

樟疫霉生物学特性及防治技术研究进展

王明生, 张绍红, 陈旭东, 陆军, 王晶晶, 朱君 (张家港出入境检验检疫局, 江苏张家港 215600)

摘要 樟疫霉是世界上广泛分布的危害花卉、林木的土传病原菌之一。综述了樟疫霉的分布与危害、分离与鉴定、流行规律与生物习性、预防与防治等方面的研究进展, 为樟疫霉的进一步研究与防治提供参考。

关键词 樟疫霉; 生物学特性; 交配型; 根腐病; 防治技术

中图分类号 S432.4 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2018)10-0021-04

Research Progress on Biological Characteristics and Control Techniques of *Phytophthora cinnamomi*

WANG Ming-sheng, ZHANG Shao-hong, CHEN Xu-dong et al (Zhangjiagang Entry-Exit Inspection and Quarantine Bureau, Zhangjiagang, Jiangsu 215600)

Abstract *Phytophthora cinnamomi* is one of soil-borne pathogens to damage the forest and flower widespread in the world. In order to provide reference for the study and control of *P. cinnamomi*, this paper reviewed four characters of *P. cinnamomi*, such as distribution and damage, isolation and identification, epidemic model and biological habits, prevention and control.

Key words *Phytophthora cinnamomi*; Biological characteristics; Mating type; Root rot; Control techniques

樟疫霉 (*Phytophthora cinnamomi*) 在分类上属于藻菌界 (Chromista) 卵菌门 (Oomycota) 卵菌纲 (Oomycetes) 腐霉目 (Pythiales) 腐霉科 (Pythiaceae) 疫霉属 (*Phytophthora*), 是世界上广泛分布的危害花卉、林木及农作物的土传病原菌之一, 能引起植物的根腐和枝头枯萎, 可侵染 3 000 多种植物, 在世界范围内引起很多重要病害, 如在美国引起的油梨根腐病、在澳大利亚引起的桉树根腐病等, 造成很大的经济损失。两国经过多年研究已在樟疫霉防控技术上积累了大量经验。我国研究者早期开展了该病原菌分离、鉴定、交配型等系统研究^[1-7], 近期进一步开展了其候选效应分子研究, 为更好地研究樟疫霉的致病机制及防治方法奠定了基础^[8-9]。在前人研究的基础上, 笔者综述了樟疫霉的分布与危害、分离与鉴定、流行规律与生物习性以及预防与防治等研究进展, 旨在为樟疫霉的研究与防治提供借鉴。

1 樟疫霉的分布与危害

樟疫霉是世界上分布最广泛的疫霉菌, 寄主范围很广, 已在 68 个国家的 950 多种寄主植物上分离得到。目前, 人们对樟疫霉的起源尚不明确。1922 年 Rands 在印尼 (Indonesia) 的苏门答腊岛 (Sumatra) 的发病肉桂上首次发现樟疫霉 (*Phytophthora cinnamomi*)。Zentmyer (1988) 认为樟疫霉是东南亚和南部非洲的土生种, 18 世纪通过太平洋传到拉丁美洲, 但实际并没有证据证明这点^[10-11]。樟疫霉目前分布的一些国家地区如下。

(1) EPPO 地区。比利时、法国、德国、希腊、爱尔兰、以色列、意大利、摩洛哥、荷兰、葡萄牙、俄罗斯 (欧洲的)、西班牙、瑞士、土耳其、英国、南斯拉夫。

(2) 亚洲。中国、印度、印尼 (爪哇、苏门答腊岛)、日本、马来群岛、菲律宾、越南。

(3) 非洲。布隆迪、喀麦隆、刚果、科特迪瓦、加蓬、几内亚、肯尼亚、马达加斯加岛、摩洛哥、留尼旺岛、卢旺达、南非、

乌干达、扎伊尔、赞比亚、津巴布韦。

(4) 北美洲。加拿大、墨西哥、美国 (阿拉巴马州、亚利桑那州、阿肯色州、加利福尼亚、特拉华州、佛罗里达、乔治亚州、夏威夷岛、印地安那州、肯塔基州、路易斯安那、马里兰、马萨诸塞州、密西西比州、密苏里州、新泽西州、纽约、北卡罗来纳州、俄亥俄州、俄克拉荷马州、俄勒冈州、宾夕法尼亚州、南卡罗来纳、田纳西州、德克萨斯州、维吉尼亚、华盛顿、西弗吉尼亚)。

(5) 中美洲。巴巴多斯岛、洪都拉斯、哥斯达黎加、古巴、多米尼加、多米尼加共和国、萨尔瓦多、瓜德罗普岛、危地马拉、海地、洪都拉斯、牙买加、马提尼克岛、巴拿马、波多黎各、圣路易斯、圣文森特和格林纳丁斯、特立尼达岛和多巴哥岛。

(6) 南美洲。阿根廷、玻利维亚、巴西、智利、哥伦比亚、厄瓜多尔、圭亚那、秘鲁、委内瑞拉。

(7) 大洋洲。澳大利亚、库克群岛、斐济、密克罗尼西亚、新西兰、巴布亚新几内亚。

由樟疫霉菌引起的疫霉根腐病 (PRR) 是世界许多油梨植区 (北美、欧洲、南非) 的主要病害, 油梨是一种很重要的经济植物, 1942 年在美国加州首次鉴定出樟疫霉为油梨根腐病的病原菌, 目前加州 60% ~ 75% 的油梨园发生根腐病。1987 年加州因 PRR 带来的损失达 3 000 万美元^[12]。在地中海地区樟疫霉是当地橡树减少的主要原因。同时它还能有害世界各地的栗树, 引起流水性溃疡^[13]。

在澳大利亚, 樟疫霉被列为对本土植物最有威胁的入侵种, 成立了专门的研究和管理机构。目前, 主要为害澳大利亚的西南部地区, 当地很多种植物都对樟疫霉易感, 在对一种植物形成毁灭性破坏后, 由于生境破坏, 导致当地一些特有的动物无法生存。在澳大利亚西南部由于雨水丰富及人为活动, 樟疫霉在当地迅速传播开来, 19 世纪中叶樟疫霉在澳大利亚引起根腐病, 毁灭了整个桉树森林生态系统。研究发现, 在澳大利亚内陆地区也有很多植物易感染樟疫霉, 樟疫霉已经威胁到澳大利亚整个自然生态系统^[14]。

在美国, 樟疫霉至少存在 200 年, 早期引起东南部山脉

作者简介 王明生 (1982—), 男, 江苏金湖人, 农艺师, 博士, 从事植物病原真菌鉴定与检测研究。

收稿日期 2017-12-15

中很多栗树的死亡,但一直未被人们重视。研究表明,樟疫霉正在破坏福尼亚到阿巴拉契亚山脉生态系统,同时影响到内华山脉的生态多样性。樟疫霉在北美主要寄主有杜鹃花、北美杜鹃、茶属、黄杨木、桉树、油梨、松树、刺柏属、hemlock、云杉、冷杉、雪松、柏木属等^[15]。樟疫霉还对当地珍稀植物 *Arctostaphylos myrtifolia* 产生威胁^[16]。由于樟疫霉在北美一些山脉中存在时间较长,很多植物对樟疫霉已经产生抗性,但当地一些引进植物对樟疫霉易感,如圣诞树。

2 樟疫霉的形态特征

樟疫霉在固体培养基上菌落形态变异较大,所生菌丝丰富。菌丝刚硬,呈珊瑚状,宽 $7.9\ \mu\text{m}$,变幅为 $6.3\sim 9.5\ \mu\text{m}$ 。菌丝膨大体球形或不规则形,分散或聚集成簇;部分菌株呈近球形至椭圆形,常串生。孢子囊长椭圆形至卵圆形,无乳突,长 $64.0\ \mu\text{m}$,变幅为 $50.0\sim 78.0\ \mu\text{m}$,宽 $36.0\ \mu\text{m}$,变幅为 $27.0\sim 45.0\ \mu\text{m}$,长宽比 1.8,变幅为 1.3~2.4。孢子囊不脱落,内层出。厚垣孢子球形,较常见,量多,大多顶生、单生或簇生,偶尔间生,直径 $42.0\ \mu\text{m}$,变幅为 $25.0\sim 64.0\ \mu\text{m}$ 。排孢宽 $13.0\ \mu\text{m}$,变幅为 $10.0\sim 17.0\ \mu\text{m}$ 。异宗配合,配对培养形成较多藏卵器,偶有同宗配合。藏卵器球形,基部棍棒状,少数近圆锥形,壁光滑,直径 $41.0\ \mu\text{m}$,变幅为 $32.0\sim 47.0\ \mu\text{m}$ 。卵孢子球形,大多满器,直径 $35.0\ \mu\text{m}$,变幅为 $25.0\sim 44.0\ \mu\text{m}$ 。雄器围生,筒形或近圆形,高 $17.8\ \mu\text{m}$,变幅为 $11.0\sim 26.0\ \mu\text{m}$,宽 $17.0\ \mu\text{m}$,变幅为 $11.0\sim 22.0\ \mu\text{m}$ 。寄主范围广。最适生长温度为 $26\sim 29^\circ\text{C}$,最高 33°C ,罕有 $35\sim 37^\circ\text{C}$ 。

种的鉴别特征:菌丝珊瑚状;球形或不规则形菌丝膨大体常见,常簇生;孢子囊无乳突;异宗配合;藏卵器大,雄器围生。菌丝呈典型的珊瑚状和菌丝膨大体呈葡萄串状,则是樟疫霉区别于其他疫霉的可靠鉴别性状^[17-19]。

3 樟疫霉的交配型

樟疫霉通常进行异宗配合,有 2 种交配型:A1、A2,只有 2 种交配型配对培养才能形成有性生殖,产生卵孢子。3 种卵孢子为:A1A1 型、A1A2 型、A2A2 型。樟疫霉的交配型遗传也会产生变异,交配型遗传与变异研究过程除受交配型遗传因子自身的遗传稳定性控制外,还受许多生理、生化因素的影响。①老龄培养。樟疫霉在燕麦培养基上单株老龄培养可表现出同宗配合性状,产生零星的卵孢子。②营养条件。樟疫霉菌株在纯培养时,在培养基的燕麦谷粒上可产生大量的有性器官,在 V8 燕麦片等培养基上不产卵孢子的樟疫霉菌株在含谷甾醇、色氨酸、氯化钙和硫胺素的 V8 培养基上可被诱导产生卵孢子。③杀真菌剂处理。樟疫霉的 A1 交配型菌株经氯唑灵处理可获得产卵孢子角变区,收集产卵孢子角变区的厚垣孢子,单厚垣孢子萌发可获得 A1、A2 和 A1A2 交配型的菌株。得到的 A2 交配型菌株经氯唑灵处理同样可获得包括 A1、A2 和 A1A2 交配型的单孢后代。④机械损伤。用解剖刀划伤可以诱导樟疫霉的 A2 菌株产生卵孢子。用打孔器在单株菌落边缘的内侧打孔,培养 10 d 后可在孔内或孔附近观察到卵孢子。⑤土壤微生物的代谢产物。用木霉菌产生的挥发物质处理 24 h,可以刺激樟疫霉的 A2

菌株在 2~4 d 产生有性器官,但不能刺激 A1 菌株。研究表明,从 *T. konigin* 产生的挥发性物质中分离出 2 种异氰化物——同宗配合素 I 和 II(homothallin I 和 homothallin II),能够诱导樟疫霉的 A2 交配型菌株形成卵孢子。⑥其他化学物质的影响。滴加 H_2O_2 和二乙基乙酰可诱导樟疫霉的 A2 菌株自孕产生卵孢子,鳄梨根浸出液能够诱导樟疫霉的 A2 菌株产生卵孢子,但不能诱导 A1 交配型菌株,进一步研究发现鳄梨根浸出液中的活性物质为油酸及其三甘油酯物质^[17]。

樟疫霉不同交配型在世界分布完全不同,A2 交配型在世界上广泛分布,A1 交配型分布很有限,仅在澳大利亚、美国、南非、马尔加什共和国、巴布亚新几内亚 5 个国家 19 种植物上有过报道^[11]。在我国的江苏、浙江、福建、上海、广东也曾分离到 A1 交配型,说明 A1 交配型在我国东南沿海占有一定优势^[1-4]。近年来在我国的河北、广西、海南也出现了樟疫霉引起病害的报道^[5-7]。在我国台湾省的自然森林中,这 2 种交配型都广泛存在,与当地的土生植物共生,但并不引起植物病害,因此台湾被认为是樟疫霉的病原中心之一。

4 樟疫霉的症状与分离鉴定

4.1 樟疫霉的症状 樟疫霉可以存在于发病植物的根部或顶部,也可以存在于抗病植物体内,但不引起任何症状。对于受害植物,樟疫霉一般首先侵染一些细根,很快细根腐烂死亡,开始向较大的根移动,地上部分植物表现为叶子变黄、坏死、枯萎、缩叶等,在一些排水不好的地方,受害往往更加严重,将受害的病根挖出,可见其形成层呈红色。一些较大的植物可能从病害中恢复过来,不再向较大的根部腐烂,也有的植物一直保持受害症状。樟疫霉的入侵影响了植物的输导组织,使营养和水分不能向上运输,从而引起了植物的失水症状。樟疫霉往往还与环境共同为害植物,如水涝、干旱等,植物受樟疫霉侵染后,由于根部受损,往往更易在水涝、干旱中受害,反之亦然。

4.2 樟疫霉的分离 遵循一般疫霉分离方法,但也有所不同。樟疫霉由于生长缓慢、易受速生杂菌污染等因素限制,分离往往会失败,因此,宜选择新鲜材料,采用选择性培养基和诱饵分离的方法来分离。选择性培养基种类很多,主要是利用一些抗生素、农药等,抑制杂菌的生长(包括细菌和真菌)。不同的是,一是加入的抗生素种类不同,二是选择的培养基母汁不同。分离时,一般不使用马铃薯葡萄糖琼脂(PDA)培养基,樟疫霉在 PDA 上会生长不良,不利于樟疫霉的分离,一般选择利马豆培养基、V8 培养基、胡萝卜培养基、玉米培养基、燕麦培养基等。培养基灭菌后冷却到 40°C 左右加入抗生素。

介绍几种常用选择性培养基。PARPH-V8 培养基:20 g 琼脂、200 mL 过滤的 V8 汁、800 mL 去离子水、50 g 恶霉灵、5 mg 匹马霉素、10 mg 利福平、250 mg 氨苄青霉素和 125 mg 五氯硝基苯。PVPH 培养基:20 g 琼脂、200 mL 过滤的 V8 汁、800 mL 去离子水、10 $\mu\text{g/g}$ 匹马霉素、200 $\mu\text{g/g}$ 万

古霉素、100 $\mu\text{g/g}$ 五氯硝基苯、50 $\mu\text{g/g}$ 恶霉灵。

对于植物材料,一般要求较新鲜,采回后保湿,尽快分离。直接将洗净的植物的病组织置于选择性培养基上,病组织不必进行表面消毒。培养2~4 d 检查樟疫霉。土壤中樟疫霉的分离可分2种:①直接分离。取1 g 土壤和25 g 蒸馏水混合,水和土壤的比例主要根据发病的程度来决定,将5 mL水和土壤的悬浮液转入 PARPH-V8 培养基中,3 d 后(室温20℃左右),利用流水将表面土壤洗掉,将表面刮干净,有利于真菌生长。②诱饵分离。利用易感病的植物的叶、种子、果实、松针等,最好的诱饵是山茶的叶子:取新鲜土样,放入盛有50 mL 水的烧瓶中,表面放入5片山茶叶子,黑暗放置72 h,取出叶放入选择性培养基。使用山茶花叶子分离的效果最好,使用方便,灵敏度高。此外,还可以利用一些水果做诱饵,国外用的较多的是油梨,国内可以利用苹果^[3]。

4.3 孢子囊与游动孢子的产生 诱导孢子囊产生一般采用水培的方法,常用的简便方法有2种:一是樟疫霉接种于培养液中培养2~4 d 产生菌丝丛,倒去培养液,换上灭菌自来水,此后每隔12~24 h 换一次水,直到灭菌自来水中诱导产生孢子囊;另一种方法是菌株在固体培养基上培养数天,切取菌丝块置于灭菌自来水中诱导产生孢子囊。光照对孢子囊的形成有显著的刺激作用,可将有菌丝块的培养皿置于连续的日光灯光照下,有助于促进孢子囊的形成并提高产生量。在培养皿中加入几滴土壤浸出液也可刺激孢子囊的形成。刺激游动孢子释放的方法是当大量的孢子囊形成后,将培养皿放入4℃冰箱中10~15 min,取出培养皿在25℃左右培养30 min,游动孢子即可大量形成释放。

4.4 卵孢子的产生与交配型测定 樟疫霉为异宗配合,需要将2种交配型的菌株共同培养才能产生卵孢子,单个A1或A2交配型均为两性体,单个菌株具有分化产生藏卵器和雄器的潜在能力,但单株生长时不能启动性器官的分化,需要相对交配型菌株产生的性激素刺激才能分化出藏卵器和雄器。不论A1或A2产生的性激素都不能诱导相同交配型产生分化。樟疫霉交配型的测定可采用聚碳酸膜间隔配对法。将2株菌对峙接种(两者接种间距为2~4 cm),在20~25℃黑暗培养14 d 左右,在两菌落交界处可产生卵孢子。

5 樟疫霉的生物习性与流行规律

樟疫霉可以产生2种类型的孢子:游动孢子和厚垣孢子。游动孢子的寿命短,有鞭毛,可以在水中游动;厚垣孢子是一种休眠孢子,可以抵抗干旱和高温,存活时间也较长,樟疫霉厚垣孢子最长可以存活6年,存在于受害植物的根、树冠或土壤中,氨基酸可以促使厚垣孢子萌发,萌发最佳的土壤水势在-15~-5 mbar。樟疫霉生长和侵染的最佳时间是6—8月,最低侵染温度为15℃。在最佳水分和温度条件下,厚垣孢子萌发产生孢子囊,然后释放游动孢子侵染植物。过高水位和过量灌溉会给病害的发展提供合适条件,增加游动孢子产生的量,加重病害的发生,过量水分会增加病害发生的概率,流动孢子在土壤水势高于-5 mbar或者不动水时最

容易释放。一旦寄主被侵染,通过木质部的水分就会减少,这也是植物地上部分产生枯萎的原因。植物枯萎诱导产生毒素,如 β -葡聚糖水解酶,使受害植物不能从缺水压力中恢复过来。过量施用N肥将会减少土壤基质中的水分含量,从而加重病害的发生。病害传播有地下水、小溪、灌溉、受侵染土壤、水滴飞溅等多种途径^[13-15]。

6 樟疫霉的预防与防治

6.1 预防措施 樟疫霉引起的病害一旦发生,将很难控制。即使使用化学农药,也不能从根本上解决问题,究其原因:樟疫霉是土传病害;有着广泛的寄主;能够生活在无症状或有抗性植物体内;深层土壤中的厚垣孢子即使熏蒸也很难杀死。因此,要着力于预防,防止樟疫霉传入,采取综合管理的方法,对可能传播樟疫霉的一切途径进行消毒处理,主要方法有选地、种子、苗木、水源、人为活动等。

6.1.1 选地和土壤处理。针对易感染樟疫霉的植物,种植时一定要选择好地,选择一些不利于樟疫霉的土壤条件。包括盆栽植物放置地的土壤,也要注意。首先排水条件要好;土壤的黏度不能太大,否则,不利于水分下渗,最好选择沙质地;地下水的水位不能太高;土壤表面不能坚硬;根据要种植的植物根系深度,选择地的渗透层一定比根系深度更深。盆栽植物放置地也要注意,当对盆中植物浇水时,水分能够很快下渗到土壤中,而不在盆底积累。如果有条件,可以考虑对土壤进行适当杀菌处理,通常对地面做熏蒸处理,减少樟疫霉流行的概率。但给土壤做处理时,也可能杀死很多土壤中的有益真菌和细菌,从而使小的生态失衡,不利于植物今后的生长发育,所以一定要慎重处理。

6.1.2 种子和苗木。由于樟疫霉能够侵染很多水果,所以在进行种子收集时,掉在地上的水果最好不要收集,或者对其进行热处理,可将种子置于49~50℃热水中30 min,然后快速冷却,可以杀死樟疫霉,但要注意的是,处理的温度不能高于52℃,以免伤害种子。苗木来源地是否有樟疫霉引起的根腐病的发生,苗木是否来自疫区,都将影响苗木健康,种植前一定要仔细检查,再行种植。即使没有症状的苗木,只要带有樟疫霉,也要坚决处理掉,不能种植。

6.1.3 水源。确保用来灌溉的水中没有樟疫霉,如果不能,可以考虑从深井中抽水来灌溉,调查发现樟疫霉可存在于小河、小溪、水库的表层水。深层地下水没有樟疫霉,也可对灌溉水进行杀菌处理。

6.1.4 人为活动。人为活动是最容易传播樟疫霉的途径,也是最难控制的途径。从种植过程中的工具采用到雨天脚上土壤的带入,都有可能引入樟疫霉。因此,在樟疫霉容易发生的地区,种植前首先要对一切工具进行消毒处理,并且保证不能混用,放置地最好隔开土壤,保证不能放置于潮湿的地方,以免樟疫霉滋生。工人在进入种植地前,确保自己的脚上干净,特别是下雨天,一定注意处理胶鞋上的泥土,有条件可以进行杀菌处理。对于已经发现樟疫霉的地区,一定要控制人为活动,在下雨天,减少或禁止通行(人和车),以免扩大樟疫霉的传播^[20-25]。

6.2 防治措施 樟疫霉一旦发生,治理效果一直不理想,所以人们要着重于预防,发生后,也应采取有效的防治措施,减少经济损失。

6.2.1 杀菌剂使用。这是一种很快捷的方法,在发现樟疫霉初期,用杀菌剂处理,可以迅速杀死樟疫霉,防止其蔓延传播,将樟疫霉控制在一定范围内,以便今后观察处理。国外近年生产多种有效的针对樟疫霉的杀菌剂。例如, Metalaxyl 是一种很好的水溶剂,可随着水在土壤中移动,还可被植物根吸收,也可加入到灌溉水中,它可以维持 3 个月,但目前已有一些樟疫霉对这种杀菌剂产生了抗性,实际使用过程中,它也不能完全杀死所有樟疫霉繁殖体。另外一种 fosetyl-Al (AlietteR) or potassium phosphonate 杀菌剂,该杀菌剂对于较大树的防治效果要好于 Metalaxyl,它可以较好地被运输到树木根部和冠部,而且能够较好地运输到树冠部分,可以树干注射或加入水中。该杀菌剂只要使用合理,可有效防治樟疫霉。

6.2.2 覆盖物。可以利用木头和树叶来控制樟疫霉。澳大利亚和加利福尼亚学者采用 *Eucalyptus globules* 木头和树叶作为覆盖物控制樟疫霉引起的油梨根腐病取得一定效果,覆盖区域纤维素酶 (EC 3.2.1.4) 和 1.3-b-葡聚糖酶 (EC 3.2.1.6) 的活性最大。在各种酶存在的条件下樟疫霉菌种的室内研究表明,来自 *Penicillium funiculosum* 的纤维素酶和来自 *Rhizoctonia solani* 的 1.3-b-葡聚糖酶阻滞游动孢子与厚垣孢子的形成、游动孢子的产生、孢子囊的形成与存活。高浓度纤维素酶完全降解樟疫霉的菌丝。

6.2.3 肥料使用。在给易感染樟疫霉的植物施肥时,一定要注意适量和植物需要,可以利用叶片分析判断植物是否缺少一种元素,从而决定施用哪种肥料。氨类氮肥比硝酸盐肥料更有利于樟疫霉根腐病的发生。钙对于植物控制根腐病有很好的作用,碳酸钙等可以有效地减少根腐病的发生,它具有促进植物根系生长、提高植物根抗病能力、减少樟疫霉的孢子囊形成、阻滞游动孢子的活动、提高土壤排水能力、促进拮抗菌生长等作用。此外,使用动物厩肥可以减少樟疫霉的数量,动物厩肥可以释放氨水使樟疫霉中毒,但氨水对植物的根有一定的伤害作用,使用时须注意,同时厩肥还可以提高土壤 C/N,当 C/N 高于 6 时,可以增加土壤中拮抗细菌数量,从而抑制樟疫霉数量。对于樟疫霉,亚磷酸盐也是一种较好的杀菌剂,在澳大利亚西南地区 flora 根腐病防治过程中取得很好效果,但不同浓度亚磷酸盐对植物影响也不同,过高浓度可能会杀死植物或影响生长,所以施用前一定要掌握好剂量。

6.2.4 生物防治。保持土壤中较高微生物活力可以有效控制土传病害发生,很多真菌和细菌对樟疫霉有寄生、竞争、抗生的作用。目前已有商品化生防菌,如木霉菌和粘帚霉菌。这些产品在实际使用中发现,它们并不能一直存在,而且只有生防菌数量很大时,才能取得一定的效果。需要进一步研究更好的生防菌,生防细菌也有待进一步开发。

6.2.5 抗性树种培育。为了从根本上解决樟疫霉引起的根

腐病,近年国外针对一些主要树种进行了抗病性的筛选,培育出很多抗病家系。通过将野外樟疫霉疫区存活的树种进行抗病性测定,或者利用现有种进行杂交,然后筛选具有抗病性的单株,利用这些有抗病性的种去野外造林,不断筛选较好的种。防治油梨 PRR 的关键是使用对樟疫霉菌有中等抗性的无性系砧木,美国研究者于 20 世纪 50 年代鉴定出具有中等抗性的杜克品种后,开始在中美洲、墨西哥和加州大量收集和筛选油梨品种和其他近亲种,已筛选出对 PRR 具有中等抗性的栽培种杜克 7 和 G6。Gabor 等^[12]利用 12 种油梨砧木进行了抗樟疫霉大田比较,发现托马斯、马丁格兰德、巴尔杜克和 D9 为砧木的植株最抗 PRR,砧木为杜克 7、G1033 的植株感病性中等。

参考文献

- [1] 陆家云,郑小波. 中国樟疫霉 A₁ 交配型的研究[J]. 植物病理学报, 1988, 18(3): 129-134.
- [2] 陆家云,郑小波. 福建、浙江、江苏、上海疫霉种的研究[J]. 真菌学报, 1989, 8(3): 161-163.
- [3] 周新根,朱宗源,吴铃忠,等. 樟疫霉引起山茶花根腐病[J]. 上海农业学报, 1993, 9(3): 71-75.
- [4] 黄亚军,戚佩坤. 广东省猕猴桃根腐病病因研究[J]. 华南农业大学学报, 1998, 19(4): 19-22.
- [5] 胡薇宁,赵永立,王春和,等. 雪松枝枯的病因及防治[J]. 河北林果研究, 2002, 17(2): 166-168.
- [6] 贺春萍,曾会才,郑明丛,等. 海南植物疫霉菌种类鉴定[J]. 广西植保, 2002, 15(2): 6-7.
- [7] 付岗,丁彩平,黄思良,等. 韭菜绵疫病病原鉴定及其主要生物学特性[J]. 广西农业生物科学, 2006, 25(2): 140-141.
- [8] 韩长志. 樟疫霉 (*Phytophthora cinnamomi*) 的研究进展[J]. 南京林业大学学报 (自然科学版), 2012, 36(4): 140-144.
- [9] 韩长志. 全基因组预测樟疫霉的候选效应分子[J]. 南京林业大学学报 (自然科学版), 2015, 39(2): 69-74.
- [10] ANN P J, KO W H. Variants of *Phytophthora cinnamomi* extend the known limits of the species[J]. Mycologia, 1985, 77(6): 946-950.
- [11] ZENTMEYER G A. *Phytophthora cinnamomi* and the diseases it causes [M]. St Paul, MN: The American Phytopathological, 1980.
- [12] GABOR B K, 邢薇. 十二种油梨砧木抗樟疫霉菌的大田比较[J]. 世界热带农业信息, 1991(5): 43-45.
- [13] BRASIER C. Phytophthora pathogens of trees: Their rising profile in Europe [M]. Farnham, UK: Forestry Commission, 1999.
- [14] HARDHAM A R. Pathogen profile *Phytophthora cinnamomi* [J]. Molecular plant pathology, 2005, 6(6): 589-604.
- [15] HANSEN E. *Phytophthora* in North American forests [C]//Sudden Oak Death Online Symposium. [s. l.]: American Phytopathological Society, 2003.
- [16] SWIECKI T J, BERNHARDT E, GARBELOTTO M. Distribution of *Phytophthora cinnamomi* within the range of lone manzanita (*Arctostaphylos myrtifolia*) [R]. Phytosphere Research, 2005: 1-38.
- [17] 郑小波. 疫霉菌及其研究技术 [M]. 北京: 中国农业出版社, 1997.
- [18] 方中达. 植病研究方法 [M]. 北京: 中国农业出版社, 1998.
- [19] 陆家云. 植物病原真菌学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2001.
- [20] RHOADES C C, BROSI S L, DATTILO A J, et al. Effect of soil compaction and moisture on incidence of phytophthora root rot on American chestnut (*Castanea dentata*) seedlings [J]. Forest ecology and management, 2003, 184(1/2/3): 47-54.
- [21] STUKELY M J C, CRANE C E, MCCOMB J S, et al. Field survival and growth of clonal, micropropagated *Eucalyptus marginata* selected for resistance to *Phytophthora cinnamomi* [J]. Forest ecology and management, 2007, 238(1/2/3): 330-334.
- [22] COELHO A C, HORTA M, NEVES D, et al. Involvement of a cinnamyl alcohol dehydrogenase of *Quercus suber* in the defence response to infection by *Phytophthora cinnamomi* [J]. Physiological and molecular plant pathology, 2006, 69(1/2/3): 62-72.

的院校、企业、研究所等科研工作者的科研投资力度、扶持政策、先进杰出科研成果奖励等措施,进一步带动灵芝的工业化加工生产进程。

2.3 灵芝有效活性成分药理作用机制研究尚缺,制约灵芝产业的发展 在灵芝有效成分研究中,以单纯的化学成分研究居多,而对有效活性成分的药理作用机制研究较少^[25-26],以三萜类化合物为例,在已发现的 200 多种三萜类化合物中只有少数进行药理活性制作研究,并且简易的体外活性要多于动物药理活性^[11]。目前,灵芝有效活性成分在药理作用机制方面还缺乏全面系统的深入研究,严重制约灵芝高端产品的开发和灵芝产业走向国际化的进程。因此,要深入地阐明灵芝有效活性成分的药效作用机制,发现拓展新的生物活性,为灵芝高端产品的开发利用提供科学依据,为灵芝产业走出中国、走向世界打下坚实的理论基础。

3 灵芝在保健食品中的应用前景展望

随着灵芝的大规模人工种植和菌丝体发酵技术的发展,引发“灵芝热”科学研究的浪潮,灵芝产品年产值已超过 25 亿美元^[27-28]。随着灵芝分离提取纯化技术和基因转植技术(调控有效活性成分基因定向表达)^[29]的开发,灵芝单体、几种纯化物复合灵芝保健食品将会是未来的发展目标之一。随着对灵芝及其化学成分的药理作用机制、安全性等的深度研究,灵芝不仅在保健食品中的应用范围会更加宽泛,而且在药品、化妆品中的应用也会更广更深,甚至未来灵芝可以作为普通食品,造福全人类。

参考文献

[1] 陶如玉,郝利民,陈强,等. 灵芝菌丝体液态发酵及多糖药理活性研究进展[J]. 食品科学,2015,36(9):260-264.
[2] 时冉冉,陈娇,宗自卫. 灵芝多糖抗肿瘤作用的免疫分子机制研究[J]. 生物技术世界,2016(2):317.
[3] 刘甲爽. 灵芝多糖对运动员运动训练效果及免疫功能影响研究[J]. 内蒙古师范大学学报(自然科学汉文版),2016,45(1):71-75.
[4] 刘晓艳,陈艺煊,吴林秀,等. 响应面法优化灵芝总三萜酶辅助提取工艺及其抗氧化活性研究[J]. 食品科技,2017,42(8):225-230.
[5] 刘莉莹,王洪庆,刘超,等. 树灵芝中三萜类成分及其保肝作用研究[J]. 天然产物研究与开发,2017,29(4):584-589.
[6] 蒙田秀,谢丽莎,霍宇,等. 白鹤灵芝对肾上腺素所致高血糖小鼠的影响[J]. 海峡药学,2014,26(9):23-24.

[7] 蒙田秀,龚志强,黄振园,等. 白鹤灵芝不同提取部位抗鹌鹑高血脂症及动脉粥样硬化的影响[J]. 中国实验方剂学杂志,2014,20(8):166-169.
[8] 陈玉胜,陈全战. 灵芝多糖对 CCl₄ 诱导的急性肝损伤小鼠的抗炎和保肝活性[J]. 食品科学,2017,38(17):210-215.
[9] 朴玮,韩枫,徐维盛,等. 破壁灵芝孢子粉及灵芝提取物的混合物对改善小鼠睡眠功能的研究[J]. 食品科技,2015,40(11):172-175.
[10] 张宇,邱林权,林川,等. 灵芝功能成分及其饮料的研发现状[J]. 四川农业科技,2016(3):42-44.
[11] 陈祖琴,黄文丽,金鑫,等. 我国灵芝精深加工研究进展[J]. 食品安全质量检测学报,2016,7(2):639-644.
[12] 马玲玲. 灵芝精粉的加工技术简介[J]. 中国食用菌,2004,23(6):44.
[13] 李灿,闫亚波,王永产. 灵芝菌丝粉工厂化生产技术[J]. 食用菌,2011,33(4):55,63.
[14] 徐慧,陈蕾蕾,赵双芝,等. 灵芝菌丝体的三萜类化合物及其抗肿瘤活性研究进展[J]. 齐鲁工业大学学报(自然科学版),2016,30(4):26-29.
[15] 周岩飞,李晔,李晓玉,等. 灵芝孢子破壁前后在模拟人体消化环境中活性成分的差异[J]. 食用菌,2013,35(4):76-78.
[16] 吴明忠,沈爱光,熊晓辉,等. 灵芝孢子粉破壁前后对小鼠免疫功能影响试验[J]. 食用菌,2001,23(6):36-37.
[17] 鲍幸峰,方积年. 赤芝孢子粉破壁前后多糖释放能力比较研究[J]. 中国中药杂志,2001,26(5):326-328.
[18] 于华峰,刘艳芳,周帅,等. 灵芝子实体、菌丝体和孢子粉化学成分的比较[J]. 食品与生物技术学报,2016,35(8):823-827.
[19] 江海涛,任源浩,虞蔚岩,等. 灵芝提取物及复合制剂改善睡眠和免疫调节的研究[J]. 食用菌,2009,31(3):64-66.
[20] 石玉娥,李素敏,王鑫国,等. 富硒灵芝菌丝体对小鼠免疫功能的影响[J]. 中国食用菌,2003,22(5):45-46.
[21] 易有金,胡瞬,熊兴耀,等. 灵芝孢子油对免疫低下模型小鼠的免疫调节作用[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版),2013,39(2):161-166.
[22] 付海英,贾婷,张英林,等. 三种赤灵芝粉对免疫抑制模型小鼠免疫功能的调节作用[J]. 中国免疫学杂志,2012,28(8):712-716.
[23] 吕超田,姚向阳,孙程. 灵芝主要活性物质及其药理作用研究进展[J]. 安徽农学通报,2011,17(1):50-51,94.
[24] 李晔,朱忠敏,姚渭溪,等. 灵芝三萜类化合物的研究进展[J]. 中国中药杂志,2012,37(2):165-171.
[25] LIU D Z, ZHU Y Q, LI X F, et al. New triterpenoids from the fruiting bodies of *Ganoderma lucidum* and their bioactivities[J]. Chemistry biodiversity, 2014,11(6):982-986.
[26] WANG X F, YAN Y M, WANG X L, et al. Two new compounds from *Ganoderma lucidum*[J]. J Asian Nat Prod Res, 2015,17(4):329-332.
[27] 方向情,李玥明,刘随喜. 灵芝产业化研究概述[C]. 2011 国际灵芝研究学术会议. 北京:中国药理学学会,2011.
[28] 李美媛,林火松. 龙泉市灵芝产业发展的现状及前景[J]. 食药菌,2014(4):211-213.
[29] 许瑞祥. 灵芝在生技领域研发的新趋势[J]. 农业生技产业,2005(3):37-44.

(上接第 24 页)

[23] WALKER S K, CHITCHOLTAN K, YU Y P, et al. Invasive hyphal growth: An F-actin depleted zone is associated with invasive hyphae of the oomycetes *Achlya bisexualis* and *Phytophthora cinnamomi*[J]. Fungal genetics and biology, 2006,43(5):357-365.
[24] JAYASEKERA A U, MCCOMB J A, SHEARER B L, et al. In planta sel-

ling and oospore production of *Phytophthora cinnamomi* in the presence of *Acacia pulchella*[J]. Mycological research, 2007,111(Pt3):355-362.
[25] KONG P, HONG C X, RICHARDSON P A, et al. Single-strand-conformation polymorphism of ribosomal DNA for rapid species differentiation in genus *Phytophthora*[J]. Fungal genetics and biology, 2003,39(3):238-249.

科技论文写作规范——数字

公历世纪、年代、年、月、日、时刻和各种计数和计量,均用阿拉伯数字。年份不能简写,如 1990 年不能写成 90 年,文中避免出现“去年”“今年”等写法。小于 1 的小数点前的零不能省略,如 0.2456 不能写成.2456。小数点前或后超过 4 位数(含 4 位数),从小数点向左右每 3 位空半格,不用“,”隔开。如 18 072.235 71。尾数多的数字(5 位以上)和小数点后位数多的小数,宜采用 $\times 10^n$ (n 为正负整数)的写法。数字应正确地写出有效数字,任何一个数字,只允许最后一位存在误差。