

张惠敏, 闫洪朗, 王曼曼, 等. 瓜类作物霜霉病研究进展[J]. 江苏农业科学, 2024, 52(22): 1-7.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2024.22.001

# 瓜类作物霜霉病研究进展

张惠敏, 闫洪朗, 王曼曼, 冯路路, 魏小云, 王 康

(江苏沿江地区农业科学研究所, 江苏南通 226012)

**摘要:**瓜类作物是我国重要的农作物。自改革开放以来,瓜菜产业发展迅猛,栽培面积不断扩大。霜霉病是威胁瓜菜产业发展的主要病害之一,该病传播速度快防治难度大,大面积暴发时植物茎、叶及花序均受到损害,植株产量及品质降低。近年来,随着江苏省瓜类作物霜霉病发生面积和受害面积逐年提升,瓜类作物霜霉病的深入研究已十分迫切。本文以前人研究为基础,以黄瓜和甜瓜为代表对瓜类作物霜霉病进行系统全面的综述。主要包括以下 4 个方面:(1)瓜类作物霜霉病生物学特性及发病规律;(2)病原菌防治;(3)瓜类作物霜霉病抗病机制;(4)瓜类作物霜霉病抗病基因挖掘与利用。此外,作者从生理层面和分子层面 2 个方面入手,讨论了当前开展瓜类作物霜霉病研究面临的挑战并对进一步研究瓜类作物霜霉病进行展望,以期对未来科学有效防治瓜类作物霜霉病及深入研究霜霉病抗病分子机制等提供理论借鉴。

**关键词:**瓜类作物;霜霉病;病原菌检测;抗性机制

**中图分类号:**S436.42 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2024)22-0001-06

瓜类作物一直是江苏省的主要经济作物。近年来,随着江苏省瓜类作物生产规模逐年扩大,霜霉病发生频率及传播速度愈发难控制<sup>[1]</sup>。瓜类霜霉病是典型的气传病害,通过古巴假霜霉菌引起,在田间温度低、湿度大、光照弱的条件下极易感染<sup>[2-3]</sup>。此外,该病流行迅速、为害严重、防治困难,对果实产量、含糖量及商品率都造成直接影响<sup>[4-5]</sup>。

瓜类作物霜霉病在生产上极具破坏性,在植物的各个时期均可发病,主要危害植株叶片和果实,严重时也能危害茎和花序<sup>[6]</sup>。此外,瓜类作物霜霉病在植株不同时期的发病程度存在差异<sup>[7]</sup>。例如植株苗期染病后,子叶出现水渍状斑点,逐渐发展为浅褐色病斑,当湿度增加并达到一定阈值时,病叶背面就会长出灰色霉层,进而危害植株生长;而成株期植株染病后,最初植株近根部叶片会产生水渍状斑,随后病斑扩展到叶片正面,受叶脉限制,病斑呈现浅黄褐色多角形斑,叶片枯卷,严重时下方

叶片全枯,致使植株产量和品质下降<sup>[8-9]</sup>。

因此,以前人研究为基础,以黄瓜和甜瓜为代表从以下 4 个方面对瓜类作物霜霉病研究进行了深入探讨:(1)瓜类作物霜霉病生物学特性及发病规律;(2)病原菌防治;(3)瓜类作物霜霉病抗病机制;(4)瓜类作物霜霉病抗病基因挖掘与利用。希望为未来科学有效检测、防治和调控瓜类作物霜霉病以及选育优质抗病新品种提供参考。

## 1 霜霉病病原菌生物学特性及发病规律

### 1.1 病原菌的生物学特性

霜霉病是危害瓜类的主要叶部病害,其致病菌是由鞭毛菌亚门的古巴霜霉菌引起的真菌性病害<sup>[10]</sup>。瓜类作物霜霉病菌菌丝体无色、无隔膜,在寄主细胞内主要通过指状分枝及卵形汲取养分<sup>[11]</sup>。由于霜霉菌属于专性寄生菌,主要通过孢囊梗和孢子囊等无性繁殖方式大量传播(图 1),其中孢子囊可附着在空气、动物体表面以及农具中大量传播;但因其孢子囊抗逆能力差,寿命不长,离体干燥 8 d 后无任何致病力,因此只能通过活体保存<sup>[12-13]</sup>。目前实验室主要通过寄主活体、离体叶、低温保存液和低温冷冻等 4 种方式保存<sup>[14-17]</sup>。

### 1.2 发病规律

瓜类作物霜霉病是典型的气传性流行病害,主要是大气、风雨、昆虫传播,周年循环。在连续降雨

收稿日期:2023-11-24

基金项目:江苏省“揭榜挂帅”项目(编号:JBGS[2021]075);江苏海门现代农业蔬菜科技综合示范基地项目(编号:JATS[2022]149);江苏沿江地区农业科学研究所青年科技基金项目(编号:YJ[2023]001)。

作者简介:张惠敏(1996—),女,山西朔州人,硕士,研究实习员,从事甜瓜霜霉病抗病育种研究。E-mail:394256434@qq.com。

通信作者:王 康,硕士,副研究员,从事甜瓜育种研究。E-mail:wangkang@jaas.ac.cn。

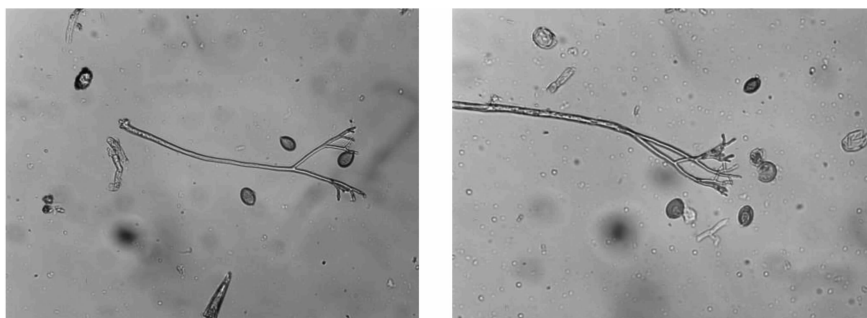


图1 甜瓜霜霉病菌孢子囊和孢子梗

条件下,霜霉病病菌菌丝大量富集,病斑很快扩散成大斑块,致使叶片卷枯,影响叶片进行光合作用<sup>[18]</sup>。霜霉病在植株成熟后期发病率较高,且存在品种特异性。例如,在晚熟甜瓜中霜霉病发病率较高、速度快<sup>[8]</sup>。此外,霜霉病的发病规律还存在地区差异。因南方地区温暖潮湿,霜霉病菌的传播主要通过气流和雨水;而在北方干燥寒冷的地区,瓜类作物霜霉病菌主要在黄瓜霜霉病流行系统内完成病菌传播,通过菌丝体和孢子囊附着到温室黄瓜上越冬,在春季栽培时,依附于温室黄瓜植株的霜霉病菌就会通过气流等方式传播到春季大棚植株表面,在瓜类作物定植到田间后病菌再通过气流、雨水等方式传播到大田甜瓜中,在条件适宜的情况下,霜霉病菌可频繁地重复侵染<sup>[19-20]</sup>。

除上述发病规律外,霜霉病菌的发生与瓜类作物植株叶片的生理年龄、营养条件、寄主花粉也有关。Maharishi 等研究发现,霜霉病菌在高磷条件下病菌活性降低,田间植株霜霉病的发病率也随之下降,而在低氮和钾同时施用后,霜霉病孢子活性增强,田间霜霉病害加重<sup>[21]</sup>。Shetty 等将混合花粉与霜霉病菌的孢子囊悬液喷施于甜瓜植株叶片背面后,植株叶片病斑的数量和面积均比单独施用孢子囊悬液接种后多<sup>[22]</sup>。

## 2 病原菌防治

霜霉病的防治始终坚持“预防为主、防控相结合”的原则,主要采用病原菌预防与早期检测、化学防治、生物防治以及优质抗病品种选育等防治方法<sup>[23]</sup>。

霜霉病病原菌的早期检测能够对杀菌剂用药时期、用量多少提供指导。甜瓜霜霉病菌是专性病原菌,只能在活体中扩繁和生长<sup>[12]</sup>。因此,在病原菌早期检测过程中需要提取病原菌 DNA 样品进行检测,然而在采集过程中难免会提取到其他寄主或

附属植物的 DNA,因此需要高度特异性识别病原菌的引物才能真正做到精准检测<sup>[24-25]</sup>。根据当前国内外的报道瓜类作物病原菌的检测主要采用 2 对不同的特异性引物 PcK 和 PxK,通过重叠 PCR 对霜霉和白粉 2 种病菌进行特异性扩增,随后通过高分辨熔解曲线 HRM 同时检测 2 种病原菌进而实现特异性诊断<sup>[26]</sup>。此外,利用 DNA 测序装置即交叉引物扩增和环介导等温扩增 2 种方式也对空气中病原菌的负荷含量以及病原菌的遗传多样性进行检测<sup>[27-28]</sup>。在生产中若能合理利用这些方法就能够准确预测病害暴发的趋势,同时也能提醒农户及时使用高效真菌剂防控病害。

除前期霜霉病病原菌的监测和预防外,在生产上主要通过化学防治的手段进行瓜类作物霜霉病害防治。目前瓜类作物霜霉病防治主要利用氨基甲酸酯类、乙磷铝以及苯基酰胺类、苯甲酰胺类、噻唑嘧啶类、甲氧基丙烯酸酯类及烷基磷酸盐类等 6 类中化学药剂<sup>[29]</sup>。这些化学药剂在使用过程中主要秉持“早”“准”“换”“均”“全”5 个原则。“早”是要在发病早期及时用药,把病害控制在萌芽状态;“准”是要看准病害对症下药;“换”是指用药要勤换,常用一种药易使病菌产生抗药性,需选用多种药物搭配使用;“均”是在药品使用时在叶片正反面均要喷施均匀;“全”是指在药品喷施时要全面,地面棚膜均需喷施完全。此外,瓜类作物霜霉病在发病各个阶段的喷施药剂种类和用量均存在差异,生产上也会通过施用一些新型、低毒杀菌剂和农药或采用多种化学试剂混合使用来显著提高甜瓜霜霉病的防控效果<sup>[30-32]</sup>。例如,新型杀菌剂 D-塔格糖新型农药、新衍生物 8q 杀菌剂、嘧啶胺化合物 1c 杀菌剂以及氟噻唑吡乙酮杀菌剂;低毒杀菌剂有过氧乙酸 500 倍液、百霜脲 500 倍液、甲霜灵锰锌 600 倍液等,这些化学试剂多次混合喷施后,能够显著提高霜霉病的防治效果,例如 66.8% 霉多克

可湿性粉剂、10% 科佳悬浮剂混合喷施 3 次能够增强霜霉病的防效。

此外,生物防治也是当前瓜类作物霜霉病防治的重要手段之一。植物产生的次生代谢物具有杀虫和抑菌效果。目前已有研究报道侧柏叶、马尾松针及泽漆茎叶混合丙酮提取液、番茄茎叶混样提取液以及苍耳叶提取液对瓜类作物霜霉病有重要作用<sup>[33]</sup>。除植物自身提取物质外,芽孢杆菌和大豆  $\beta$ -聚赖氨酸、鲑鱼皮黏液 p22 糖蛋白等细菌拮抗剂也可用来防治瓜类作物霜霉病。例如芽孢杆菌 Z-X-3、Z-X-10 对甜瓜霜霉病菌孢子囊萌发、霜霉病温室和大田防效菌有较好的生防效果;喷施多黏类芽孢杆菌 P1 到感染霜霉病菌的瓜类叶片后,霜霉病菌孢子囊活力显著降低,能减少农药使用;此外,鲑鱼皮黏液和大豆  $\beta$ -聚赖氨酸也能够显著抑制黄瓜霜霉病,主要原理是 p22 糖蛋白能够降解霜霉病菌孢子囊的细胞壁<sup>[34-36]</sup>。

尽管现阶段化学药剂是生产上对瓜类霜霉病的主要防治手段,但长期施用后一方面会增加种植户的种植成本,另一方面也会危害环境,而且会使霜霉病菌产生抗药性。此外随着食品安全意识的增强,一些高毒危害农药也被限制使用,霜霉病的防治问题也变得愈加困难。因此,只有培育品质优良的抗病品种才能够有效地减少霜霉病菌的侵染<sup>[8,37]</sup>。但因目前筛选到的抗霜霉病的甜瓜材料大部分是野生资源,转育时间长,很难直接应用,且不同地区黄瓜、甜瓜等霜霉病优势生理小种并未确定,植株对不同霜霉病生理小种存在抗性差异,因此国内外对瓜类作物霜霉病抗病品种的选育仍有较大困难。

### 3 瓜类作物霜霉病抗病机制

在植物病理、抗病育种研究中,瓜类霜霉病的抗病机制始终是焦点。目前瓜类霜霉病抗病机制研究主要集中在以下 4 个部分:

病原菌侵染对抗、感品种不同组织结构的差异。霜霉病病原菌侵入不同甜瓜抗、感品种后,感染部位附近气孔胼胝质、木质素等含量不足,细胞内菌丝迅速蔓延,核膜溶解,细胞质中出现病理性泡状结构,孢子大量繁殖,细胞解体为碎片,进而叶表面形成大量病斑。而霜霉病菌侵染抗病品种后,侵染部位叶肉细胞周围木质素和胼胝质等大量聚集,养分进出速度减慢,同时受侵染细胞也迅速分

解消亡,叶表面就会呈现小而少的病斑<sup>[38]</sup>。

病原菌侵染后,寄主植株细胞内含物含量变化。瓜类作物植株在接种霜霉病菌后,寄主植株细胞内含物发生变化,用以应对病菌侵染<sup>[39-40]</sup>。例如霜霉病侵染甜瓜抗病、感病品种后,抗病、感病品种的过氧化氢酶(CAT)、超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)活性均会升高,且 2 个品种之间 CAT 及 POD 活性相差较大<sup>[41]</sup>。丁九敏等对黄瓜抗、感病品种叶片接种霜霉病菌后内含物含量的研究发现,抗病自交系中叶绿素、可溶性糖含量均比感病自交系高,接种霜霉病菌后感病品种过氧化物酶和多酚氧化酶(PPO)活性均低于抗病品种<sup>[42]</sup>。

病原菌侵染后,一系列控制植物特异性的基因被挖掘与鉴定。通过转座子标签法分离出首个抗病基因 R,能够特异识别病原物效应因子<sup>[43]</sup>。当病原菌侵入植物体后,R 基因编码蛋白就会识别病原,进而激发一系列抗病响应。在模式植物拟南芥中,已报道的含有 R 基因编码蛋白 NBS-LRR 结构域的相关基因共有 149 个,其中霜霉病抗性基因 *RPP* 与 R 蛋白同源的共有 28 个,其中 *RPP1*、*RPP2*、*RPP5*、*RPP7*、*RPP8* 和 *RPP13* 等 6 个基因已被成功克隆且在侵染霜霉菌后诱导植株产生过敏反应进而实现抗病<sup>[44]</sup>。基于前期拟南芥的研究,Wan 等分离鉴定出 4 种 NBS 型基因,将其命名为 *CsRGAs*,对 IL5211S 不同组织中的 28 个 NBS 型基因表达量测定后发现:霜霉病侵染叶片后,*CsRGA23* 被激活,脱落酸、水杨酸、茉莉酸等信号转导途径同样被显著诱导<sup>[45]</sup>。此外,王贤磊在甜瓜中利用抗病基因同源序列(RGA)技术也已成功克隆了 4 类 NBS 抗病基因,分别为 *MRGH4*、*MRGH21*、*MRGH63*、*MRGH18*,霜霉病菌侵染后,*MRGH21* 表达量显著升高<sup>[46]</sup>。

当病原菌侵染植株后,受体蛋白识别并启动相应抗病机制进而实现抗病<sup>[47]</sup>。*WRKY* 转录因子作为一类受体蛋白,在病原体侵染后能够调控下游靶基因表达。例如,模式植物拟南芥中 *AtWRKY70* 能够通过调控拟南芥霜霉病抗性基因 *AtRPP4* 的表达,参与水杨酸和茉莉酸调控途径实现植物抗病;过表达 *CsWRKY50* 可强化霜霉病抗性,能够提高叶绿素含量和氧化酶活性<sup>[48]</sup>;葡萄 *VvWRKY1* 能参与多个抗性防卫机制,过表达 *VvWRKY1* 后,葡萄霜霉病抗性增加<sup>[49-50]</sup>。

植物特异性识别病原物效应基因的挖掘与鉴定也是研究瓜类作物霜霉病抗病机理的重要方式

之一。有研究表明,无机化合物、天然有机化合物及人工合成化合物等诱导因子也能激发植株对霜霉病的抗性<sup>[51]</sup>。Mur 等研究发现,硝酸盐中的  $\text{PO}_4^{3-}$  能够螯合植物细胞壁中的  $\text{Ca}^{2+}$ ,破坏细胞壁结构,激发一系列水解酶活性,进而诱导植株产生抗病能力<sup>[52]</sup>;  $\text{K}_2\text{HPO}_4$  溶液喷洒黄瓜的第 1 叶后,能显著提高植株第 2、3 叶抗霜霉病的能力<sup>[29]</sup>。此外,水杨酸、 $\beta$ -氨基丁酸、草酸以及人工合成诱导剂苯并噻二唑均能诱导瓜类作物对霜霉病产生抗性<sup>[53]</sup>。例如黄瓜幼苗经水杨酶处理后,叶片过氧化物酶活性增强,多酚氧化酶、*L*-苯丙氨酸解氨酶活性减弱,抗性增加; $\beta$ -氨基丁酸处理感染霜霉病菌的葡萄叶片后,叶片细胞壁形成乳突、产生胼胝质或使感病细胞发生木质化阻止抵御病原菌吸收养分;草酸能诱导黄瓜幼苗产生局部和系统抗性,抵御霜霉菌侵入;0.1~0.7 mmol/L BTH[新型植物抗病诱导剂苯基(1,2,3)噻二唑-7-硫代羧酸硫甲酯]处理黄瓜子叶后能诱导黄瓜对霜霉菌产生抗性,且抗病效果可持续 9 d 以上<sup>[54-56]</sup>。

#### 4 瓜类作物霜霉病抗病基因挖掘与利用

因瓜类作物抗病基因的遗传背景较为复杂、多态性标记较难开发,目前国内外对黄瓜、甜瓜霜霉病抗性遗传研究不多,且仍存在较大分歧。在黄瓜霜霉病抗性遗传研究中,Horejsi 等利用抗病品种 WI4783 和感病品种 Wisconsin SMR 18 杂交,随后通过后代统计发现黄瓜抗霜霉病的基因是由 3 对隐性基因 *dm-1*、*dm-2* 和 *dm-3* 决定<sup>[57]</sup>。Szczechura 等将感病品种 PI175695 和抗病品种 PI197085 杂交后,构建了  $F_2$  代的连锁图谱并对其进行了 QTL 定位,分析结果表明霜霉病感染抗病品种后,其霜霉病抗性具有多基因特征<sup>[58]</sup>。此外,Wang 等将霜霉病抗性材料 PI330628 和霜霉病感病材料 9930 杂交,对  $F_1$  代进行了 QTL 位点分析,研究表明,霜霉病抗病基因能够由位点 *dm2.1*、*dm4.1*、*dm5.1*、*dm6.1* 决定<sup>[59]</sup>。同样,在甜瓜霜霉病抗性遗传研究方面,目前已鉴定的霜霉病抗性基因仅有 5 个,即 *Pc-1*、*Pc-2*、*Pc-3*、*Pc-4*、*Pc-5*<sup>[60]</sup>。其中 *pc-1* 和 *pc-2* 是 Thomas 等将抗病自交系材料 MR-1 杂交后得到的后代群体,并对霜霉菌感染该群体后的状况进行分析发现,在 MR-1 中是由 *pc-1* 和 *pc-2* 控制霜霉病抗性<sup>[60]</sup>; *pc-3* 是 Epinat 等通过感病品种 Vedrantaïs 和抗霜霉病品系 PI414723 杂交

后发现抗病植株抗性由单显性基因控制,于是将该单显性基因命名为 *pc-3*; *pc-4* 是统计抗病自交系 PI124112 和 PI124111F 与感病品种 AY 杂交后的后代霜霉菌抗性后,发现 PI124112 是由 2 个不完全显性基因控制,其中 1 个是 *pc-4*<sup>[61]</sup>; *pc-5* 是 5-4-2-1 不同感病自交系杂交后抗病基因遗传类型存在差异,例如与感病自交系 VK1-5 杂交后其抗病基因表现为隐性遗传,而与感病自交系 K15-6 杂交后其抗病基因表现为显性遗传,进一步研究发现 K15-6 中有能够支配 5-4-2-1 表达的基因,于是命名为 *pc-5*<sup>[62-63]</sup>。然而,也有研究者表示霜霉病抗性由多基因控制,例如感病品系 EC564749 与抗病品系 IHR121 杂交后,其杂交后代  $F_2$  和 BC 群体病情呈现高抗到高感的连续分布状态<sup>[64]</sup>。此外,杨柳燕等通过田间调查以及 SRAP 标记对高抗和高感品种构建  $F_2$  代群体和回交后代 BC1 群体,发现分离后代感病株明显多于抗病株,推测是隐性基因使甜瓜产生霜霉病抗性<sup>[65]</sup>。由于瓜类作物霜霉病遗传规律易受多种环境影响,且研究难度大,因此未来还需进一步验证。

目前,相关测序技术已应用于瓜类作物抗性基因的筛选中<sup>[66]</sup>,也有不少霜霉病抗性基因遗传标记。例如 2005 年甜瓜霜霉病遗传图谱首次构建,该图谱长度为 1 150 cM,包含了许多重要标记,其中有 11 个与抗霜霉病基因相关的 QTL<sup>[67]</sup>。2012 年,甜瓜基因组的测序完成,大量的 SNP 位点被标记。2014 年,贺玉花等筛选到抗霜霉病基因 *Pc-3* 连锁的 SSR 标记 3 个<sup>[68]</sup>。2019 年,张学军等完成了甜瓜高密度遗传连锁图谱构建,结合甜瓜苗期生长中期和生长后期的抗病表型数据共定位到与甜瓜霜霉病性状相关的 QTL 共 26 个<sup>[69]</sup>。杨柳燕利用 273 对 SRAP 引物分别对甜瓜抗感池进行筛选,最终标记到甜瓜霜霉病抗性基因连锁距离为 9.8 cM 等<sup>[65]</sup>。

#### 5 展望

当前,瓜类作物霜霉病已严重影响蔬菜产业的发展,品种优良的抗病品种选育困难。尽管育种工作者已经鉴定并保存了部分甜瓜、黄瓜等霜霉病生理小种并在抗霜霉病优异种质的筛选、抗病候选基因发掘以及一些分析生物学研究方面取得了一定的进展,但育种周期长,而病害发展较快,至今也较少选育出高抗甜瓜、黄瓜霜霉病的优良种质。因此,利用生物技术手段筛选优质种质成为新途径。

但由于瓜类作物霜霉病菌致病机制的研究不够深入,抗病植株与病原菌的相互作用过程以及外源物质通过哪些信号通路激活和参与植物自身防御反应等还未有定论,未来仍需进行大量研究。此外,随着瓜类作物霜霉病生理小种持续分化,统一的病害鉴定方法尚未建立,优势生理小种仍存在分歧,不同毒性的病原菌致病力也尚未分类,也需要通过不同接种方法、接种浓度和接种时期进行综合分类研究,建立苗期、成株期 2 个不同时期瓜类作物霜霉病的人工接种鉴定体系,统一病情分析标准,对当前国内外报道的优质抗病种质资源进行苗期抗霜霉病鉴定。从生理层面和分子层面 2 个方面入手,深入研究瓜类作物抗霜霉病机理,以期优质、多抗、专用甜瓜、黄瓜新品种选育夯实基础。

当然,随着生物信息学的快速发展,一些新兴的研究手段例如寄主诱导基因沉默、基因编辑技术的出现,也能够为抗病基因功能挖掘及瓜类作物霜霉病寄主与病原菌之间关系复杂的作用机制研究提供一定的技术支撑,同时也为育种工作者选育优质抗病甜瓜新种质提供理论依据。

#### 参考文献:

- [1] Cohen Y, van den Langenberg K M, Wehner T C, et al. Resurgence of *Pseudoperonospora cubensis*: the causal agent of cucurbit downy mildew[J]. *Phytopathology*, 2015, 105(7): 998 – 1012.
- [2] 石延霞, 李宝聚, 刘学敏. 黄瓜霜霉病菌致病作用与两种细胞壁降解酶关系初探[J]. *园艺学报*, 2003, 30(4): 465 – 466.
- [3] Göker M, Voglmayr H, Riethmüller A, et al. How do obligate parasites evolve? a multi – gene phylogenetic analysis of downy mildews[J]. *Fungal Genetics and Biology*, 2007, 44(2): 105 – 122.
- [4] 贺玉花, 徐永阳, 徐志红, 等. 甜瓜霜霉病抗性研究进展[J]. *果树学报*, 2014, 31(2): 324 – 334.
- [5] 田黎, 陈向东, 孙京城. 新疆黄瓜、甜瓜霜霉病侵染途径及防治[J]. *新疆农业科学*, 1995, 32(3): 133 – 134.
- [6] Wallace E C, D'Arcangelo K N, Quesada – Ocampo L M. Population analyses reveal two host – adapted clades of *Pseudoperonospora cubensis*, the causal agent of cucurbit downy mildew, on commercial and wild cucurbits[J]. *Phytopathology*, 2020, 110(9): 1578 – 1587.
- [7] VandenLangenberg K M, Wehner T C. Downy mildew disease progress in resistant and susceptible cucumbers tested in the field at different growth stages[J]. *HortScience*, 2016, 51(8): 984 – 988.
- [8] Lebeda A, Cohen Y. Cucurbit downy mildew (*Pseudoperonospora cubensis*) – biology, ecology, epidemiology, host – pathogen interaction and control[J]. *European Journal of Plant Pathology*, 2011, 129(2): 157 – 192.
- [9] Jenkins J M Jr. Studies on the inheritance of downy mildew resistance and of other characters in cucumbers[J]. *The Journal of Heredity*, 1946, 37(9): 267 – 271.
- [10] Lebeda A. Screening of wildcucumis species against downy mildew (*Pseudoperonospora cubensis*) isolates from cucumbers[J]. *Phytoparasitica*, 1992, 20(3): 203 – 210.
- [11] Burkhardt A, Day B. Transcriptome and small RNAome dynamics during a resistant and susceptible interaction between cucumber and downy mildew[J]. *The Plant Genome*, 2016, 9(1): 1 – 19.
- [12] Palti J, Cohen Y. Downy mildew of Cucurbits (*Pseudoperonospora Cubensis*): the fungus and its hosts, distribution, epidemiology and control[J]. *Phytoparasitica*, 1980, 8(2): 109 – 147.
- [13] 冯东昕, 李宝栋. 主要瓜类作物抗霜霉病育种研究进展[J]. *中国蔬菜*, 1997(2): 45 – 48.
- [14] 方智远. 中国蔬菜育种科学技术的发展与展望[J]. *农学学报*, 2018, 8(1): 12 – 18.
- [15] Parkash V, Sokhi S S. Detached leaf method for main – tenance of cultures of pseudo *Peronospora cubensis*[J]. *Indian Phytopathology*, 1989, 42(4): 575 – 576.
- [16] Satou M. Studies of physiological specialization of downy mildew of crucifers caused by *Peronospora parasitica*[J]. *Journal of General Plant Pathology*, 2000, 66(3): 283.
- [17] 张艳菊, 秦智伟, 周秀艳, 等. 黄瓜霜霉病菌保存方法[J]. *植物病理学报*, 2007, 37(4): 438 – 441.
- [18] 贺玉花. 甜瓜霜霉病抗性基因的 SSR 标记[D]. 北京: 中国农业科学院, 2014: 19 – 22.
- [19] 黄玉贞. 甜瓜霜霉病的发生及综合防治[J]. *新疆农业科技*, 2003(增刊 1): 50.
- [20] van Vliet G J A, Meysing W D. Inheritance of resistance to *Pseudoperonospora cubensis* Rost. in cucumber (*Cucumis sativus* L.)[J]. *Euphytica*, 1974, 23(2): 251 – 255.
- [21] Mahrishi R P, Siradhana B S. Epidemiology of downy mildew on muskmelon (*Cucumis melo* L.) caused by *Pseudoperonospora cubensis* (Berk. and Curt.)[J]. *Journal of Turkish Phytopathology*, 1988, 17(2): 67 – 73.
- [22] Shetty A, Shetty H S, Safeulla K M. Effect of ridge gourd pollen on zoospore germination of *Pseudoperonospora cubensis* and its significance in epidemiology[J]. *Proceedings of the Indian Academy of Sciences(Plant Sciences)*, 1982, 91(5): 427 – 431.
- [23] Yin Z M, Hennig J, Szwacka M, et al. Tobacco PR – 2d promoter is induced in transgenic cucumber in response to biotic and abiotic stimuli[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2004, 161(5): 621 – 629.
- [24] Thines M, Telle S, Ploch S, et al. Identity of the downy mildew pathogens of basil, coleus, and sage with implications for quarantine measures[J]. *Mycological Research*, 2009, 113(5): 532 – 540.
- [25] Sharma R, Xia X J, Cano L M, et al. Genome analyses of the sunflower pathogen *Plasmopara halstedii* provide insights into effector evolution in downy mildews and *Phytophthora*[J]. *BMC Genomics*, 2015, 16: 741.
- [26] Bandamaravuri K B, Nayak A K, Bandamaravuri A S, et al. Simultaneous detection of downy mildew and powdery mildew pathogens on *Cucumis sativus* and other cucurbits using duplex –

- qPCR and HRM analysis[J]. *AMB Express*, 2020, 10(1):135.
- [27] Nezhad A S. Future of portable devices for plant pathogen diagnosis [J]. *Lab on a Chip*, 2014, 14(16):2887–2904.
- [28] Mahaffee W F. Use of airborne inoculum detection for disease management decisions [M]//*Detection and diagnostics of plant pathogens*. Dordrecht: Springer Netherlands, 2014:39–54.
- [29] 徐世成, 王鹤冰, 冯俊杰, 等. 黄瓜霜霉病及寄主抗性机制研究进展[J]. *生物工程学报*, 2022, 38(5):1724–1737.
- [30] Mochizuki S, Fukumoto T, Ohara T, et al. The rare sugar *D*-tagatose protects plants from downy mildews and is a safe fungicidal agrochemical[J]. *Communications Biology*, 2020, 3(1):423.
- [31] Li Y T, Lin J, Yao W Q, et al. Discovery of a new fungicide by screening triazole sulfonylhydrazone derivatives and its downy mildew inhibition in cucumber [J]. *Journal of Heterocyclic Chemistry*, 2020, 57(5):2128–2138.
- [32] Salas S E, Shepherd C P, Ngugi H K, et al. Disease control attributes of oxathiapiprolin fungicides for management of cucurbit downy mildew[J]. *Plant Disease*, 2019, 103(11):2812–2820.
- [33] 赵杰, 赵爱华, 胡育海, 等. 室内测定 30 种植物提取液对甜瓜霜霉病的防效[J]. *上海交通大学学报(农业科学版)*, 2007, 25(2):161–164.
- [34] Zheng L, Gu C, Cao J, et al. Selecting bacterial antagonists for cucurbit downy mildew and developing an effective application method[J]. *Plant Disease*, 2018, 102(3):628–639.
- [35] 叶乃玮, 王承芳, 干华磊, 等. 多黏类芽孢杆菌 *Paenibacillus polymyxa* 菌株 P1 防治黄瓜霜霉病的研究[J]. *植物保护*, 2021, 47(2):271–275.
- [36] Atallah O O, Osman A, Ali M A, et al. Soybean  $\beta$ -conglycinin and catfish cutaneous mucous p22 glycoproteins deteriorate sporangial cell walls of *Pseudoperonospora cubensis* and suppress cucumber downy mildew [J]. *Pest Management Science*, 2021, 77(7):3313–3324.
- [37] Sedláková B, Lebeda A. Fungicide resistance in Czech populations of cucurbit powdery mildews [J]. *Phytoparasitica*, 2008, 36(3):272–289.
- [38] Li S N, Lin D X, Zhang Y W, et al. Genome-edited powdery mildew resistance in wheat without growth penalties[J]. *Nature*, 2022, 602(7897):455–460.
- [39] 骆桂芬, 高郁芳. 黄瓜叶片中糖和木质素含量与霜霉病诱导抗性的关系[J]. *植物病理学报*, 1997, 27(1):65–69.
- [40] 齐慧霞, 王同坤, 齐永顺, 等. 不同葡萄酒品种感染霜霉病后叶片生理特性的变化[J]. *果树学报*, 2006, 23(1):73–76.
- [41] 孟庆玖, 周晓榕, 庞保平, 等. 黄瓜霜霉病菌侵染对黄瓜叶片生理生化指标的影响[J]. *西北农业学报*, 2014, 23(6):141–146.
- [42] 丁九敏, 高洪斌, 刘玉石, 等. 黄瓜霜霉病抗性与叶片中生理生化物质含量关系的研究[J]. *辽宁农业科学*, 2005(1):11–13.
- [43] 何锋, 王长春, 王锋青, 等. 植物抗病基因(R)与病原物无毒基因(Avr)相互作用机制的研究进展[J]. *中国细胞生物学学报*, 2011, 33(9):1037–1044.
- [44] 李峰. 植物 NBS-LRR 类抗病基因的研究进展[J]. *分子植物育种*, 2011(9):1784–1790.
- [45] Wan H J, Zhao Z G, Malik A A, et al. Identification and characterization of potential NBS-encoding resistance genes and induction kinetics of a putative candidate gene associated with downy mildew resistance in *Cucumis* [J]. *BMC Plant Biology*, 2010, 10:186.
- [46] 王贤磊. 甜瓜遗传图谱的构建与抗病基因遗传分析[D]. 乌鲁木齐:新疆大学, 2011.
- [47] Monaghan J, Zipfel C. Plant pattern recognition receptor complexes at the plasma membrane [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2012, 15(4):349–357.
- [48] Ulker B, Shahid Mukhtar M, Somssich I E. The WRKY70 transcription factor of *Arabidopsis* influences both the plant senescence and defense signaling pathways[J]. *Planta*, 2007, 226(1):125–137.
- [49] 栾倩倩. 黄瓜 CsWRKY50 基因的克隆与功能研究[D]. 泰安:山东农业大学, 2023.
- [50] Marchive C, Léon C, Kappel C, et al. Over-expression of *VvWRKY1* in grapevines induces expression of jasmonic acid pathway-related genes and confers higher tolerance to the downy mildew[J]. *PLoS One*, 2013, 8(1):e54185.
- [51] Reglinski T, Poole P R, Whitaker G, et al. Induced resistance against *Sclerotinia sclerotiorum* in kiwifruit leaves [J]. *Plant Pathology*, 1997, 46(5):716–721.
- [52] Mur L A J, Simpson C, Kumari A, et al. Moving nitrogen to the centre of plant defence against pathogens[J]. *Annals of Botany*, 2017, 119(5):703–709.
- [53] 汪尚, 徐鹭芹, 张亚仙, 等. 水杨酸介导植物抗病的研究进展[J]. *植物生理学报*, 2016, 52(5):581–590.
- [54] Achuo E A, Audenaert K, Meziane H, et al. The salicylic acid-dependent defence pathway is effective against different pathogens in tomato and tobacco[J]. *Plant Pathology*, 2004, 53(1):65–72.
- [55] Hamiduzzaman M M, Jakab G, Barnavon L, et al. Beta-aminobutyric acid-induced resistance against downy mildew in grapevine acts through the potentiation of callose formation and jasmonic acid signaling [J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2005, 18(8):819–829.
- [56] 蔡鸿生, 王晨芳, 马青, 等. BTH 和  $K_2HPO_4$  诱导黄瓜抗霜霉病研究[J]. *西北农业学报*, 2007, 16(1):95–97.
- [57] Horejsi T, Staub J E, Thomas C. Linkage of random amplified polymorphic DNA markers to downy mildew resistance in cucumber (*Cucumis sativus* L.) [J]. *Euphytica*, 2000, 115(2):105–113.
- [58] Szczechura W, Staniaszek M, Klosinska U, et al. Molecular analysis of new sources of resistance to *Pseudoperonospora cubensis* (Berk. et Curt.) Rostovzev in cucumber[J]. *Russian Journal of Genetics*, 2015, 51(10):974–979.
- [59] Wang Y H, VandenLangenberg K, Wehner T C, et al. QTL mapping for downy mildew resistance in cucumber inbred line WI7120 (PI 330628) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2016, 129(8):1493–1505.
- [60] Thomas C E, Cohen Y, McCreight J D, et al. Inheritance of resistance to downy mildew in *Cucumis melo* [J]. *Plant Disease Journal*, 1988, 72(1):33–35.

丰智松,刘青林,万邦隆,等. 硫——重要的植物土壤营养元素[J]. 江苏农业科学,2024,52(22):7-14.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2024.22.002

# 硫——重要的植物土壤营养元素

丰智松<sup>1</sup>, 刘青林<sup>2</sup>, 万邦隆<sup>3</sup>, 杨家伟<sup>3</sup>, 周凌翔<sup>3</sup>, 吴加香<sup>3</sup>, 黄成东<sup>1</sup>, 鲁振亚<sup>1</sup>

(1. 中国农业大学资源与环境学院/绿色智能肥料创新农业农村部重点实验室/植物-土壤相互作用教育部重点实验室/

国家农业绿色发展研究院,北京 100193; 2. 云南大学资源植物研究院,云南昆明 650504;

3. 云南云天化股份有限公司研发中心,云南昆明 650228)

**摘要:**土壤中硫素缺乏已成为一个全球性的土壤肥力问题,严重影响作物产量的形成,威胁粮食安全。硫作为继氮、磷、钾后居第4位的作物必需营养元素,目前国内外对其关注与研究较少,不仅忽视了其营养作用,还忽视了硫在生物地球化学循环过程中发挥的作用。因此,本文分析了目前国内外耕地缺硫现状与原因,阐明了单质硫在土壤中循环转化特性及其影响因素;并从土壤作物的角度出发,阐述了施硫对土壤质量的影响,包括提高氮、磷及微量元素有效性、影响酶活性和土壤微生物等,以及施硫对作物产量提高和品质改善的影响;从产品角度分析了国内外硫基肥料及含单质硫肥料产品的应用研究进展,明确了元素硫在土壤-作物中的功能和重要性。最后,基于硫对土壤作物的影响及其生态环境效应,本文对硫素在生物地球化学循环的机理研究、含硫产品技术研究及应用研究前景进行了展望。

**关键词:**硫;现状;作物;土壤质量;含硫肥料

**中图分类号:**S153.6 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2024)22-0007-08

硫(S)是继氮、磷、钾后居第4位的作物必需营养元素<sup>[1]</sup>,是维持地球上生命的必需元素之一<sup>[2]</sup>。在植物体内含量占干物质的0.1%~0.5%,平均为

0.25%,作用仅次于磷<sup>[3]</sup>。在植物必需营养元素中,硫作为蛋白质及氨基酸的基本组成元素,对提高作物产量及营养品质具有重要作用<sup>[4]</sup>。合理施用硫肥是提高作物产量、品质及养分利用效率的重要保证。但与氮、磷、钾及某些微量元素相比,对于硫的研究不多且进展较慢。

过去的40年中,在印度、马来西亚、我国南方等地缺硫现象也非常普遍<sup>[5-6]</sup>,硫缺乏已被认为是全世界农作物生产的限制因素<sup>[7-9]</sup>。据国际硫研究所报道,美国、加拿大多数州农业生产中施肥时均会添加一定比例的硫肥,尤其在粮食作物和油料作物上都普遍施用硫肥。而我国在农业生产中对硫肥

收稿日期:2023-10-31

基金项目:云南现代农业绿色关键技术创新与平台建设重大专项科技计划(编号:202102AE090053);云南(昆明)张福锁高原特色现代农业院士专家工作站项目(编号:YSZJGZZ-2022034);科技人才与平台计划(编号:202305AF150055)。

作者简介:丰智松(1996—),男,河北邢台人,博士研究生,主要从事植物营养与新型肥料研发。E-mail:18730279136@163.com。

通信作者:鲁振亚,博士,主要从事新型肥料研发与评价研究。E-mail:yabetlu@163.com。

[61]Épinat C, Pitrat M. Inheritance of resistance to downy mildew (*Pseudoperonospora cubensis*) in muskmelon (*Cucumis melo*). II. Generation means analysis of 5 genitors[J]. Agronomie, 1994, 14(4):249-257.

[62]Kenigsbuch D. Inheritance of resistance to downy mildew in *Cucumis melo* PI 124112 and commonality of resistance genes with PI 124111F[J]. Plant Disease, 1992, 76(6):615.

[63]Angelov D, Krasteva L. Dominant inheritance of downy mildew resistance in melons[J]. Acta Horticulturae, 2000(510):273-276.

[64]Shashikumar K T, Pitchaimuthu M, Rawal R D. Generation mean analysis of resistance to downy mildew in adult muskmelon plants [J]. Euphytica, 2010, 173(1):121-127.

[65]杨柳燕. 甜瓜霜霉病(*Pseudoperonospora cubensis*)抗性遗传研究

及SRAP分子标记[D]. 北京:中国农业科学院, 2012:1-2.

[66]邹明学,许勇,张海英,等. 葫芦科瓜类作物分子标记辅助育种研究进展[J]. 生物技术通报, 2007, 23(4):72-78.

[67]Perchepped L, Bardin M, Dogimont C, et al. Relationship between loci conferring downy mildew and powdery mildew resistance in melon assessed by quantitative trait loci mapping [J]. Phytopathology, 2005, 95(5):556-565.

[68]Garcia-Mas J, Benjak A, Sanseverino W, et al. The genome of melon (*Cucumis melo* L.) [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2012, 109(29):11872-11877.

[69]张学军,杨文莉,张永兵,等. 采用GBS-seq技术构建甜瓜高密度遗传图谱[J]. 新疆农业科学, 2019, 56(10):1828-1838.