

亚麻枯萎病研究进展

杨治伟, 张炜, 钱爱萍, 栾勇, 曹秀霞* (宁夏农林科学院固原分院, 宁夏固原 756000)

摘要 亚麻枯萎病主要是由尖孢镰刀菌亚麻专化型 [*Fusarium oxysporum* Schl.f. sp. Lini (Bolley) Snyder&Hansen] 引起的一种亚麻病毒性病害。亚麻枯萎病在全球范围内均有发生, 造成了亚麻的严重减产。目前亚麻枯萎病没有较好的防治手段, 培育和利用抗亚麻枯萎病的亚麻品种是综合防治亚麻枯萎病的基础。对亚麻枯萎病的致病机制、症状及分级标准、分子生物学研究和防治策略等方面进行综述, 为开展亚麻枯萎病抗性遗传研究和品种选育及防治提供参考。

关键词 亚麻枯萎病; 生理小种; 致病机制; 抗病育种

中图分类号 S435.63 文献标识码 A

文章编号 0517-6611(2023)11-0001-03

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2023.11.001

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



Research Progress on Flax Wilt Disease

YANG Zhi-wei, ZHANG Wei, QIAN Ai-ping et al (Guyuan Branch of Ningxia Academy of Agricultural and Forestry Sciences, Guyuan, Ningxia 756000)

Abstract Flax wilt disease is a viral disease of flax mainly caused by *Fusarium oxysporum* specialized type [*Fusarium oxysporum* Schl. f. sp. Lini (Bolley) Snyder&Hansen]. Flax wilt disease has occurred in the whole world, which has caused the serious decrease of flax production. At present, there is no good way to control flax wilt, so breeding and using flax varieties resistant to flax wilt is the basis of comprehensive control of flax wilt disease. In this paper, the pathogenic mechanism, symptom, grading standard, molecular biology and control strategy of flax wilt disease were reviewed, which provided reference for genetic research, breeding and control of flax wilt disease resistance.

Key words Flax wilt disease; Physiological race; Pathogenic mechanism; Disease resistance breeding

亚麻作为多用途的经济作物, 根据用途可分为纤维用亚麻、油用亚麻、油纤维兼用亚麻 3 种^[1-2]。在我国甘肃、内蒙古、宁夏、山西等地种植, 近年来随着人民生活水平的提高和健康意识的增强, 国内食用植物油难以满足快速增长的消费需求^[3], 制约亚麻仁种子生产的重要因素之一是病害, 亚麻枯萎病是一种全球性病害, 在亚麻种植区普遍发生, 20 世纪 80 年代末至 90 年代初严重危害我国亚麻生产, 使产量损失超过 90%^[4]。其病菌以土壤传入为主, 可在土壤中存活超过 10 年。因此, 及时了解亚麻尖孢镰刀菌的枯萎病病原菌的鉴定、发生和病原机制, 耐药种质资源的发掘和遗传研究、防治策略等动态和进展, 对抗病育种和抗病基因的发掘和定位具有重要的意义, 并可为今后的研究方向提供参考。

1 亚麻枯萎病引起的病原菌及其病原机制

1.1 枯萎病引起的病原菌 亚麻枯萎病又称亚麻萎蔫病, 主要是由尖孢镰刀菌亚麻专化型 [*Fusarium oxysporum* Schl. f. sp. Lini (Bolley) Snyder & Hansen] 引起的世界性病害, 各国亚麻种植区都发生过枯萎病, 其属半知菌类 (Imperfecti fungi) 丛梗孢目 (Moniliales) 瘤座孢科 (Tuberculariaceae) 镰孢菌属 (*Fusarium*) 的尖孢镰孢菌 (*F. oxysporum*)^[5]。在我国宁夏地区亚麻枯萎病株上分离到的菌株为尖孢镰刀菌芬芳变种 [*Fusarium oxysporum* var. *redolens* (Wollenw.) Gorden]^[6-7]。研究表明, 亚麻枯萎菌对寄主的适应性各不相同, 具有不同数量的生理小种^[8]。在亚麻种植区域, 新生理小种产生的途径有 3 种, 分别是生理小种变异、生理小种体系胞种间杂交、

生理小种转移, 而亚麻枯萎病生理小种在自身变异的同时, 也会受到与其毒力基因相对应寄主的定向选择, 最终形成能够克服寄主抗性且毒性稳定的新生理小种^[7,9]。Kroes 等^[10]对亚麻枯萎病菌与亚麻寄主相互关系的研究表明, 不同亚麻枯萎菌之间的致病性存在明显差异, 但亚麻枯萎病菌与亚麻品种之间的相互作用关系不明显, 不能确定小种的专一性。张志铭等^[6]的研究结果也表明, 亚麻枯萎病菌没有明显的生理小种分化。王海平等^[11]采用酯酶同工酶技术将来自中国胡麻主产区的 17 个枯萎病原菌株分为 4 个酯酶型, 结果表明同一地区菌株间致病性差异不显著, 不同地区菌株间致病性差异显著。孟兆军^[12]通过田间系统调查、病原分离与回接观察、病田土壤生物测定及盆栽或病圃鉴定, 指出由于受生态条件影响, 亚麻品种在病原种间的致病力上存在明显差异。王小静等^[13]从亚麻根部分离出尖孢镰刀菌 (*F. oxysporum*)、茄病镰刀菌 (*F. solani*)、串珠镰刀菌 (*F. moniliforme*)、半裸镰刀菌 (*F. semitectum*)、砖红镰刀菌 (*F. lateritium*) 5 个种的 101 个菌株, 确定其病原菌为尖孢镰刀菌, 87 个镰刀菌菌株致病性差异显著。

1.2 发病机制 关于亚麻枯萎病的发病机理有 2 种看法^[14]: 一种认为, 菌丝体和小孢子的大量繁殖, 特别是病原菌分泌的甲基酶, 导管内壁的果酸物质被分解, 水分和养分的运输变得困难, 同时由于果酸物质的破坏, 酚化物被分离, 被真菌和寄主的多酚氧化酶氧化, 导管变成褐色。另一种观点认为, 病原菌产生的镰刀菌酸破坏了叶肉细胞原生质膜的通透性, 使植物吸水困难, 无法补充因蒸散作用而失去的水分, 而镰刀菌酸在植物体内可以螯合铜、铁、镁等金属离子, 失去叶绿素而枯死, 但没有详细的数据资料证明。

2 枯萎病症状及分级标准

2.1 病害症状 枯萎病可能发生在整个亚麻生长发育期,

基金项目 国家特色油料产业技术体系项目 (CARS-14-2-28); 宁夏回族自治区重点研发计划项目 (2021BBF02020)。

作者简介 杨治伟 (1992—), 男, 甘肃临洮人, 研究实习员, 从事胡麻育种及栽培技术研究。* 通信作者, 研究员, 从事胡麻育种及栽培技术研究。

收稿日期 2022-07-31

在低温高湿条件下发病概率明显增高^[15]。亚麻不同生育期感病表现各不相同,苗期感病,地上部萎缩猝死,紧贴地面枯萎,呈黄褐色,形如火烧;枞形期感病、感病株生长发育速度明显低于正常株,顶部后生叶小,叶间距缩小,下部叶多枯黄色,表现为“小老苗”,病株多在现蕾前后枯死;成株期感病,病株株高低于健株,长势衰弱,分茎和分枝减少或无分枝、无分茎、叶自上而下逐渐黄化,甚至枯萎死亡,根系逐渐被破坏变成褐色,维管束变成褐色,甚至全株枯死,此时茎虽能保持直立状态,但植物的根部全部被破坏,可以轻松地从土壤中拔出。在土壤中湿度较高的情况下,可以在植株的根部和茎部发现粉红色和白色的霉菌层^[15-16]。

2.2 分级标准 有关亚麻枯萎病分级的报道极少,王海平等^[11]将亚麻枯萎病分为6级,分别为0级,参照对照(CK),无病;1级,根茎部略黑,地上部基本正常;2级,根茎部明显呈褐色,维管束略呈褐色,地上部叶片正常;3级,根茎部明显呈褐色,维管束呈褐色,地上部1~2个叶变黄;4级,根茎部明显呈褐色,维管束呈褐色,地上部3~7个叶变黄,地上茎变黄;5级,根茎枯死,维管束变黑,叶片枯死或严重。

3 分子生物学研究

分子生物学的发展为阐明生命现象和本质提供了较为方便的研究手段,在亚麻枯萎病的相关研究报道中,刘姗姗^[17]对我国6个省和自治区采集胡麻枯萎病菌株进行分离纯化得到真菌696株,结合生物学特性和ITS测序鉴定,获得96株菌株为尖孢镰刀菌,并用ISSR分子标记进行群体遗传多样性和遗传变异分析,指出尖孢镰刀菌ISSR类群与地理来源之间存在一定相关性,供试的96株尖孢镰刀菌遗传相似性高,尖孢镰刀菌种内遗传分化大,存在丰富的遗传变异。薄天岳等^[18]采用48个EcoRI/MseI引物组合对“晋亚7号”“晋亚1号”2个亲本及其F₂代抗病和感病基因池进行AFLP分析,共扩增出约3300条可识别谱带,其中3条差异稳定。焦成武等^[19]利用Split Marker技术构建了含有潮霉素抗性基因(*hph*)的基因缺失盒,得到*FolFTL1*基因缺失突变体 Δ *FolFTL1*,指出*FolFTL1*基因是尖孢镰刀菌亚麻专化型分生孢子发生、菌丝营养生长和植物侵染相关基因。刘家敏等^[20]利用Split Marker技术构建了含有潮霉素抗性基因(*hph*)的基因敲除盒,通过PCR正负筛选得到敲除突变体,结果表明,敲除突变体与野生型hm间存在显著差异,敲除突变体分生孢子对亚麻苗的致病力明显降低,植物枯萎现象明显减弱,*FolCPKR*基因与病原菌菌丝生长、分生孢子发生和致病力有关。苑琳等^[21]采用ISSR分子标记技术对6个省区96株菌株进行了分析,聚类结果表明,胡麻枯萎病菌种内具有明显的多态性,与ISSR类群和地理来源具有相关性。Spielmeyer等^[22]构建了CRZY8/RA91/Glenelg的DH组,用AFLP分子标记物制作遗传图谱,定位了2个抵抗镰刀菌枯萎病的QTL位点。孟芙蓉等^[23]对*FolCbk1*基因的研究主要涉及尖孢镰刀菌亚麻专化型的营养生长、孢子产生能力的调控。董慧霞等^[24]研究表明,*Folprp4*基因与尖孢镰刀菌的菌丝生长、分生孢子发生和致病性有关。Dmitriev等^[25]分别对

2个耐药性、2个敏感品种及对照条件下培养的2个耐药性BC₂F₃群体的转录组进行序列测定,发现耐药性和易感亚麻基因型中在尖孢镰刀菌感染下表达变化的基因。并且,在耐药性基因型中,检测到NAD(P)H氧化酶相关基因活性的上升。研究表明,土豆 β -1,3-葡聚糖酶cDNA在亚麻中的异位表达提高了植物对尖孢镰刀菌病原菌的防御和抵抗能力,转基因株对尖孢镰刀菌和霉菌镰刀菌的耐药性约为非转化植物的3倍^[26-27]。也有研究表明,亚麻种子中积累的苯丙素,特别是二异丙基氨基醇和巴豆酸二糖苷,以及果胶等物质对尖孢镰刀菌病原体具有防御功能^[28]。李琳^[29]和孙艳新^[30]利用从胡麻种植土壤中分离出的一株生防菌SF1,发现其对尖孢镰刀菌胡麻专化型真菌具有明显的抑菌活性,抑菌率达58.99%~60.00%。

4 发病条件及防治策略

4.1 发病条件 由于亚麻枯萎病主要是土壤传播,其发生发展很大程度上受土壤及耕作栽培条件的影响,亚麻种植于重茬、迎茬地块,发病较重;土壤温度一般在土温达到20℃时开始发病,枯萎病发病高峰期最适合的土壤温度是25~30℃。超过35℃以上,病情停止进展。多雨年份,土壤湿度增大,有利于病害发生,反之病害发生轻种植密度越高,枯萎病发生率越高^[31-32]。

4.2 防治策略

4.2.1 抗病品种的选择。抗病品种的选择是防治胡麻枯萎病病害的根本措施,避免了引进胡麻枯萎病原菌和与当地病原菌混合产生的变异导致新的生理小种的出现,使抗病品种退化,丧失抗病性^[15]。如抗病品种轮选1号^[33]、伊亚4号^[34]、陇亚7号^[35]等。

4.2.2 化学防治。枯萎病目前最主要的防治方法是化学防治。常用药剂为15%粉锈宁湿性粉剂、0.3%~0.4%多菌灵湿性粉剂或40%福美双粉剂等,通过拌种防治枯萎病。Mueller等^[36]研究表明,杀虫剂等化学农药也可以防治病原真菌。由于长期施用化学药剂,对部分病原菌产生耐药性,且化学药剂有副作用,残留严重,对环境造成较大污染,不利于农田土壤的健康发展。

4.2.3 实行严格的轮作制度。胡麻实行轮作轮换才能减轻病害,增产增收。研究表明,胡麻与小麦间作或轮作可以改变土壤理化性质,提高土壤酶活性,降低土壤自毒作用,改变土壤微生物菌群结构组成,降低土壤细菌多样性^[37]。研究认为,由于胡麻枯萎病的病原菌可以寄生在大豆和豌豆植物中,因此大豆和豌豆不应作为胡麻的前后茬作物。

4.2.4 生物防治。生物学防治可以利用细菌在生长过程中产生的脂肽类抗生素或其他抗菌物质,作为枯草芽孢杆菌、解淀粉芽孢杆菌、凝结芽孢杆菌、蜡样芽孢杆菌、地衣芽孢杆菌和短小芽孢杆菌等^[38]。

5 建议与展望

关于亚麻枯萎病的研究相对滞后,没有相关的鉴定标准,在分子方面研究得很少,而且培育出的抗病品种抗病基因比较单一和没有有效的预防方法是亚麻品种抗病性丧失

和枯萎病发生流行的重要因素。因此,在亚麻枯萎病抗病方面,一是发掘抗病基因,培育高抗病品种。近年来,随着亚麻种植面积的逐步扩大,抗病品种的选育和推广是防止枯萎病发生和蔓延的最有效方法。在抗病育种过程中,育种家利用简单重复序列(SSR)、单核苷酸多态(SNP)、分子标记辅助选择(MAS)、全基因组相关分析(GWAS)等分子标记技术手段挖掘亚麻枯萎病抗病基因,构建完整的抗病基因辅助选择体系,可为培育多重抗病基因品种提供可能性。二是合理轮作。耕作方式对土壤环境及微生物群落结构和多样性具有重要影响作用,轮作模式下表现更为突出,并直接改变土壤微生物的生活环境,降低田间土传播病害的发生。由于枯萎病主要通过土壤传播,在大田种植过程中,耕作者需要在亚麻和其他作物之间进行合理的配置和轮作,严禁重茬、迎茬,从而降低亚麻枯萎病的发生,保证作物稳产。

参考文献

- [1] 米君. 亚麻(胡麻)高产栽培技术[M]. 北京:金盾出版社,2006.
- [2] 王玉富,邱财生,龙松华,等. 亚麻的经济价值及开发利用前景[J]. 江西农业学报,2011,23(9):66-68,75.
- [3] 孟桂元,涂洲溢,詹兴国,等. 我国植物油料油油脂生产、消费需求分析及发展对策[J]. 中国油脂,2020,45(10):1-4,27.
- [4] 刘信义,陈书龙,孙茜,等. 亚麻品种抗枯萎病性鉴定[J]. 中国农业科学,1993,26(6):44-49.
- [5] 王隼. 山西胡麻枯萎病的病原鉴定及致病性差异分析[D]. 太谷:山西农业大学,2020.
- [6] 张志铭,刘信义,陈书龙,等. 亚麻枯萎病菌鉴定[J]. 河北农业大学学报,1994,17(2):107.
- [7] 潘虹,吴广文,宋喜霞,等. 亚麻枯萎病病原菌生理小种研究进展[J]. 中国麻业科学,2011,33(2):100-104.
- [8] ISLAM M R, SHEPHERD K W. Present status of genetics of rust resistance in flax[J]. Euphytica, 1999,55(3):255-267.
- [9] 陈振佳,张开明. 咖啡锈菌生理小种的研究进展及我国咖啡锈菌生理小种变化的动态预测[J]. 热带作物学报,1998,19(1):87-98.
- [10] KROES G M L W, LOFFLER H J M, PARLEVIET J E. Interactions of *Fusarium oxysporum* f. sp. lini, the flax wilt pathogen, with flax and linseed[J]. Plant pathology, 1999,48(4):491-498.
- [11] 王海平,李心文,李景欣,等. 胡麻枯萎病病原尖孢镰刀菌生态生物型的划分研究[J]. 华北农学报,2004,19(2):115-118.
- [12] 孟兆军. 对亚麻枯萎病病原生态的研究探讨[J]. 内蒙古农业科技,1997(3):18-19.
- [13] 王小静,李敏权. 甘肃中部地区亚麻枯萎病病原菌及其致病性差异研究[J]. 中国麻业科学,2007,29(4):207-211.
- [14] KOMMEDAHL T, CHRISTENSEN J J, FREDERIKSEN R A. A half century of research in Minnesota on flax wilt caused by *Fusarium oxysporum* [J]. Technical bulletin, agricultural experiment station, 1970,273:1-35.
- [15] 梁俊桃,翟玉兰. 胡麻枯萎病的综合防治技术[J]. 现代农业科技,2013(24):157.
- [16] 陈鸿山. 胡麻萎蔫病调查报告[J]. 内蒙古农业科技,1990(6):33-35.
- [17] 刘姗姗. 胡麻(*Linum usitatissimum* L.) 枯萎病病原真菌鉴定及 ISSR 分子标记分析[D]. 呼和浩特:内蒙古大学,2012.
- [18] 薄天岳,叶华智,李晓兵,等. 亚麻抗枯萎病基因 FuJ7(t) 的分子标记[J]. 中国农业科学,2003,36(3):287-291.
- [19] 焦成武,侯占铭. 尖孢镰刀菌亚麻专化型 FolFTL1 基因敲除及功能分析[J]. 分子植物育种,2022,20(7):2302-2309.
- [20] 刘家敏,侯占铭. 尖孢镰刀菌亚麻专化型 FolCPKR 基因敲除及功能研究[J]. 分子植物育种,2020,18(21):7067-7073.
- [21] 苑琳,刘姗姗,路福平,等. 尖孢镰刀菌胡麻专化型(*Fusarium oxysporum* f. sp. lini) ISSR 标记聚类分析[J]. 中国油料作物学报,2012,34(2):193-200.
- [22] SPIELMEYER W, GREEN A G, BITTISNICH D, et al. Identification of quantitative trait loci contributing to *Fusarium* wilt resistance on an AFLP linkage map of flax (*Linum usitatissimum*) [J]. Theoretical and applied genetics, 1998,97(4):633-641.
- [23] 孟芙蓉,侯占铭. *FolCbk1* 基因控制尖孢镰刀菌亚麻专化型营养生长和分生孢子发生[J/OL]. 分子植物育种,2021-12-29[2022-03-17]. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20211229.1423.010.html>.
- [24] 董慧霞,侯占铭. 尖孢镰刀菌亚麻专化型 Folprp4 基因参与调控菌丝生长和分生孢子发生[J]. 中国生物工程杂志,2022,42(3):13-26.
- [25] DMITRIEV A A, KRASNOV G S, ROZHMINA T A, et al. Differential gene expression in response to *Fusarium oxysporum* infection in resistant and susceptible genotypes of flax (*Linum usitatissimum* L.) [J]. BMC plant biology, 2017,17(S2):1-12.
- [26] WRÓBEL KWIATKOWSKA M, LORENC-KUKULA K, STARZYCKI M, et al. Expression of β -1,3-glucanase in flax causes increased resistance to fungi[J]. Physiological and molecular plant pathology, 2004,65(5):245-256.
- [27] WOJTASIK W, KULMA A, BOBA A, et al. Oligonucleotide treatment causes flax β -glucanase up-regulation via changes in gene-body methylation [J]. BMC plant biology, 2014,14:1-15.
- [28] VLEESHOUWERS V G A A, VAN DOOIJEWERT W, GOVERS F, et al. Does basal PR gene expression in Solanum species contribute to non-specific resistance to *Phytophthora infestans*? [J]. Physiological and molecular plant pathology, 2000,57(1):35-42.
- [29] 李琳. 胡麻枯萎病生防菌拮抗物质的筛选和分离纯化研究[D]. 呼和浩特:内蒙古大学,2014.
- [30] 孙艳新. 脂肽化合物的分离及其抑制胡麻枯萎病病原菌的研究[D]. 呼和浩特:内蒙古大学,2019.
- [31] 赵念力,李柱刚,王珣,等. 亚麻枯萎病发生规律的研究[J]. 园艺与种苗,2012,32(4):64-66.
- [32] 杨学,王玉富,关凤芝,等. 亚麻枯萎病发生规律及其综合防治措施[J]. 中国麻业,2002,24(1):23-26.
- [33] 张辉,贾霄云,任龙梅,等. 丰产、优质、抗病油用亚麻品种“轮选一号”的选育[J]. 中国麻业科学,2012,34(2):57-59,80.
- [34] 哈尼帕·哈再斯,王振华,曹爱荣,等. 油用亚麻新品种伊亚4号选育[J]. 中国麻业科学,2011,33(3):118-121.
- [35] 李秉衡. 胡麻抗病丰产新品种陇亚7号[J]. 西北农学报,1994,3(4):6.
- [36] MUELLER D S, DORRANCE A E, DERKSEN R C, et al. Efficacy of fungicides on *Sclerotinia sclerotiorum* and their potential for control of *Sclerotinia* stem rot on soybean[J]. Plant disease, 2002,86(1):26-31.
- [37] 王立光,叶春雷,陈军,等. 胡麻/小麦间作与胡麻-小麦轮作对土壤理化特性及胡麻生长的影响[J]. 中国农业科技导报,2021,23(12):161-171.
- [38] ROONGSAWANG N, WASHIO K, MORIKAWA M. Diversity of nonribosomal peptide synthetases involved in the biosynthesis of lipopeptide biosurfactants[J]. International journal of molecular sciences, 2010,12(1):141-172.