

文章编号: 1674-7054(2021)03-0393-10



我国巴西橡胶树炭疽病的研究进展

林春花, 张 宇, 刘文波, 李 潞, 缪卫国

(海南大学 植物保护学院/热带农林生物灾害绿色防控教育部重点实验室, 海口 570228)

摘要: 炭疽病是巴西橡胶树(*Hevea brasiliensis*)的重要叶部病害之一, 严重影响橡胶产量。笔者对我国巴西橡胶树炭疽病的危害概况、症状、病原种类、病原生物学特性、病原分子致病机理和防控措施等研究现状进行综述, 旨在了解我国巴西橡胶树炭疽病发展趋势、明确橡胶树田间病原菌种类及优势种, 掌握炭疽菌生物学特性和分子机理研究现状, 为巴西橡胶树炭疽病的进一步研究提供参考。

关键词: 橡胶树; 炭疽病; 胶孢炭疽菌复合群; 尖孢炭疽菌复合群; 分子机制

中图分类号: S 794.1 文献标志码: A

引用格式: 林春花, 张宇, 刘文波, 等. 我国巴西橡胶树炭疽病的研究进展 [J]. 热带生物学报, 2021, 12(3): 393-402. DOI: [10.15886/j.cnki.rdsxb.2021.03.018](https://doi.org/10.15886/j.cnki.rdsxb.2021.03.018)

炭疽菌属(*Colletotrichum* Corda), 又称为刺盘孢属, 是子囊菌门粪壳菌纲肉座菌亚纲小丛壳科小丛壳属(*Glomerella*)的无性态。炭疽菌属真菌广泛分布于热带、亚热带和温带地区, 其寄主范围十分广泛, 包括蔬菜、牧草、果树、花卉等重要经济作物, 是一类重要的植物病原菌^[1]。炭疽菌危害各种农林作物, 能够引起寄主植物叶斑、枝枯、果实腐烂、死苗等炭疽病症状, 造成重大的经济损失。基于其经济意义和科学研究意义, 炭疽菌已经被列为世界八大重要病原真菌之一^[2]。天然橡胶是重要的工业原料和战略物资, 含有天然橡胶的植物有2000多种, 巴西橡胶树(*Hevea brasiliensis* Muell. Arg., 简称橡胶树)是大面积商业化种植生产天然橡胶的植物, 其产量占目前世界天然橡胶总产量的99%以上^[3]。全世界有40多个国家和地区种植巴西橡胶树^[3]。截至2018年, 亚洲橡胶产量占91.13%、非洲占6.49%、美洲占2.38%^[4]。其中亚洲以印度尼西亚植胶面积居第一, 泰国第二, 马来西亚和中国面积相近, 并列第三, 越南和印度位居第五和第六, 这6国植胶面积约占世界种植总面积的72%^[3]。我国橡胶树种植过程中受到各种病虫害危害, 橡胶树炭疽病是其中危害最普遍且严重的叶部“两病”之一^[5]。该病害在国内外流行范围逐年扩大, 发病趋势越来越严重, 造成橡胶产量损失不断增加, 一直以来都受到科技工作者的重视。近年来, 我国橡胶树炭疽菌取得了较好的研究进展, 尤其是在病原种类鉴定及田间优势种的确定、病原菌致病机制研究等方面。笔者对近年来橡胶树炭疽病发展趋势、症状类型、病原种类、病原菌生物学特性、分子机制和防治措施等研究现状进行概述, 旨在为深入研究橡胶树炭疽病提供参考。

1 发生与危害

1905年, PETCH首次报道橡胶树炭疽病在斯里兰卡发生危害^[6]。随后在马来西亚、印度、泰国和中国橡胶树种植地都有报道, 为橡胶树种植区的常见病害^[7-8]。在我国, 最初记载橡胶树炭疽病害只在苗圃和新植幼树上有少量发现^[9], 属次要病害。1962年在海南大丰农场橡胶树炭疽病害引起个别品系开割树

收稿日期: 2021-02-08

修回日期: 2021-05-08

基金项目: 海南省基础与应用基础研究计划(自然科学领域)高层次人才项目(2019RC035; 320RC477); 现代农业产业技术体系建设专项资金资助(CARS-33-BC1); 国家自然科学基金(31760499)

第一作者: 林春花(1980-), 女, 教授。研究方向: 植物病理学。E-mail: lin3286320@hainanu.edu.cn

通信作者: 缪卫国(1969-), 男, 教授, 博士生导师。研究方向: 植物病理学。E-mail: miao@hainanu.edu.cn

落叶、不能割胶,此为我国首次记录;1992年在海南畅好农场发生橡胶树炭疽病的大面积流行,发病面积占开割林地面积75%,造成4~5级落叶的有20多万株,导致割胶推迟,该农场当年损失干胶250 t^[10]。由于大量更新和推广高产品系,该病发生日趋严重,1996年仅海南垦区炭疽病发生面积达73万hm²,损失干胶15 000 t^[11]。2004年,在云南西双版纳、红河、普洱、临沧、文山等橡胶种植区不同程度发生橡胶树老叶炭疽病和开割树冬春新抽枝叶炭疽病,造成大量落叶和个别林段干胶减产,橡胶炭疽病已经从次要病害上升为重要病害^[12]。

2012—2013年,李涛等在云南河口对橡胶树炭疽病观察发现,橡胶树炭疽病一般在橡胶树嫩叶期、高湿度的情况下发生危害,每年有2~3个发病高峰期,病情有逐年加重现象^[13]。近年来,橡胶树炭疽病和橡胶树白粉病并称为我国橡胶树叶部重要“两病”^[14],是我国农业农村部指定的橡胶树“两病”春防工作的防治对象之一^[15]。橡胶树炭疽病从早期危害苗圃,到频频危害不同地区开割胶林,近年来被列为橡胶树重要春防对象之一。橡胶树炭疽病的发生有越来越严重的趋势,已成为我国橡胶树重要叶部病害之一。

2 危害症状

橡胶树炭疽病可危害苗圃小苗、大田幼树直至成龄开割胶树,侵染嫩叶、叶柄、嫩梢和胶果等部位,引起嫩叶脱落、嫩梢回枯、果实腐烂,甚至形成僵果挂在树上。严重时会引起胶树的重复落叶和嫩梢回枯,推迟开割时间。

通常,橡胶树炭疽病危害不同部位呈现的症状各异。炭疽病主要危害部位是叶部,嫩叶和老叶均可危害。古铜色嫩叶染病后,初期叶尖叶缘呈不规则暗绿色水渍状病斑,随后变黑坏死、扭曲,最终导致叶片脱落枝条干枯^[10, 12, 16](图1-A)。淡绿色嫩叶染病后,叶尖、叶缘呈现圆形或不规则形(图1-B),暗绿色似开水烫过一样的水渍状病斑,病斑较大,有时在病斑边缘可见黑色坏死钱^[17]。在高湿条件下,常在病部长出的粉红色粘稠孢子堆^[10, 12, 17]。淡绿色后期或老化叶染病后,可呈现多种不同类型症状:1)圆形和半圆形型(图1-C),初期呈现水渍状小斑,随后病斑扩大,病斑多在叶尖叶缘处呈半圆形,或在叶片上呈圆形^[12, 17~18]。2)不规则型(图1-D),病斑

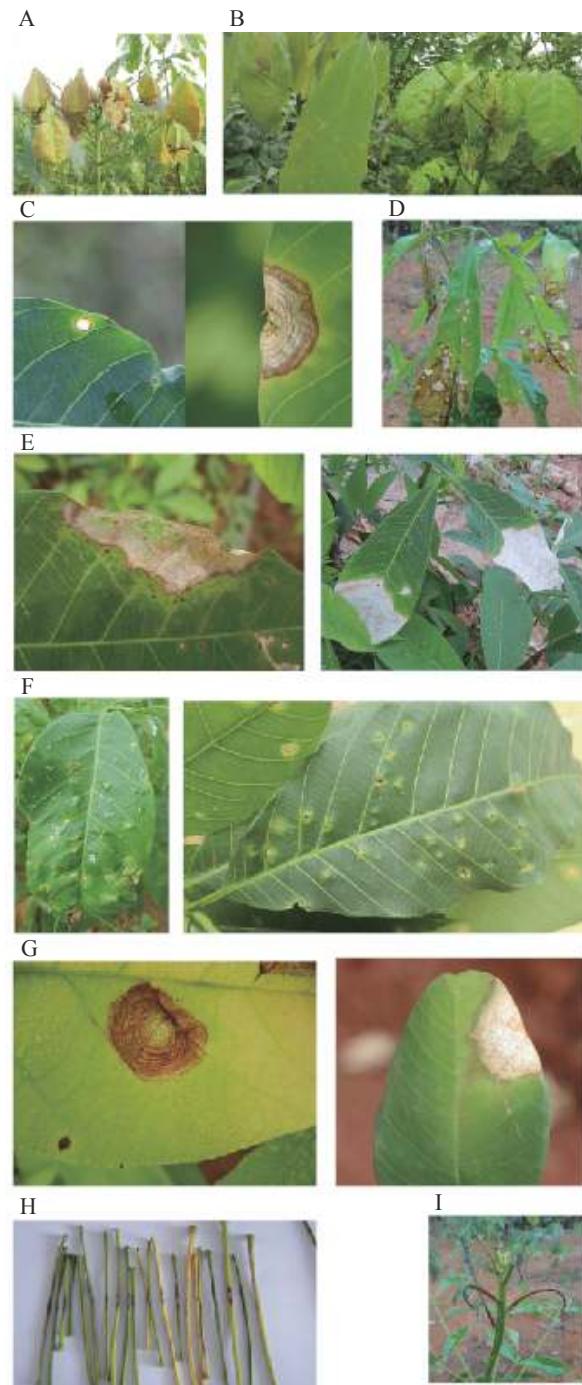


图1 橡胶树炭疽病症状

A: 古铜期叶缘坏死扭曲;B: 淡绿期叶片上的圆形或不规则型坏死斑;C: 老叶圆形或半圆形病斑;D: 老叶不规则型病斑;E: 叶缘枯型;F: 凸起圆锥型;G: 同心轮纹小黑点和散生小黑点;H: 叶柄黑色下陷斑;I: 嫩稍回枯。

Fig. 1 The symptoms of rubber tree anthracnose

A. Leaflet margin is necrotic and twisted at the bronze leaf stage; B. Round or irregular necrotic lesion on the leaflets at the light green leaf stage; C. Round or semicircular lesion on the mature leaflet; D. Irregular lesion on the mature leaflet; E. The dead spots on the leaf margin; F. Cone-shaped protrusions; G. Concentric ring dark spots and scattered dark spots; H. Dark depression lesion on the petiole; I. Dying back of tender twigs.

初期呈现灰褐色或红褐色近圆形, 病健交界明显, 后期病斑相连成片, 形状不规则, 有的有穿孔^[10]。3)叶缘枯型(图1-E), 受害初期叶尖或叶缘退绿变黄, 随后病叶叶缘由外向内表现出先黄后枯, 病斑呈现灰白色, 病健交界呈锯齿状^[10, 12, 18]。4)凸起圆锥型(图1-F), 病斑凸起成小圆锥体, 病斑边缘皱缩, 严重时可看到整张叶片布满向上凸起的小点, 有穿孔^[10, 18]。炭疽病在老叶上容易产生小黑点(分生孢子器), 小黑点有呈轮纹排列分布, 也有分散分布(图1-G)。嫩稍、叶柄、叶脉染病后, 出现黑色下陷小点或者黑色条斑(图1-H)。嫩稍染病后除了叶片掉落, 还容易发生顶芽回枯(图1-I)。绿果染病后, 病斑暗绿色, 水渍状腐烂。在高湿条件下, 发病部位长出粘稠状的粉红色孢子堆^[17]。

3 病原菌种类和田间优势种

炭疽菌属种类繁多, 遗传多态性丰富。由于该属真菌分类鉴定依据在不断变化, 对橡胶树炭疽病病原菌的种类鉴定及名称也随之发生变更(表1)。

表1 我国橡胶树炭疽病病原种类鉴定情况

Tab. 1 Identification of pathogen of rubber tree anthracnose in China

时间Time	鉴定依据 Basis for identification	复合群 Complex	种类 Species	参考文献 Reference
2008年以前	寄主范围及寄主上病原菌繁殖体(分生孢子和产孢细胞等)的显微形态特征		<i>C.heveae</i> <i>G.gloeosporium</i> <i>G.heveae</i> <i>G.alborubrum</i>	[19-20]
2008—2012年	病原菌纯培养的形态特征 ITS单基因序列结合病原菌纯培养形态特征		<i>C.gloeosporioides</i>	[21-23]
			<i>C.gloeosporioides</i> <i>C.acutatum</i> <i>C.siamense*</i> <i>C.fructicola</i> <i>C.ledongense</i> <i>C.bananense</i>	[24-27]
2012年至今	多基因序列分析法, 运用ITS, ACT, TUB2, CHS-1, HIS3, GAPDH, GS和ApMAT等基因进行聚类分析。	<i>C.acutatum</i> species complex <i>C.boninense</i> species complex	<i>C.australisinense</i> <i>C.laticiphilum</i> <i>C.wanningense</i> <i>C.karstii</i> <i>C.boninense</i>	[28-34] [35] [36]

注: *所示为目前我国橡胶树炭疽菌田间优势种。

Note: The asterisk indicates that *C. siamense* is the dominant species of the pathogen of *Colletotrichum* leaf fall disease of the rubber tree in the field in China.

早期炭疽菌依据寄主范围或寄主上病原菌繁殖体显微形态特征进行分类和命名。1905年斯里兰卡PATCH首次报道橡胶树炭疽病时, 根据寄主范围和寄主上的分生孢子和产孢细胞, 将病原菌鉴定为*C. heveae* Patch, *Gloeosporium heveae* Patch 和 *G. alborubrum* Patch^[19]。戴芳澜先生在《中国真菌总汇》中将福建橡胶树炭疽菌记载为*C. heveae* Patch, 将云南橡胶树的炭疽菌记载为*G. alborubrum*^[20]。根据寄主范围进行鉴定, 易导致许多物种同物异名。随后以炭疽菌纯培养的形态特征(分生孢子、产孢细胞、附着胞等)和寄主范围, 将橡胶炭疽病病原菌无性世代鉴定为*C. gloeosporioides* f. *heveae* Penz., 有性世代鉴定为*Glomerella cingulata*^[21-23]。因此, 2008年以前我国橡胶树炭疽病病原菌主要鉴定为*C. heveae* 或 *C. gloeosporioides*。主要依据病原菌形态特征进行鉴定, 容易导致许多相近种难以区分。

随着分子生物学的发展, 核糖体DNA基因转录隔离区(internal transcribed spacer, ITS)在真菌种类鉴定中得到广泛应用, 学者逐步采用形态鉴定法结合分子鉴定方法对橡胶树炭疽菌进行鉴定。橡胶炭疽菌的鉴定逐渐采用形态特征结合ITS单基因序列分析进行。2008年张春霞等^[24]通过观察分生孢子形态, 鉴定出引起云南西双版纳橡胶树的炭疽菌除了胶孢炭疽菌, 还有尖孢炭疽菌(*C. acutatum*)。随后李继锋

(2010)、刘先宝(2011)等^[25–26]分别采用 rDNA-ITS 序列相继验证了在海南、广东、广西都可从橡胶树上分离到尖孢炭疽菌。2014 年,笔者基于 ITS 序列设计的特异性引物,对我国橡胶树炭疽菌进行分子鉴定和分布分析,结果显示,来自海南、云南和广东广西的 138 株炭疽菌中,72.46% 鉴定为胶孢炭疽菌^[27]。因此,2008—2012 年间,我国橡胶树炭疽菌鉴定有 *C.gloeosporioides* 和 *C.acutatum* 2 种,其中田间优势种为 *C.gloeosporioides*^[24–27]。

由于 ITS 序列分析在炭疽菌分类研究中仍存在一定局限性,对于多数近缘相似种,仍不能准确反映和有效识别其亲缘关系。多基因系统分类方法在炭疽菌等真菌种类鉴定中得到广泛应用和认可。当前,炭疽菌鉴定主要利用多基因序列拼接分析法结合形态观察对其进行种类鉴定。学者们纷纷利用该方法对各种作物炭疽病病原菌种类进行鉴定。本课题组率先对来自海南的橡胶树炭疽菌进行多基因序列拼接分析,显示田间有胶孢炭疽菌复合群(*C.gloeosporioides* species complex)和尖孢炭疽菌复合群(*C.acutatum* species complex),其中胶孢炭疽菌复合群下主要有 *C.siamense* 和 *C.fructicola* 2 个种,以 *C.siamense* 为田间优势种^[28–29]。CAO X 鉴定出尖孢炭疽菌复合群有 *C.wanningense*^[30–31]。LIU X B 分析了来自我国的 62 株炭疽菌,显示胶孢炭疽菌复合群下有 *C.siamense*(28 株)、*C.fructicola*(10 株)和 *C.ledongense*(2 株),尖孢炭疽菌复合群主要有 *C.bannanense*(3 株)和 *C.australisinense*(19 株)^[32]。此外,还有学者鉴定出尖孢炭疽菌复合群下有 *C.laticiphilum*^[33] 和另一新种存在^[34]。除此两大复合群外,橡胶树炭疽菌还有博宁炭疽菌复合群的 *C.karstii*^[35] 和 *C.boninense*^[36] 危害。以上研究结果表明,我国橡胶树炭疽菌主要有胶孢炭疽菌复合群、尖孢炭疽菌复合群和博宁炭疽复合群(*C.boniense* species complex),复合群下有多个种组成,胶孢炭疽菌复合群下有 *C.siamense*、*C.fructicola*、*C.ledongense*,尖孢炭疽菌复合群下有 *C.bannanense*、*C.australisinense*、*C.laticiphilum* 和 *C.wanningense*,博宁炭疽复合群下有 *C.karstii*、*C.boninense*。其中,我国橡胶树种植区以胶孢炭疽菌复合群的 *C.siamense* 为田间优势种。

4 橡胶树炭疽菌生物学特性

对橡胶树炭疽菌生物学特性的研究,包括病原菌菌落形态和生长速率、分生孢子形态大小、病原菌培养最佳条件、致病能力及对杀菌剂的敏感性等方面^[11,23–24,37–40]。普遍认为橡胶树炭疽菌存在丰富的生物学特性多样,主要表现在菌落生长速率、分生孢子形态、营养利用、对药剂的敏感性以及致病性等方面。菌落生长速率和营养利用方面的研究结果表明,在适生范围内 *C.gloeosporioides* 的菌落直径普遍大于 *C.acutatum*,*C.gloeosporioides* 在全光照条件下菌落直径最大,*C.acutatum* 在光照交替的环境性菌落直径略大些,*C.gloeosporioides* 在麦芽糖上生长最好,*C.acutatum* 在甘露醇和乳糖上生长较好^[11,24,38–39]。药剂敏感性方面,*C.gloeosporioides* 和 *C.acutatum* 对甲基托布津的敏感性具有差异显著,*C.acutatum* 对苯并咪唑类农药有较强的抗药性^[10]。笔者监测发现橡胶树炭疽菌对咪鲜胺具有较高的敏感性,不同地域来源的菌株药剂敏感性有一定差异,例如来自海南的 *C.acutatum* 对咪鲜胺敏感性显著高于来自云南的菌株^[41];致病性方面,尖孢炭疽菌和 *C.gloeosporioides* 也具有致病力差异,在同类群炭疽菌中,不同菌株间也存在差异^[10]。

笔者还比较分析了橡胶树 *C.gloeosporioides* 和 *C.acutatum* 在侵染结构发育分化过程差异。结果表明,橡胶树两类群炭疽菌不同菌株间分生孢子萌发时间、孢子萌发率、附着胞形成时间和形成率有一定差异,但种间无明显差异;研究还发现炭疽菌菌丝可诱发形成大量附着枝。分生孢子极易产生,可在菌丝顶端成簇或菌丝侧面排列产生,也可由分生孢子形成的芽管产生,或在芽管分化附着胞过程分枝形成分生孢子;附着胞多着生于芽管顶端,少数附着胞顶端可继续萌发类似短芽管结构,再次分化形成可黑色化的次级附着胞。以上结果表明,橡胶树炭疽菌具有极强的适生性,这在一定程度解释了炭疽菌株田间分布广、危害面积大及炭疽病病情逐年严重的原因^[42]。

近期,江涛等^[34,43]测定了尖孢炭疽菌复合群下 4 个种(*C.bannanense*、*C.laticiphilum*、*C.australisinense* 和归为新类群的 YHLC510)的生物学特性,结果说明,不同种的菌株对不同碳源、氮源利用,在不同温

度、pH、水活度下的生长情况等存在显著差异;各菌株致病谱也存在明显差异, *C. bannanense* YNML52 菌株具有强寄主分化型, 其寄主范围较窄^[43]。施玉萍等^[44]认为 *C. laticiphilum* 最适合生长温度为 26 ℃, 最适合生长 pH 值为 6, 菌丝致死温度为 50 ℃、10 min, 分生孢子致死温度为 51 ℃、10 min, 能利用多种碳氮源, 吡鲜胺和丙环唑对其具有很强毒力。

鉴于炭疽菌分类鉴定的依据发生多次变化, 导致不同时期生物学特性测定结果不具有很好的可比性。早期认为的 *C. gloeosporioides* 和 *C. acutatum*, 现归入复合群下的不同种。因此, 前期测定的“同种”炭疽菌生物学特性结果可能是多个种的结果。因而早期认为炭疽菌存在生物学多样性, 可部分归因于病原菌种类分类不一致。此外, 对橡胶树炭疽菌生物学测定研究中, 通常以 1 个菌株或者少数几个菌株代表一类群, 供试菌株数量有限, 在一定程度限制了结果的代表性。关于橡胶树炭疽菌的生物学特性, 仍需结合炭疽菌新的鉴定方法, 补充完善不同种间的生物学特性异同, 为防治策略制定奠定基础。

5 橡胶树病原菌致病分子机制研究现状

炭疽菌属属于半活体营养寄生菌, 在侵染寄主植物前期, 并不立即杀死植物, 营活体营养寄生; 在入侵后期, 随着侵染菌丝的蔓延, 杀死植物, 营死体营养寄生^[45]。关于炭疽菌的致病分子机制在 *C. gloeosporioides* 侵染锦葵科 Malvaceae 杂草^[46]、*C. dematium* 侵染豇豆^[47]、*C. higginsianum* 侵染拟南芥^[48]、*C. orbiculare* 侵染瓜类作物^[49–50]、*C. graminicola* 侵染玉米^[51]等互作体系得到了广泛的研究, 内容涉及炭疽菌分生孢子粘附在寄主表面所需的黏蛋白及糖蛋白、分生孢子在寄主表面定殖和萌发所需的调控蛋白、穿透寄主的关键结构附着胞形成所需的黑色素合成相关酶、侵入寄主继而产生侵入菌丝相关功能蛋白、抵御寄主防卫反应相关功能蛋白等^[45]。

我国橡胶树炭疽菌致病分子机理研究起步晚, 始于近十年, 研究内容主要集中于致病相关基因的鉴定和功能分析。初期, 中国热带农业科学院环境与植物保护研究所利用根瘤农杆菌介导 T-DNA 转化法 (*Agrobacterium tumefaciens*-mediated Transformation, ATMT), 主要采用构建突变体库的方法筛选致病力丧失或者减弱的相关突变体, 进而克隆和研究致病相关基因功能^[52–63]。近年来海南大学在与橡胶炭疽菌病菌生长发育和致病力相关的分泌蛋白、效应蛋白、G 蛋白信号调控因子和转录因子等方面也取得了较好的研究进展^[64–79]。

橡胶树炭疽菌已经鉴定到的致病相关基因, 主要影响菌株生长发育、孢子形成和萌发、附着胞形成和穿透寄主能力等方面。自噬相关蛋白 CgATG4 和 CgATG8 与菌丝生长、孢子萌发和致病力相关^[62]; 效应蛋白 CgSE1 和 CgSE2 与胶胞炭疽菌的菌丝生长、分生孢子产量、穿透寄主能力相关^[63]; 分泌蛋白 BAS2(a biotrophy-associated secreted protein)也在一定程度影响菌丝生长、分生孢子的产量和致病能力^[65]; 胶胞炭疽菌中一类二聚体蛋白(Dicer-like proteins)也参与调控病原菌菌丝生长、分生孢子形成和致病力^[66]; 富集半胱氨酸的分泌蛋白 CgCP1 不影响菌丝的生长, 但与分生孢子的产生有密切关系, 还会诱发寄主产生活性氧和造成过敏性坏死, 影响病原菌致病能力^[67]; G 蛋白信号调控因子 CgRGS1、CgRGS2 和 CgRGS7 参与调控胶胞炭疽菌分生孢子产量及萌发^[68–69], 多个 P 型 ATP 酶通过影响胶胞炭疽菌穿透寄主表皮能力来影响致病能力^[52, 60–60]。Cg4LysM 参与胶胞炭疽菌的物质能量代谢及生长发育过程, 与致病性相关^[70]。转录因子 CgAP1 影响菌体对渗透胁迫反应、细胞壁紧密度和致病能力^[71]; 笔者所在团队证实了胶胞炭疽菌脂滴包被蛋白 CgCap20 通过调控附着胞细胞壁孔径大小, 影响附着胞膨压进而影响致病力^[60–61]; 证实了脂滴包被蛋白 CgCap20 受到 PKAC1 的调控, 与疏水蛋白互作^[72–73]; 分析了解到炭疽菌 HOG MAPK 信号途径下游转录因子 CsATF1 不仅影响渗透胁迫反应能力、吡咯类药剂的敏感性, 还参与致病功能^[76–79]。

近期, 刘先宝等^[80]利用比较基因组学的方法, 比较分析了能引起橡胶树炭疽病两种不同症状类型的 *C. siamense*(菌株 HBCG01)和 *C. australisnense*(菌株 GX1655), 揭示了 *C. siamense* 比 *C. australisnense* 具有更丰富的分泌性碳水化合物活性酶(CAZymes), 细胞色素氧化酶(CYP450)和次生代谢产物

(secondary metabolites), 而 *C. australisinense* 中具有植物毒性的 NLP 蛋白(Nep1-Like proteins)成员更多。橡胶树炭疽菌致病分子机理的研究,从突变体库的构建、突变体的筛选、功能基因的克隆和分析,正逐步向调控机制、信号网络分析及组学分析发展。

6 橡胶树炭疽病的防治技术

近年来,对橡胶树炭疽病防治技术的研究,主要集中在药剂的筛选、剂型的研发、抗病育种、防治器械、生物防治等方面。生产上,重点防治历年重病区和易感病品系林段橡胶树炭疽病,结合预测测报,采用农业防治和化学防治相结合的防治措施。

6.1 预测预报 橡胶树嫩叶期为炭疽病易感期,每年春季橡胶新抽大量嫩叶时期,炭疽病容易和白粉病共同侵染,造成大量新抽嫩叶的落叶,因此,在此期间应加强病害的预测预报,尤其是历年重病区和易感病品系的林段。一般从橡胶树抽叶 30% 开始进行林段病情调查,若发现炭疽病发生,根据气象预报在未来 10 d 内,有连续 3 d 以上的阴雨或大雾天气,则要在低温阴雨天气来临前喷药防治。喷药后从第五天开始,若预报还有上述天气出现,则应在第一次喷药后 7~10 d 内机械第二次喷药,指导病情控制为止^[14]。

6.2 农业防治 对历年重病林段和易感病品系林段,可在橡胶树越冬落叶后到抽芽初期,施用速效肥,促进橡胶树抽叶整齐,以减少侵入机会。在病害流行末期,对病树施用速效肥,促进病树迅速恢复生长^[16]。苗圃地要注意不要在低洼积水地和山谷地建立苗圃,合理施肥,加强管理,使得胶苗生长健壮,提高胶苗的抗病能力^[18]。

6.3 化学防治和防治器械 根据预测预报结构进行喷药防治,科学合理地轮换使用化学药剂。目前防治的药剂有 28% 复方多菌灵胶悬剂,用量为 $630 \text{ mL} \cdot \text{hm}^{-2}$,兑水 75 kg(每亩 42 mL,兑水 5 kg);20% 灭菌灵胶乳剂,用量为 $450 \text{ mL} \cdot \text{hm}^{-2}$,兑水 75 kg(每亩 30 mL,兑水 5 kg);80% 的代森锰锌兑水 1 000 倍液喷雾;10% 百菌清热雾剂、20% 氟硅唑·咪鲜胺热雾剂、15% 咪鲜胺·腈菌唑热雾剂、16% 咪鲜·酮热雾剂、30% 噻·咪·酮热雾剂等^[18, 81~82]。于上午 7:00 前或下午 7:00 后,静风时施药防治,每隔 7~10 d 喷 1 次,喷 2~3 次^[18]。

由于橡胶树树体高,可湿性粉剂和水剂等难以送达树冠层,目前使用药剂的剂型为粉剂或烟雾剂,防病机械包括喷粉机和烟雾机。中国热带农业科学院近年来开展了橡胶树无人机植保飞防技术,利用无人机喷施硫磺粉防治具有施药效率高、喷药均匀、易控制和专业化等优点^[83]。该实验团队称,利用 FBH300 无人直升机每小时可以完成 16.67 hm^2 (250 亩)以上的作业面积,每公顷仅需要“保叶清”超低容量微乳剂加“热飞”植物油飞防专用助剂 60 L(每亩 4 L),药剂利用效率高,施用安全、高效^[83]。

6.4 抗病育种 品系的感病性是橡胶树炭疽病发生的基础,在病害流行频率高的地区选种抗病高产品系,是预防橡胶树炭疽病最经济有效的方法。各植胶地均重视品系抗病性评价工作。我国主要采用室内离体接种鉴定法和大田调查法。华南热带作物学院肖倩莼通过苗圃鉴定和大田调查,从 34 个已推广的橡胶品系中鉴定出对炭疽病具有较好抗性的品系有:“热研 44-9”、“热研 11-9”、“热研 88-13”、“热研 7-31-89”、“保亭 933”、“南强 1-97”^[84]。蔡志英等^[85]对我国 46 份我国大规模和中规模推广品系进行田间 2 年评价,显示表现抗性的品系有 8 份,为“IAN873”、“幼 1”、“热研 8-79”、“热研 88-13”、“文昌 217”、“云研 77-2”、“云研 77-4”、“云研 277-5”。

6.5 生物防治 目前,针对橡胶树炭疽病的生物防治还在室内实验或盆栽苗实验探索过程中。贺春萍等^[86~87]开展生防菌枯草芽孢杆菌 Czk1 与化学杀菌剂“根康”协同防治橡胶炭疽病,显示 Czk1 与根康的协同作用在防治上效果均比施用单剂高;刘文波等^[88]开展了解淀粉芽孢杆菌对橡胶炭疽菌的抑菌作用,等等。

7 展望

橡胶树炭疽病危害有逐年加重趋势,目前是我国橡胶树叶部重要“两病”之一。现有研究结果表明,

橡胶炭疽病田间危害症状、病原种类、病原菌生物学特性均呈多样性。由于炭疽菌分类依据的变更,不同时期病原菌种鉴定结果不同,相应的研究结果是否具有很好的可比性值得商榷,如早期病原菌生物学特性的研究主要是对 *C. gloeosporioides* 和 *C. acutatum* 进行分析,随着多基因序列分析法在炭疽菌种类中的应用,已知我国橡胶炭疽病病原菌归属 3 个复合群下的多个种,早期报道 *C. gloeosporioides* 和 *C. acutatum* 的生物学特性实为复合群的生物学特性。病原菌的准确鉴定及其对生物学特性等的了解可为田间防控提供指导。橡胶树炭疽病危害部位和危害症状多样,是否由不同的病原种引起?不同的橡胶树栽培区,是否有不同的优势种?不同炭疽菌种侵染橡胶树的致病力和致病机制是否有差异?病原菌不同种间流行规律和对药剂的敏感性是否有差异?不同寄主对不同种炭疽菌的抗病性如何?等等,都值得进一步分析。

炭疽菌种类繁多、遗传多态性丰富。炭疽菌危害寄主多、地理分布广,是重要病原真菌之一。近年对炭疽菌生长发育、致病和抗药机制研究取得了较好的进展,今后有关分子机制研究仍是重点。关于橡胶炭疽菌的致病分子机制研究已从单个基因的功能研究逐步发展为信号网络、调控机制分析及组学分析。分析橡胶炭疽菌致病机理,有望为橡胶树炭疽病的绿色防控提供参考,也有助于促进人们更好理解植物病原菌炭疽菌的生长发育、致病、适生性等方面的分子机制。

目前,橡胶炭疽菌的防控技术仍以传统的农业防治和化学防治为主。随着技术的不断创新,安全高效的防治技术需求,将快速推进无人机防治术、生物防治和选种抗病品系的发展。

参考文献:

- [1] CANNON P F, SIMMONS C M. Diversity and host preference of leaf endophytic fungi in the Iwokrama forest reserve, Guyana [J]. *Mycologia*, 2002, 94(2): 210 – 220.
- [2] DEAN R, KAN J A L V, PRETORIUS Z A, et al. The top 10 fungal pathogens in molecular plant pathology [J]. *Molecular Plant Pathology*, 2012, 13(7): 414 – 430.
- [3] 曾霞, 郑服丛, 黄茂芳, 等. 世界天然橡胶技术现状与展望 [J]. 中国热带农业, 2014, 56(1): 31 – 36.
- [4] 白蕤, 李宁, 张京红, 等. 未来气候变化背景下橡胶树南美叶疫病入侵中国的风险预测 [J]. 生态学杂志, 2020, 39(10): 3500 – 3508.
- [5] 汪金蓉, 徐国宾, 刘梅芳, 等. “保叶清”烟雾剂防治橡胶树“两病”田间实验初报 [J]. 南方农业, 2015, 9(25): 5 – 7.
- [6] PETCH T. Description of new Ceylon fungi [M]. Peradeniya: Annual Report of Botanical Gardens, 1906.
- [7] 华南热带作物研究院情报室. 橡胶炭疽病国外文献综述 [J]. 热带作物译丛, 1976(4): 2 – 5.
- [8] 冯淑芬. 橡胶炭疽病的发生及生物学特性研究初报 [J]. 热带农业科学, 1986, 3: 34 – 41.
- [9] 华南热带经济作物研究院植保系. 我国橡胶和几种热带经济作物主要病害的现状与问题 [J]. 广东化工报导, 1976(1): 39 – 46.
- [10] 蔡志英, 黄贵修. 巴西橡胶树炭疽病研究进展 [J]. *西南林业大学学报*, 2011, 31(1): 89 – 93.
- [11] 冯淑芬, 刘秀娟, 郑服丛, 等. 橡胶树炭疽菌生物学和侵染特征研究 [J]. 热带作物学报, 1998, 19(2): 7 – 14.
- [12] 李加智, 张春霞, 何明霞. 云南橡胶树叶炭疽病病状及发生近况 [J]. *热带农业科技*, 2008, 31(3): 13 – 16.
- [13] 李涛, 王树明, 张勇, 等. 橡胶树炭疽病、六点始叶螨发生规律及其相关性研究 [J]. 广东农业科学, 2016, 43(4): 104 – 110.
- [14] 曾卫宝. 特重病年情况下如何做好橡胶“两病”防治 [J]. *中国热带农业*, 2013(4): 38 – 40.
- [15] 曹学仁, 车海彦, 罗大全. 海南橡胶树暹罗刺盘孢菌群体遗传结构分析 [J]. 植物保护, 2018, 44(4): 70 – 73.
- [16] 玉拐. 云南版纳地区橡胶林病虫害防治技术探讨 [J]. 林业科学, 2018, 38(22): 210.
- [17] 李增平, 郑服丛. 热带作物病理学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2015: 28 – 30.
- [18] 李兵, 韩开伦, 张云, 等. 景洪农场橡胶树炭疽病的发生及防治措施 [J]. *农业科技通讯*, 2012(3): 200 – 201.
- [19] 张开明. 橡胶树毛盘孢炭疽病 [J]. 热带作物译丛, 1963(3): 27.
- [20] 戴芳澜. 中国真菌总汇 [M]. 北京: 科学出版社, 1979.
- [21] 陈荃英. 云南橡胶树炭疽病病源菌的初步鉴定 [J]. 云南热作科技, 1977(3): 26 – 29.
- [22] 刘秀娟, 杨业铜, 冷怀琼. 我国植胶垦区橡胶树炭疽病菌的种型鉴定 [J]. 热带作物学报, 1987, 8(1): 93 – 101.
- [23] 崔昌华. 橡胶老叶炭疽病病原菌的生物学、对药物的敏感性及 ITS 序列分析 [D]. 儋州: 华南热带农业大学, 2006.
- [24] 张春霞, 李加智, 何明霞, 等. 两种橡胶炭疽病菌生物学特性的比较 [J]. *西南农业学报*, 2008, 21(3): 667 – 670.
- [25] 李继锋, 刘先宝, 蔡吉苗, 等. 橡胶树炭疽病菌的鉴定及 rDNA-ITS 序列分析 [J]. 中国农学通报, 2010, 26(12):

- 221–226.
- [26] 刘先宝, 林春花, 蔡吉苗, 等. 橡胶树尖孢炭疽菌分子检测及遗传多态性分析[J]. *热带作物学报*, 2011, 32(2): 273–277.
- [27] 林春花, 孙董董, 韩丹, 等. 中国橡胶树苗圃 2 种炭疽病菌分子鉴定及分布分析[J]. *热带作物学报*, 2014, 35(9): 1802–1808.
- [28] 林春花, 董瑛, 刘文波, 等. 多基因序列比较分析海南橡胶树炭疽病菌遗传种群[J]. *热带作物学报*, 2016, 37(5): 943–951.
- [29] 林春花, 杨欢, 赵晓宇, 等. 海南橡胶树炭疽菌 *Colletotrichum siamense* 和 *C. fructicola* 的鉴定及系统发育分析[J]. *热带作物学报*, 2018, 39(01): 129–136.
- [30] CAO X R, XU X M, CHE H Y, et al. Distribution and fungicide sensitivity of *Colletotrichum* species complexes from rubber trees in Hainan, China [J]. *Plant Disease*, 2017, 101(1): 1774–1780.
- [31] CAO X R, XU X M, CHE H Y, et al. Three *Colletotrichum* species, including a new species, are associated to leaf anthracnose of rubber tree in Hainan, China [J]. *Plant Disease*, 2018, 103(1): 117–124.
- [32] LIU X B, LI B X, CAI J M, et al. *Colletotrichum* species causing anthracnose of rubber trees in China [J]. *Scientific Reports*, 2018, 8: 10435.
- [33] SHI Y P, LIU Y X, LI L, et al. First report of *Colletotrichum laticiphilum* causing anthracnose of rubber trees in China [J]. *Plant Disease*, 2019, 103(3): 579.
- [34] 江涛, 刘先宝, 李博勋, 等. 橡胶树尖孢炭疽复合种新菌株的报道及生物学特性分析[J]. *植物病理学报*, 2020, 50(5): 531–542.
- [35] CAI Z Y, LIU Y X, SHI Y P, et al. First report of leaf anthracnose caused by *Colletotrichum karstii* of rubber trees in China [J]. *Plant Disease*, 2016, 100(12): 2528.
- [36] 蒋桂芝, 石兆武, 刘一贤, 等. 橡胶树上的一种新炭疽菌[J]. *热带农业科技*, 2016, 39(4): 5–8.
- [37] 陈荃英. 橡胶炭疽菌生物学特性观察[J]. *云南热作科技*, 1982(3): 25–27.
- [38] 李琳, 崔昌华, 郑肖兰, 等. 海南岛橡胶炭疽菌基础生物学特性研究[J]. *热带农业科学*, 2007(2): 6–9.
- [39] 蔡志英, 李加智, 王进强, 等. 橡胶胶孢炭疽菌和尖孢炭疽菌对杀菌剂的敏感性测定[J]. *云南农业大学学报*, 2008(6): 787–790.
- [40] 王兰英, 张宇, 郑肖兰, 等. 8 种杀菌剂对橡胶炭疽菌的抑制活性[J]. *农药*, 2010, 49(3): 209–210.
- [41] 林春花, 徐轩, 戈玉琪, 等. 中国 2 种橡胶树炭疽病菌对咪鲜胺敏感性比较[J]. *热带作物学报*, 2017, 38(1): 111–115.
- [42] 林春花, 牟保辉, 刘文波, 等. 疏水表面诱导橡胶树炭疽菌侵染结构的发育分化过程[J]. *植物保护学报*, 2018, 45(3): 470–477.
- [43] 江涛, 刘先宝, 李博勋, 等. 国内橡胶树尖孢炭疽复合种间分子系统发育及生物学特性分析[J]. *热带作物学报*, *热带作物学报*, 2020, 41(9): 1856–1864.
- [44] 施玉萍, 刘一贤, 李岚岚, 等. 橡胶树炭疽病病原菌 *Colletotrichum laticiphilum* 生物学特性研究及防治药剂筛选[J]. *热带农业科技*, 2019, 42(3): 6–11+14.
- [45] 刘丽萍, 高洁, 李玉. 植物炭疽菌属 *Colletotrichum* 真菌研究进展[J]. *菌物研究*, 2020, 18(4): 266–281.
- [46] MORIN L, DERBY J A, KOKKO E G. Infection process of *Colletotrichum gloeosporioides* f.sp. *malvae* on Malvaceae weeds [J]. *Mycological Research*, 1996, 100(2): 165–172.
- [47] SMITH J E, KORSTEN L, AVELING T A S. Infection process of *Colletotrichum dematium* on cowpea stems [J]. *Mycological Research*, 1999, 103(2): 230–234.
- [48] YAN Y Q, YUAN Q F, TANG J T, et al. *Colletotrichum higginsianum* as a model for understanding host-pathogen interactions: a review [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, 19: 2142.
- [49] LIN S, OKUDA S, IKEDA K, et al. LAC2 encoding a secreted laccase is involved in appressorial melanization and conidial pigmentation in *Colletotrichum orbiculare* [J]. *Molecular Plant-microbe Interactions*, 2012, 25: 1552–1561.
- [50] HARATA K, OKUNO T. Threonine synthase CoTHR4 is involved in infection-related morphogenesis during the pre-penetration stage in *Colletotrichum orbiculare* [J]. *Microbial Pathogenesis*, 2019, 137: 103746.
- [51] THON M R, NUCKLES E M, TAKACH J E, et al. CPR1: A gene encoding a putative signal peptidase that functions in pathogenicity of *Colletotrichum graminicola* to maize [J]. *Molecular Plant-microbe Interactions*, 2002, 15: 120–128.
- [52] 蔡志英. 橡胶树胶孢炭疽菌突变体库的构建及其 *CgATPase* 基因功能分析[D]. 海口: 海南大学, 2013.
- [53] 林春花, 刘先宝, 蔡吉苗, 等. 橡胶树尖孢炭疽菌绿色荧光蛋白(GFP)标记转化株的获得[J]. *热带作物学报*, 2009, 30(10): 1495–1500.
- [54] 魏小慧, 林春花, 郑肖兰, 等. 利用启动子捕获技术构建橡胶炭疽病菌突变体库[J]. *热带作物学报*, 2009, 30(6): 804–810.
- [55] 李继峰. 橡胶树炭疽病菌 T-DNA 插入突变体库的构建及其分子研究[D]. 海口: 海南大学, 2010.

1625 – 1633.

- [88] 刘文波, 秦春秀, 熊燕红, 等. 解淀粉芽孢杆菌 HAB-7 对 18 株植物病原真菌的抑制作用 [J]. 热带农业科学, 2017, 37(2): 52 – 57.

Research Advances on *Colletotrichum* Leaf Fall Disease of Rubber Trees in China

LIN Chunhua, ZHANG Yu, LIU Wenbo, LI Xiao, MIAO Weiguo

(College of Plant Protection, Hainan University/ Ministry of Education Key Laboratory of Green Prevention and Control of Tropical Plant Diseases and Pests, Haikou, Hainan 570228, China)

Abstract: *Colletotrichum* leaf fall disease is one of the most important leaf diseases of *Hevea brasiliensis*, affecting rubber production seriously. In order to understand the development trend of *Colletotrichum* leaf fall disease of rubber trees, make clear the species and dominant populations of the pathogens in the field, and master the current research of the biological characteristics and molecular mechanism of *Colletotrichum* species, a review was made of the trend of disease development, symptom, species of pathogen, biological characteristics and molecular mechanism of the pathogen, and control strategy of *Colletotrichum* leaf fall disease of rubber trees in China. This review might provide a reference for the further research of *Colletotrichum* leaf fall disease of rubber trees.

Keywords: rubber tree; *Colletotrichum* leaf fall disease; *Colletotrichum gloeosporioides* species complex; *Colletotrichum acutatum* species complex; molecular mechanism

(责任编辑:周而勋 责任编辑:钟云芳)