重^[13]。当马铃薯幼芽被侵染后,幼芽顶部会出现黑褐色病斑,使生长点坏死,甚至造成芽腐;茎秆受害时,茎基部产生直径为1~3 cm红褐色椭圆形的凹陷斑,随后色泽变深,扩大并包围茎部;地下茎感病形成指印形黑褐色溃疡面病斑,植株顶部叶片向上卷曲并褪绿,对光合作用和养分吸收极为不利,阻滞了养分向块茎运输,此时马铃薯常在土表部位再生气根,产出大豆大小的紫红色或绿色气生小型块茎,发病严重的植株可造成立枯^[14];匍匐茎受到侵染后出现褐色病斑,感病轻者可长成薯块,但非常小或结薯畸形,重者导致匍匐茎顶端不再膨大,不能形成薯块;病菌通过皮孔或导管组织侵染块茎,在成熟块茎表面形成散生或聚生成片状、数量不等、坚硬的圆形或近圆形土壤颗粒状的黑褐色菌核,也有的罹病块茎表现出龟裂、末端坏死和畸形等,贮藏期间块茎病情可进一步发展^[15-17]。

1.2 马铃薯黑痣病发病规律及危害

马铃薯黑痣病病原菌一般以菌丝体或菌核形态在病株残体、块茎和土壤中越冬^[18],在侵染过程

收稿日期:2021-08-07

基金项目:国家重点研发计划重点专项(编号:2017YFE0115700);黑龙江省马铃薯生物学与品质改良重点实验室条件建设项目;黑龙江省百千万工程科技重大专项(编号:2019ZX16B02-11);农业科技创新跨越工程专项;黑龙江现代农业产业技术协同创新体系项目(编号:2019、2020)。

作者简介:夏善勇(1978—),男,黑龙江拜泉人,硕士,副研究员,主要从事马铃薯遗传改良研究。E-mail:xiashanyong@163.com。

通信作者:盛万民,博士,研究员,主要从事马铃薯遗传改良研究。E-mail:shengwanmin@163.com。

中以伤口侵染为主,也可通过气孔口侵染,病原菌对马铃薯植株的侵染顺序依次为芽、茎、根、匍匐茎、块茎^[19]。低温潮湿的环境有利于该病的发生和流行,连续阴雨或湿度连续高于 70%,分生孢子萌发和侵入均很快,病害发生严重甚至流行;当茎叶枯萎后,块茎留在土壤中的时间越长,菌核在新薯块上的危害就越严重。Ritchie 等研究发现,连作或很少轮作的土地,丝核菌存活数量会加大,往往发病较重^[20]。张文明等发现,马铃薯根系分泌物化感自毒物质棕榈酸和邻苯二甲酸二丁酯对立枯丝核菌有促生作用,随马铃薯连作年限的延长,根系分泌物的毒性变强^[21]。生产过程中,病菌可经风雨、灌水、昆虫和农事操作等传播蔓延,扩大危害范围^[14]。

立枯丝核菌寄主十分广泛,能寄生 43 科 263 种植物,除可侵染马铃薯外,还可危害水稻、玉米、大豆、小麦、棉花、紫花苜蓿等作物,引起植物苗期立枯病^[22]。2010—2012 年雷玉明等对甘肃河西地区马铃薯黑痣病发病情况调查发现,一般地块发病率为 20.1%~30.0%,发病严重地块发病率为 46.0%~92.0%,有些田块甚至绝收^[23]。2012 年戴启洲调查发现,江苏省射阳县马铃薯黑痣病重病田病株率达 35% 以上,严重影响了马铃薯的产量和品质^[14]。2014—2017 年李江涛等对新疆维吾尔自治区北疆地区病害调查发现,马铃薯黑痣病的发生呈逐年上升趋势^[24]。2016 年郭成瑾等调查发现,宁夏南部山区各县(市)马铃薯黑痣病已普遍发生,有些田块发病率可达 100%,导致宁夏马铃薯减产 20% 左右^[25]。2017 年黄燕丽等调查发现,河北、内蒙古种植区内马铃薯黑痣病的发病指数分别为 30.73、13.33^[26]。

2 马铃薯黑痣病原菌生物学特征

引起马铃薯黑痣病的立枯丝核菌,属于真菌界半知菌亚门丝核菌属^[27]。刘宝玉等采用生长速率法研究了内蒙古马铃薯立枯丝核菌菌丝生长的条件,结果表明,24~26℃ 范围内病菌菌丝均可生长,但低于 4℃ 或高于 34℃ 菌丝停止生长;15~24℃ 适宜菌核形成,32℃ 以上不能形成菌核;pH 值在 6~7 范围内适宜菌丝生长,pH 值 <2 或 >11,菌丝不能生长;最适碳源为可溶性淀粉,以尿素、硝酸钾、硝酸铵为氮源时均能很好的生长^[28]。各地区立枯丝核菌生物学特性存在差异,原因可能是病原菌属于不同群属或来源不同,为了适应不同的生长环境

而不断进化适应,从而造成生物学特性方面的差异。

3 立枯丝核菌的研究方法及致病机制

3.1 立枯丝核菌的研究方法

立枯丝核菌属是无性型菌中不产孢类型,无性世代菌丝特征明显,但由于其种内及种间存在着丰富的遗传多样性,因此该种通常被界定为一个遗传差异很大的复合种(species complex)^[29]。目前,对立枯丝核菌的研究方法主要有菌丝融合法、同工酶法和基于核糖体 RNA 基因内转录间隔区(rDNA-ITS)法。Schultz 于 1936 年首次提出立枯丝核菌菌丝融合群(anastomosis group, AG)的概念^[30]。Ogoshi 于 1984 年建立了立枯丝核菌菌丝融合群鉴定的标准菌株^[31]。此后,菌丝融合分类法被广泛应用于立枯丝核菌的分类中。到目前为止,立枯丝核菌已被划分为 14 个融合群,分别命名为 AG1~AG13 和 AG-BI^[32],在此基础上根据其融合频率、生化特征及遗传特性等又可将融合群划分为不同的亚群,目前至少已经报道了 24 个亚群^[33-34]。Laroche 利用同工酶分析,将 AG3 融合群菌株划分为 AG3IIA、AG3IIB、AG3IIC 等 3 个亚群^[35];李晓妮等对隶属于不同融合群的 40 个菌株进行 5.8S rDNA-ITS 序列分析,发现 AG5、AG11 这 2 个融合群在进化上关系较近,AG4-HG-I、AG4-HG-II、AG4-HG-III 这 3 个融合亚群菌株间的亲缘关系更近^[36]。菌丝融合法可以划分不同融合群,但不能准确反映融合群种内及种间遗传与变异之间的关系。同工酶法简便、高效、价格低廉,但常需要与其他方法联用,才能有效研究立枯丝核菌的遗传多样性。随着分子生物学的发展,rDNA-ITS 标记法在分子水平上揭示了立枯丝核菌的遗传变化及多样性,已成为研究立枯丝核菌遗传多样性的重要手段。

3.2 立枯丝核菌致病机制

近年来,关于立枯丝核菌的致病机制,国内外学者做了大量研究,报道指出病原菌在侵染过程中产生的胞壁降解酶、毒素、激素、胞外多糖等是引起植物发病的重要因子。张君对接菌后马铃薯芽、茎等发病部位的胞壁降解酶活性进行测定发现,半乳糖醛酸酶(PG)、纤维素酶(Cx)、果胶甲基半乳糖醛酸酶(PMG)的活性显著提高,说明胞壁降解酶在立枯丝核菌侵染植株过程中起了非常重要的作用,是该菌重要的致病因子;立枯丝核菌侵入马铃薯植株之后,会分泌一些毒素,它可以影响植株正常生理

代谢,影响病害的发展并产生症状,是主要的致病因子^[37]。国外不少学者报道,马铃薯黑痣病原菌所产毒素为苯乙酸及其衍生物,是一种具有强致病性的病原菌毒素^[38],会引起细胞超微形态结构的变化与破损,表明毒素参与了立枯丝核菌致病过程,是黑痣病最终导致植株死亡的可能机制^[39]。目前普遍认为,立枯丝核菌的致病机制是胞壁降解与毒素协同作用,破坏组织和细胞结构,影响细胞功能,造成植株发病直至死亡。

4 马铃薯黑痣病原菌的分布

马铃薯黑痣病原菌在世界各马铃薯产区均

表 1 我国已报道的马铃薯枯黑痣病原菌种类及分布

地区	致病菌种菌株融合群	优势菌株融合群
河北	AG1-IB	AG1-IB
内蒙古	AG1-IB、AG2-1、AG3、AG4-HG-II、AG4-HG-III、AG5、AG9、AG11	AG3
黑龙江	AG1-IA、AG1-IC、AG3、AG4、AG4-HG-I、AG5、AG6、AG8	AG4
甘肃	AG3、AG4-HG-I、AG4-HG-II、AG5、AG9	AG5
山东	AG1-IB、AG3、AG4-HG-I、AG4-HG-III、AG5	AG3
山西	AG3-2、AG3-11、AG3-12、AG3-13、AG3-14	AG3
青海	AG3	AG3
云南	AG3	AG3
陕西	AG3-5	AG3-5

注:数据参考文献[36,42-50]。

5 马铃薯黑痣病的综合防治

马铃薯黑痣病是一种较难防治的世界性土传病害,各国学者都在积极探索马铃薯黑痣病的防治方法,但仍没有一种完全有效抑制该病害的措施。目前主要是通过田间农艺措施、化学药剂防治、选育抗病品种、生物防治、生物工程及非生物因子诱导马铃薯块茎对病原菌的抗性等措施,减轻病害的发生。

5.1 农艺措施

农艺措施防治马铃薯黑痣病是最为传统的一种防治方法,除选用无病种薯外,还包括轮作、调整播期和合理施肥等。王晓娇等的试验表明,立枯丝核菌菌株具有多次萌发和地下侵染能力,经过4次萌发,菌核仍具有一定的萌发力,3~5年的轮作换茬能够降低土壤中的病菌数量,有效减轻马铃薯黑痣病的发生^[51]。Larkin等将马铃薯与油菜、黑麦轮作种植,不仅有效抑制了马铃薯黑痣病的发生,而且还具有显著的增产效果^[52]。张智芳等的试验表明,在内蒙古自治区中部,播期为5月3—8日,10 cm土温达到7~8℃时,播种可有效降低马铃薯

有分布,不同菌株融合群间在地域分布、出现频率上均有一定差异。Balali等鉴定出AG3、AG4、AG5是澳大利亚马铃薯黑痣病的致病融合群^[6]。Yanar等报道土耳其马铃薯黑痣病的致病菌为AG1~AG3、AG5、AG6、AG8~AG10、AG12、AG13^[7]。Campion等报道,AG3、AG5、AG2-1融合群为美国、法国马铃薯黑痣病的主要致病类群^[8-9]。El Bakali等研究发现引起西班牙地区马铃薯黑痣病的主要致病类群为AG3^[40]。Woodhall等报道英国存在AG2-1、AG3、AG5融合群^[41]。我国马铃薯黑痣病致病融合群中,AG3分布最广,出现频率最高,是马铃薯黑痣病的优势融合群(表1)。

黑痣病病情指数^[53]。张笑宇等的试验证明硅酸钠可提高马铃薯对黑痣病的抗性,显著降低马铃薯幼苗地下茎和匍匐茎病情指数,并可提高几丁质酶(CHO)等酶的活性^[54]。碳酸氢铵可明显抑制马铃薯黑痣病菌菌丝的生长,另外覆膜栽培能够提高碳酸氢盐的防效和马铃薯产量^[55]。郭成瑾等的试验表明,田间施用生化黄腐酸钾可明显控制马铃薯黑痣病的发生,土壤微生物数量和多样性明显得到改善,地上茎、薯块病情指数明显减小^[56]。

5.2 化学防治

化学药剂防治是最常用且相对简单易行的防治途径。目前我国在防治马铃薯黑痣病上登记的杀菌剂主要有5种:啞菌酯、噻呋酰胺、咯菌腈、氟唑菌苯胺、唑醚·氟酰胺^[57]。刘小娟等通过田间小区试验测试5种杀菌剂拌种处理对马铃薯黑痣病的防效试验,结果表明250 g/L啞菌酯悬浮剂对马铃薯黑痣病的防效达81.98%^[12]。为了有效控制马铃薯黑痣病,陈爱昌等采用生长速率抑制法及田间拌种对80%代森锌可湿性粉剂、3%多抗霉素可湿性粉剂、30%噻呋酰胺悬浮剂等9种杀菌剂进行药效

评价,结果表明,30%噻呋酰胺悬浮剂的 EC_{50} 最低,为 $0.0152 \mu\text{g}/\text{mL}$,并且田间病薯率和病情指数均最低,防效最高^[47]。乔广行等测试 $400 \text{ g}/\text{L}$ 氟硅唑乳油、50%啶酰菌胺水分散粒剂、 $430 \text{ g}/\text{L}$ 戊唑醇悬浮剂等 10 种杀菌剂对马铃薯黑痣病菌的毒力,结果表明戊唑醇的抑菌效果最好,其 EC_{50} 为 $0.0707 \text{ mg}/\text{L}$ ^[57]。曹春梅等采用生长速率法测试评价 4 种杀菌剂对立枯丝核菌的毒力,结果表明 20%甲基立枯磷乳油对立枯丝核菌的毒力最强,其 EC_{50} 为 $6.9888 \times 10^{-9} \text{ mg}/\text{L}$,收获时薯块防效达 96.40%^[58]。不同地区筛选的有效杀菌剂不同,可能是土壤微生物种群及立枯丝核菌融合群的差异导致,因此应广泛鉴定各地区致病立枯丝核菌融合群种类,有针对性地选择有效杀菌剂。化学杀菌剂虽然短期内降低了马铃薯黑痣病的发生,但大量使用化学农药会导致病原菌产生抗药性、土壤微生物区系紊乱、农药残留、环境污染、危害人类健康等系列问题。

5.3 选育抗病品种

马铃薯黑痣病作为世界性土传兼种传病害,受到地域、品种等诸多因素的影响,防治较为艰难^[59],抗病种质资源的利用是防控马铃薯黑痣病最理想的有效途径之一,到目前为止虽然还未发现对黑痣病免疫的马铃薯品种,但不同品种间抗、感病性存在差异。陈爱昌等在甘肃陇中地区对 19 个马铃薯品种(系)进行了抗黑痣病和产量比较试验,结果表明:心里美、庄薯 3 号、青薯 9 号等 7 个品种适宜在陇中地区种植;心里美可能由于紫色表皮抗病的原因,是唯一一个没有染病的品种^[60]。贾立君等在辽宁地区通过田间试验比较 6 种主栽品种(系)对黑痣病的抗性,综合分析表明,适宜在辽宁地区种植的抗黑痣病品种为合薯 5 号^[61]。戴启洲调查发现,中薯 3 号、陇薯 3 号、陇薯 4 号、津研 4 号等 4 个品种在江苏省射阳县对马铃薯黑痣病表现较强的抗性^[14]。王喜刚等通过室内和田间接种相结合的方法在宁夏对 20 份马铃薯主栽品种进行黑痣病抗性评价试验,结果表明,供试材料中没有免疫及高抗品种,青薯 9 号、庄薯 3 号、陇薯 7 号、黑美人等 4 份品种表现中抗^[62]。抗病品种的选育是综合防控马铃薯黑痣病的重要措施之一,须对不同生态区种植的不同品种进行针对性的抗性评价,且有必要从野生资源中寻找抗源或对栽培品种进行改良,选育出适合当地生态环境的抗病品种(系),为马铃薯的抗病育种提供合适的抗性资源材料。

5.4 生物防治

利用有益微生物和微生物代谢产物来防治土传病害,被认为是当今最具发展潜力的防治方法之一,是一种环境友好型的病害防治方法。许丽婷等从连作马铃薯根际土壤中分离筛选出 1 株枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*),田间试验结果表明,该菌株在马铃薯各生长期对黑痣病均有防效,在收获期生防效果达到 54.51%^[63]。李扬凡等通过对峙培养法和温室盆栽试验筛选得到 1 株对马铃薯立枯丝核菌抑制效果稳定、防效达到 52.9% 的菌株,通过 Biolog 微生物鉴定系统以及多基因序列分析鉴定为解淀粉芽孢杆菌(*B. amyloliquefaciens*),试验证明该菌可产生泛革素(fengycin)、伊枯草菌素 A(iturin A)2 种脂肽类抗生素造成致病病菌丝细胞壁消解、菌丝畸形,并可显著降低马铃薯根际黑痣病菌的数量^[64]。朱明明等利用贝莱斯芽孢杆菌(*B. velezensis*)通过盆栽灌根试验表明,该菌对马铃薯黑痣病的防效为 61.22%^[65]。董爱菊等从健康马铃薯根际分离出 1 株对立枯丝核菌有显著抑制效果的类芽孢杆菌(*Paenibacillus jamilae*),该菌能在马铃薯根际有效定殖,并使立枯丝核菌菌丝发生畸形、缠绕、变短和顶端膨大,抑菌率达到 66.7%,且对马铃薯有显著的促生作用^[66]。安婧婧等从不同作物土壤中筛选得到 1 株具有高效拮抗立枯丝核菌的青霉菌菌株,抑制率达 58.5%,该菌株可致立枯丝核菌菌丝壁出现弯曲和畸形,原生质体凝结,菌丝生长混乱^[67]。生物防治在植物病害的防控中取得了一定的成就,但从整体上看,利用生防菌防治病害筛选有效菌株的方法不够完善。目前生防菌的筛选是在实验室的平板上进行的,即只能通过拮抗、重寄生和捕食等特性来筛选;这就使许多通过其他作用方式起作用的菌株不能被筛选;另外,利用生物防治还存在防治对象范围较窄、效果不稳定、易受环境条件影响等缺陷。

5.5 生物工程及非生物因子诱导薯块抗性

转基因技术的应用及非生物因子诱导植株产生抗性以抵御病原物的侵染,未来将成为马铃薯黑痣病防治的热点和趋势。郝文胜等将玉米源核糖体失活蛋白基因(*RIP*)利用含有重组质粒 p2301-RIP 的农杆菌转化马铃薯易感品种 Favorita,温室盆栽试验证实有 1 个转基因株系对由立枯丝核菌引起的马铃薯黑痣病有明显的抗性^[68]。M'Hamdi 等将大麦的 *RIP* 基因(*rip30*)转化马铃薯品种 Désirée,

表达 rip30 蛋白的转基因株系的马铃薯黑痣病发病率和病情指数均有所降低^[69]。蒋继志等对一些非生物因子诱导马铃薯块茎抗性的效果研究发现, 35 ℃ 保持 4 h、pH 值为 5 的磷酸缓冲溶液浸泡 20 min、质量分数为 0.01% 的氯化钾浸泡 2 h 等非生物因子单独处理后, 抑菌率均达到 100%; 用波长为 230 ~ 265 nm 的紫外线垂直高度 30 cm 照射 15 min, 抑菌率为 82.1%, 表明非生物因子诱导马铃薯抗病性有巨大的利用潜力^[70]。随着生物技术的发展, 更多的抑制病害、促进植物生长的基因被挖掘, 加上对诱导抗性机制的深入研究, 这些将会为马铃薯黑痣病的有效防治提供更为广阔的空间。

6 讨论

马铃薯黑痣病病原菌的组成具有多样性, 不同融合群在各地分布的规律性较差且遗传变异性大, 抗逆性强, 给该病害的防治增加了难度。农艺措施仅是控制马铃薯黑痣病的一种途径, 并不能达到防治的作用。目前, 关于马铃薯抗黑痣病机制以及马铃薯与立枯丝核菌互作的分子机制研究很少, 而且有关抗性基因等方面的研究几乎没有, 制约着该病害有效防治方法的开发应用。立枯丝核菌分类学和种内群特征等方面的研究不够深入, 各地区的菌丝融合群分布及优势种群的鉴定范围狭窄。未来科研工作首先应注重寻找特定和广谱抗病因子, 明晰马铃薯黑痣病的致病机制、马铃薯的抗病机制及其作用方式, 揭示其主要致病因子; 不同地区须对当地主要病原菌种类及生物学特性等进行鉴定, 确定各地的优势菌种及其融合群间和融合群内不同菌株之间的致病力、进化关系, 加强对马铃薯黑痣病菌不同融合群动态变化的监测; 完善有效菌株的筛选方法以及改善其对环境条件的适应性; 积极选育抗病品种、挖掘抗性基因, 利用分子标记辅助育种和田间筛选相结合的方法, 为马铃薯黑痣病病害防治提供可靠的理论依据。

参考文献:

- [1] Kolasa K M. The potato and human nutrition[J]. American Potato Journal, 1993, 70(5): 375 - 384.
- [2] 谢奎忠, 陆立银, 罗爱花, 等. 长期连作对马铃薯土传病害和产量的影响[J]. 中国种业, 2018(2): 65 - 67.
- [3] Murphy C E, Lemerle D. Continuous cropping systems and weed selection[J]. Euphytica, 2006, 148(1/2): 61 - 73.
- [4] 骆丹, 田慧, 张彩霞, 等. 植物立枯丝核菌根腐病研究进展[J]. 中国植保导刊, 2020, 40(3): 23 - 31.
- [5] Kühn J G. Die krankheiten der kulturegewächse, ihre ursachen und ihre verhütung[M]. Berlin: GustavBosselmann, 1858.
- [6] Balali G R, Neate S M, Scott E S, et al. Anastomosis group and pathogenicity of isolates of *Rhizoctonia solani* from potato crops in South Australia[J]. Plant Pathology, 1995, 44(6): 1050 - 1057.
- [7] Yanar Y, Yilmaz G, Cesmeli 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.
- [8] Champion C, Chatot C, Perraton B, et al. Anastomosis groups, pathogenicity and sensitivity to fungicides of *Rhizoctonia solani* isolates collected on potato crops in France[J]. European Journal of Plant Pathology, 2003, 109(9): 983 - 992.
- [9] Bandy B P. Anastomosis group 3 is the major cause of *Rhizoctonia* disease of potato in Maine[J]. Plant Disease, 1988, 72(7): 596.
- [10] Virgen - Calleros G, Olalde - Portugal V, Carling D E. Anastomosis groups of *Rhizoctonia solani* on potato in central México and potential for biological and chemical control[J]. American Journal of Potato Research, 2000, 77(4): 219 - 224.
- [11] Muzhinji N, Woodhall J W, Truter M, et al. Variation in fungicide sensitivity among *Rhizoctonia* isolates recovered from potatoes in South Africa[J]. Plant Disease, 2018, 102(8): 1520 - 1526.
- [12] 刘小娟, 安建华, 莫娟, 等. 5 种杀菌剂对马铃薯黑痣病的田间防效试验[J]. 中国马铃薯, 2019, 33(3): 170 - 174.
- [13] Atkinson D, Thornton M K, Miller J S. Development of *Rhizoctonia solani* on stems, stolons and tubers of potatoes I. Effect of inoculum source[J]. American Journal of Potato Research, 2010, 87(4): 374 - 381.
- [14] 戴启洲. 马铃薯黑痣病发病规律及综合防治[J]. 中国蔬菜, 2012(15): 31 - 32.
- [15] Banville G J. Yield losses and damage to potato plants caused by *Rhizoctonia solani* Kuhn [J]. American Potato Journal, 1989, 66(12): 821 - 834.
- [16] Adnan M, Chohan S, Perveen R, et al. Chemotherapy of black scurf of potato through tuber treatment[J]. Pakistan Journal of Phytopathology, 2015, 30(3): 1911.
- [17] Jager G, Velvis H, Lamers J G, et al. Control of *Rhizoctonia solani* in potato by biological, chemical and integrated measures [J]. Potato Research, 1991, 34(3): 269 - 284.
- [18] Ajayi - Oyetunde O O, Bradley C A. *Rhizoctonia solani*: taxonomy, population biology and management of *Rhizoctonia* seedling disease of soybean[J]. Plant Pathology, 2018, 67(1): 3 - 17.
- [19] 拓宁. 立枯丝核菌对马铃薯的侵染过程及致病机理研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2015: 1 - 22.
- [20] Ritchie F, Bain R, McQuilken M. Survival of sclerotia of *Rhizoctonia solani* AG3PT and effect of soil - borne inoculum density on disease development on potato [J]. Journal of Phytopathology, 2013, 161(3): 180 - 189.
- [21] 张文明, 邱慧珍, 张春红, 等. 不同连作年限马铃薯根系分泌物的成分鉴定及其生物效应[J]. 中国生态农业学报, 2018, 26

- (12):1811-1818.
- [22]徐琴琴,陈卫良,毛碧增. 立枯丝核菌毒素的研究进展[J]. 核农学报,2020,34(10):2219-2225.
- [23]雷玉明,孟 嫣,郑天翔,等. 甘肃省马铃薯茎基腐病菌生物学特性测定[J]. 中国马铃薯,2015,29(2):112-116.
- [24]李江涛,杨茹薇,罗正乾,等. 新疆维吾尔自治区北疆地区马铃薯真菌病害发生情况分析[J]. 中国马铃薯,2019,33(3):165-169.
- [25]郭成瑾,张丽荣,王喜刚,等. 宁夏马铃薯黑痣病发生特点及综合防控技术[J]. 宁夏农林科技,2018,59(6):1-2,16.
- [26]黄燕丽,高庆刚,苏 毅,等. 250 g/L 啉菌酯悬浮剂对2个地区马铃薯黑痣病的防治效果[J]. 中国马铃薯,2018,32(3):171-174.
- [27]陆家云. 植物病原真菌学[M]. 北京:中国农业出版社,2001:333-360.
- [28]刘宝玉,胡 俊,蒙美莲,等. 马铃薯黑痣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.
- [29]Ceresini P C, Shew H D, Vilgalys R J, et al. Genetic diversity of *Rhizoctonia solani* AG-3 from potato and tobacco in North Carolina [J]. Mycologia,2002,94(3):437-449.
- [30]Schultz H. Vergleichende untersuchungen zur okologie, morphologie und systematik des vermehrungspilzes [J]. Abr Biol Reichsanst Landund - u Forstwirtsch,1936,22:1-41.
- [31]Ogoshi A. Ecology and pathogenicity of anastomosis and intraspecific groups of *Rhizoctonia solani* Kuhn[J]. Annual Review of Phytopathology,1987,25:125-143.
- [32]Carling D E, Baird R E, Gitaitis R D, et al. Characterization of AG-13, a newly reported anastomosis group of *Rhizoctonia solani* [J]. Phytopathology,2002,92(8):893-899.
- [33]Carling D E, Kuninaga S, Brainard K A. Hyphal anastomosis reactions, rDNA - internal transcribed spacer sequences, and virulence levels among subsets of *Rhizoctonia solani* anastomosis group -2 (AG-2) and AG-BI [J]. Phytopathology,2002,92(1):43-50.
- [34]Priyatmojo A, Escopalo V E, Tangonan N G, et al. Characterization of a new subgroup of *Rhizoctonia solani* anastomosis group I (AG-1-ID), causal agent of a necrotic leaf spot on coffee [J]. Phytopathology,2001,91(11):1054-1061.
- [35]Laroche J P. Differentiation of two anastomosis groups of *Rhizoctonia solani* by isozyme analysis[J]. Phytopathology,1992,82(12):1387.
- [36]李晓妮,徐娜娜,于金凤. 中国北方马铃薯黑痣病立枯丝核菌的融合群鉴定[J]. 菌物学报,2014,33(3):584-593.
- [37]张 君. 马铃薯茎溃疡病病原菌及其毒素的致病机理研究[D]. 兰州:甘肃农业大学,2015:12-21.
- [38]路小琴. 马铃薯黑痣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,2014:8-12.
- [39]张 君,拓 宁,邱慧珍,等. 立枯丝核菌对马铃薯的致病机理研究 II:病原菌毒素对幼苗活性氧代谢及细胞超微结构的影响[J]. 甘肃农业大学学报,2016,51(4):20-25.
- [40]El Bakali M A, Martín M P, García F F, et al. First report of *Rhizoctonia solani* AG-3 on potato in Catalonia (NE Spain) [J]. Plant Disease,2000,84(7):806.
- [41]Woodhall J W, Lees A K, Edwards S G, et al. Characterization of *Rhizoctonia solani* from potato in Great Britain [J]. Plant Pathology,2007,56(2):286-295.
- [42]曹春梅,王晓娇,许 飞,等. 内蒙古地区马铃薯黑痣病立枯丝核菌融合群及致病性研究[J]. 中国马铃薯,2018,32(5):293-302.
- [43]刘 霞,冯 蕊,高达芳,等. 云南省马铃薯黑痣病原菌融合群鉴定及8种药剂对其的毒力[J]. 植物保护,2016,42(2):165-170.
- [44]王 宇. 河北和内蒙古马铃薯黑痣病菌遗传多样性研究[D]. 保定:河北农业大学,2012:10-28.
- [45]田晓燕,蒙美莲,张笑宇,等. 马铃薯黑痣病菌菌丝融合群的鉴定[J]. 中国马铃薯,2011,25(5):298-301.
- [46]张春艳,杨志辉,王 宇,等. 内蒙古马铃薯黑痣病菌融合群的测定与分析[J]. 植物保护学报,2014,41(4):410-415.
- [47]陈爱昌,魏周全,骆得功,等. 甘肃省定西市马铃薯黑痣病菌菌丝融合群的鉴定及药剂筛选[J]. 植物保护,2016,42(1):197-202,248.
- [48]王银钰,李 青,杨成德,等. 甘肃省安定区马铃薯黑痣病原菌菌丝融合群鉴定及其越冬能力初探[J]. 中国植保导刊,2020,40(6):11-16.
- [49]牟 明,赵 伟,杨明秀,等. 黑龙江马铃薯黑痣病菌生物学特性及菌丝融合群的鉴定[J]. 中国瓜菜,2017,30(10):12-17.
- [50]张明会,张雨竹,孙冬梅. 马铃薯立枯丝核菌融合群的确定及其对马铃薯侵染的观察[J]. 黑龙江农业科学,2016(3):51-54.
- [51]王晓娇,曹春梅,逯春杏,等. 内蒙古自治区马铃薯黑痣病原菌(菌核)存活力及地下侵染研究[J]. 中国马铃薯,2018,32(2):101-107.
- [52]Larkin R P, Honeycutt C W, Griffin T S, et al. Cumulative and residual effects of different potato cropping system management strategies on soilborne diseases and soil microbial communities over time [J]. Plant Pathology,2017,66(3):437-449.
- [53]张智芳,杨海鹰,云 庭,等. 播期、芽长和覆土厚度对马铃薯黑痣病的规避效应及产量的影响[J]. 中国马铃薯,2014,28(1):43-48.
- [54]张笑宇,霍宏丽,张冬梅,等. 硅酸钠对马铃薯黑痣病的抗性及其抗性相关物质的影响[J]. 植物保护学报,2020,47(6):1287-1296.
- [55]刘宝玉,胡 俊,蒙美莲,等. 碳酸氢盐对马铃薯黑痣病菌毒力及田间防效[J]. 植物保护,2012,38(4):159-165.
- [56]郭成瑾,张丽荣,王喜刚,等. 不同肥料对马铃薯黑痣病的控制作用和对土壤微生物群落的影响[J]. 江苏农业科学,2020,48(11):82-88.
- [57]乔广行,黄金宝,刘 梅,等. 10种杀菌剂对马铃薯黑痣病原菌的室内毒力测定[J]. 中国植保导刊,2016,36(12):64-65.
- [58]曹春梅,张智芳,李文刚,等. 新型杀菌剂对马铃薯黑痣病原菌的室内毒力测定和田间效果分析[J]. 中国马铃薯,2011,25(4):246-250.
- [59]Jeger M J, Hide G A, Boogert P H J F, et al. Pathology and control of soil-borne fungal pathogens of potato [J]. Potato Research,1996,39(3):437-469.
- [60]陈爱昌,魏周全,文宏伟. 陇中温寒半湿润区马铃薯高产抗黑痣病品种的引进筛选[J]. 中国马铃薯,2015,29(4):199-201.
- [61]贾立君,贾景丽,周 芳,等. 辽宁地区马铃薯高产抗黑痣病品

赵婉清,李巧,李莹,等. 猎蝽科昆虫线粒体基因组的比较研究[J]. 江苏农业科学,2022,50(12):34-41.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2022.12.006

猎蝽科昆虫线粒体基因组的比较研究

赵婉清,李巧,李莹,杨柳,郑茜之,张虎芳

(忻州师范学院生物系,山西忻州 034000)

摘要:线粒体基因组是系统发育常用的分子标记,本研究旨在对猎蝽科昆虫的线粒体基因组进行比较研究,着重分析基因重排、碱基组成、密码子使用偏好性等特征,并构建基于 13 个蛋白编码基因的系统发育关系。在 GenBank 数据库下载猎蝽科 11 亚科 30 属代表物种的线粒体基因组序列,通过 Geneious 8.0.4 抽提各编码基因的序列。利用 MEGA 7.0 统计碱基组成、氨基酸和核苷酸序列信息位点、起始密码子、终止密码子、相对密码子使用频率(RSCU)等序列基本信息。另外,利用 DnaSP 6.0 计算蛋白编码基因的非同义替换率(K_a)和同义替换率(K_s),并通过 K_a/K_s 值比较基因的核苷酸进化速率。通过 jModelTest 选择进化模型,在 MrBayes 3.2.2 软件中构建基于贝叶斯法(BI)的系统发育树。结果表明:猎蝽科线粒体基因组均呈共线性结构,没有发现大面积的基因重排现象,只有部分序列中 *rns* 和 *trnT* 基因编码方向与原始序列编码方向相反,*trnR* 和 *cytb* 基因出现多拷贝的现象。猎蝽科线粒体最常使用 ATN 起始密码子和 TAA 终止密码子。BI 系统发育树对猎蝽科各亚科之间的关系进行了一定的解析,光猎蝽亚科(Ectrichodiinae)和猎蝽亚科(Reduviinae)为并系群,真猎蝽亚科(Harpactorinae)和锥猎蝽亚科(Triatominae)为单系群。本研究为猎蝽科昆虫的线粒体基因组进行了比较分析,为后续研究该科系统发生关系奠定了科学基础。

关键词:猎蝽科;线粒体基因组;比较基因组学;系统发育;分子标记;基因重排;碱基组成;密码子使用偏好性

中图分类号:S433.3 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2022)12-0034-08

线粒体具有独立的基因组,且在真核生物细胞内广泛存在。线粒体基因组结构简单、排列紧密、进化速率较快、能够独立复制、编辑效率高,是系统

发育进化、种群遗传学、生物地理学等常用的标记基因^[1-3]。随着生物测序技术的迅速发展,GenBank 数据库中的昆虫线粒体基因组序列越来越多,为昆虫线粒体的比较分析以及分子系统学研究提供了新的方向和依据。昆虫线粒体基因组一般包括 37 个编码基因(13 个蛋白编码基因、22 个 tRNA 基因和 2 个 rRNA 基因)和一段控制区^[4]。对近缘物种进行比较线粒体基因组学研究可以为物种的分类和系统发育关系奠定理论依据。

收稿日期:2021-11-23

基金项目:山西省高等学校科技创新项目(编号:2019L09841);忻州师范学院院级科研基金(编号:2018KY04)。

作者简介:赵婉清(1989—),女,山西灵石人,博士,主要从事昆虫分子系统学研究。E-mail:zhaowanqing@vip.163.com。

通信作者:张虎芳,博士,教授,主要从事昆虫分子系统学研究。E-mail:zh_hufang@sohu.com。

种的筛选[C]//屈冬玉,陈伊里. 2018 年中国马铃薯大会(马铃薯产业与脱贫攻坚)。哈尔滨:中国作物学会马铃薯专业委员会,2018:249-251.

[62]王喜刚,郭成瑾,张丽荣,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.

[63]许丽婷,陈佳欣,李欢欢,等. 生防菌 XC-1 的筛选、鉴定及其对马铃薯黑痣病的防效研究[J]. 植物病理学报,2021,51(3):413-422.

[64]李扬凡,邵美琪,刘畅,等. 解淀粉芽孢杆菌 HMB33604 的抑菌物质及对马铃薯黑痣病的防治效果[J]. 中国农业科学,2021,54(12):2559-2569.

[65]朱明明,张岱,赵冬梅,等. 马铃薯黑痣病生防芽孢杆菌的筛选与鉴定[J]. 江苏农业科学,2018,46(14):97-101.

[66]董爱菊,邱慧珍,魏茹云,等. 类芽孢杆菌 QHZ11 对马铃薯黑痣

病的生防效果[J]. 微生物学通报,2021,48(11):4087-4099.

[67]安婧婧,沈瑞清. 立枯丝核菌拮抗青霉菌筛选及抑菌机制初步研究[J]. 西北农业学报,2015,24(12):159-163.

[68]郝文胜,赵永秀,张永丰,等. 应用玉米核糖体失活蛋白基因改善马铃薯对立枯丝核菌抗性[J]. 分子植物育种,2017,15(6):2200-2206.

[69]M'Hamdi M, Chikh-Rouhou H, Boughalleb N, et al. Ribosome inactivating protein of barley enhanced resistance to *Rhizoctonia solani* in transgenic potato cultivar 'Desirée' in greenhouse conditions [J]. Biotechnologie Agronomie Societe et Environnement, 2013, 17(1):20-26.

[70]蒋继志,吴素玉,赵丽坤. 非生物因子诱导马铃薯块茎对立枯丝核菌的抗性[J]. 河北大学学报(自然科学版),2005,25(2):167-172.