

致病镰刀菌的研究进展

谢安娜¹, 徐浩飞¹, 张志林^{2*}, 魏 婷¹, 余艳萍³, 刘欣然¹, 史红安²

(1. 湖北工程学院 生命科学技术学院, 湖北 孝感 432000;

2. 湖北工程学院 特色果蔬质量安全控制湖北省重点实验室, 湖北 孝感 432000;

3. 孝感市野生动物和森林植物保护站, 湖北 孝感 432000)

摘 要: 镰刀菌属具有致病范围广和治病能力强等特点, 是世界上公认的重要的真菌病害之一。本文重点对致病性镰刀菌的传播途径、致病性、致病机理以及防治措施进行综述, 为致病性镰刀菌的防治和利用提供参考。

关键词: 镰刀菌; 致病性; 传播途径; 致病机理; 防治措施

中图分类号: S476.7 **文献标志码:** A **文章编号:** 2095-4824(2020)06-0037-05

镰刀菌因其无性繁殖产生的大型分生孢子外形似镰刀而得名^[1], 属于寄生型真菌之一。镰刀菌通过侵染作物的维管束系统导致作物出现萎蔫、穗腐和腐烂等症状, 如危害较重可导致植株死亡, 从而造成作物大量减产, 严重影响农业生产。镰刀菌产生的毒素不仅作用于植物, 而且作用于动物和人体, 严重时威胁其生命健康。本文重点阐述了镰刀菌属中致病镰刀菌对植物的传播途径、致病方式、作用机理以及相关防治措施等方面的研究进展。

1 镰刀菌

镰刀菌 (*Fusarium* spp), 属于菌物界真菌门子囊菌亚门肉座菌科 (Hypocreaceae) 的赤霉属 (*Gibberella*)、丛赤壳属 (*Nectria*)、丽赤壳属 (*Calonectria*) 和小赤壳属 (*Micronectriella*) 的有性型真菌。1809 年, Link 首次以镰刀菌命名着生于子座上且有弯月形的真菌^[2], 以粉红镰刀菌为模式种建立了镰刀菌属^[3]。目前, 国际上陆续出现了多种分类系统, 各分类系统对镰刀菌的分类依据

和数目不一致, 使用较为广泛的为 Gerlaeh 系统和 Nelson 系统。俞大绂^[4]将镰刀菌分为 44 个种和 35 个变种, 为我国镰刀菌研究奠定了基础。镰刀菌属拥有多种致病菌, 可引起植物的萎蔫、穗腐和根腐等多种病症, 如小麦赤霉病、香蕉枯萎病和棉花枯萎病, 已成为世界上重要的致病真菌之一^[5]。

2 镰刀菌的传播途径

镰刀菌属土壤习居菌, 具有致病范围广和致病能力强等特点, 以菌丝体、孢子形式越冬, 主要分布于病残体、带菌种子和土壤中。其传播途径通常分为两种: 一是垂直传播, 由母系传播给下一代; 二是水平传播, 侵染伤口使寄主植株发病。尖孢镰刀菌传播方式为水平传播, 能从苜蓿根或根颈部进行侵染, 其途径为存活于土壤中的菌丝体通过种子渗透至根后再侵染至茎。病菌由植株外表皮细胞间隔较大的组织间侵入, 菌丝体和孢子进入导管及维管组织, 并扩张至植株各部位^[6]。由于作物的气孔等外部组织和部分植物伤口组织

收稿日期: 2020-07-16

基金项目: 湖北工程学院大学生创新创业训练计划项目 (DC2020013); 湖北工程学院教学改革研究项目 (2020B38, 2017038)

作者简介: 谢安娜 (1998-), 女, 湖北十堰人, 湖北工程学院生命科学技术学院学生。

张志林 (1977-), 男, 江西吉安人, 湖北工程学院特色果蔬质量安全控制湖北省重点实验室副教授, 博士, 本文通信作者。

暴露在外,亦可引起空气中的孢子及菌丝体的感染。目前研究者正对镰刀菌在不同作物上传播为害的途径进行系统的研究,了解镰刀菌的传染机制,为有效利用药剂和农业技术切断镰刀菌的传播途径和控制其为害提供新的思路。

3 镰刀菌的致病性

致病镰刀菌对农作物、花卉和水果等具有很强的破坏性,研究表明影响镰刀菌菌株的致病性的因素较多,同时也存在种间和种内的致病活性差异。致病性主要是破坏植物体结构,分泌次生代谢物使植株出现枯萎、穗腐和腐烂等现象,导致作物大面积死亡,严重影响作物的产量和品质,给农业生产带来巨大的经济损失。

3.1 萎蔫

萎蔫症状在植物生长各周期中均有出现,主要表现为烂秧、叶片枯黄和茎秆枯萎变褐等症状。尖孢镰刀菌通过阻碍植物中水分的流动,使寄主植物体内的果胶酶变活跃,造成植物导管堵塞,最终导致植物萎蔫^[7],该菌具有很强的专化性,能导致番茄、辣椒、香蕉、西瓜和马铃薯等枯萎病发生,分布广泛,在全国各个种植区均有不同程度的发生。康业斌等^[8]研究发现由尖孢镰刀菌甜瓜专化型引起的枯萎病可使甜瓜植株逐步萎蔫,瓜柄产生黄褐色条斑,后引起烂瓜,并导致植株凋枯死亡。对作物枯萎病病株的病原菌研究表明不同作物中的致病菌群组成存在差异,但镰刀菌为其中的优势种群。如张斌^[9]对侵染番茄的菌株进行分析鉴定结果表明,尖孢镰刀菌为优势种群,发生频率最高。同时,在感染引发三七根腐病的研究中发现,尖孢镰刀菌为优势种群,且镰刀菌属中多个种具有致病性^[10]。镰刀菌属的致病菌群组成和优势致病菌受温度、pH、碳源、培养基类型等外界环境因素影响显著^[11]。宋莉莎等^[12]研究表明,不同碳源种类对燕麦镰刀菌生物学发育影响显著,以麦芽糖的生长效果最佳。而曹兴等^[13]研究发现,BM、SDA、PDA 三种不同培养基对尖孢镰刀菌的生长影响显著,其中 PDA 为尖孢镰刀菌的适宜培养基。姚锦爱等^[14]研究表明,尖孢镰刀菌在不同 pH 中,菌落直径和产孢量均有较大差异,最适 pH 值为 7。

3.2 穗腐

穗腐是由病原菌感染农作物穗粒致使该部位腐烂,导致农作物大量减产,甚至死亡,多由镰刀

菌属致病菌引起。玉米穗粒腐病属世界范围内常见病害之一。史晓榕等^[15]研究发现,引起玉米穗粒腐病的病原菌种类繁多,但串珠镰刀菌为优势致病菌,占有分离的致病菌种的 50%~83%。裴春丽等^[16]研究发现串珠镰刀菌对玉米的侵染率达到 90% 左右,并能侵染十几个科的植物,如玉米、高粱、小麦、棉花、豆类等重要经济作物。同时研究发现我国小麦赤霉病染病均由多种病原菌侵染引起,其中禾谷镰刀菌为优势菌群^[17],因禾谷镰刀菌侵染小麦麦穗后,呈现粉红色或橘红色的霉状物,因而得名赤霉病^[18]。武爱波等^[19]对禾谷镰刀菌侵染小麦胚芽鞘部位进行病株观察,发现各菌株间致病力存在显著差异。

3.3 腐烂

镰刀菌能引起植物果实、块茎、鳞茎等腐烂。郭建伟等^[20]对草果进行研究发现镰刀菌为引起其果穗和果实等腐烂的病原菌。尖孢镰刀菌是一种危害极大的土传病害,能引起番茄颈腐根腐病,给番茄生产造成严重的经济损失。镰刀菌除对经济作物产生危害外,对其他植物同样存在危害。紫花苜蓿具有“牧草之王”的美称^[21],随着种植面积的不断扩大,苜蓿根腐病成为主要病害,其病原菌主要为真菌类,其优势种为镰刀菌属中尖孢镰刀菌、茄镰刀菌等^[22]。文增叶等^[11]研究发现,尖孢镰刀菌是引起三七苗期根腐病的主要病害之一,导致三七植株变软倒折,甚至死亡。

4 致病机理

由于植物具有完整的营养结构和保护机制,镰刀菌主要通过破坏植物细胞结构和分泌毒素两种途径致病。植物维管束系统对植物生长起到运输水分和营养物质等重要作用。康振生等^[23]研究发现,镰刀菌病菌入侵小麦颖片、外稃和内稃的内表面以及子房的顶部后,扩展到达穗轴,沿维管束和皮层组织延伸至小花,最终导致整个穗部枯死。尖孢镰刀菌从根系侵染寄主植物维管束系统后,向地上部分扩展,同时分泌 3 种细胞壁降解酶降解植物细胞壁,其降解产生的果胶阻塞宿主植物的导管,从而阻碍宿主正常生理活动,导致植物萎蔫、死亡^[24-25]。

除通过破坏结构使植株致死外,菌毒素也对植物体产生较大影响,如镰刀菌酸(5-丁基-2-吡啶甲酸)为镰刀菌属真菌分泌的非专化型毒素,其可增加细胞膜的通透性,降低细胞内的线粒体活性

氧含量,阻碍 ATP 的合成,从而抑制植物生长,故阻断镰刀菌酸的合成能有力地控制尖孢镰刀菌的致病性^[26]。李赤等^[27]研究表明,香蕉叶片被粗毒素和单纯的镰刀菌酸处理后,细胞以及内容物被严重破坏,影响作物的生长发育。对小麦三叶期的叶片组织进行研究,发现禾谷镰刀菌的毒素依次作用于质膜、叶绿体膜、线粒体膜和核膜,使得小麦的幼根及胚的细胞膜通透性增加,使小麦更易染病^[28-29]。禾谷镰刀菌在侵入植株后,分泌毒素脱氧雪腐镰刀菌烯醇(DON),破坏植物细胞结构,导致植物染病致死。DON 为世界范围内最常见的污染粮食、饲料和食品的霉菌毒素之一,误食后会出现急性中毒症状,如厌食和呕吐等,严重时将造成死亡。同时, DON 对免疫系统有影响,具有明显胚胎毒性和致畸作用,对人和牲畜危害极大。串珠镰刀菌分泌串珠镰刀菌素(Moniliformin, MON)对玉米等粮食作物产生作用后,将抑制细胞蛋白质和 DNA 合成,干扰细胞分裂增殖,影响生物膜通透性和各种酶的活性,使得机体过氧化损伤^[30]。研究发现, MON 能有效抑制鼠肝脏细胞线粒体的丙酮酸脱氢酶系和 α -酮戊二酸脱氢酶系的活性,以及抑制大脑丙酮酸脱氢酶系的活性^[31-32]。

番茄专化型尖孢镰刀菌基因组中 1/4 为富含转座子和有关致病性基因的谱系特异性区域^[33],为尖孢镰刀菌致病力强和感染范围广泛的原因,导致尖孢镰刀菌发生基因组水平转移,出现寄主专化型和生理小种^[34]。镰刀菌的某些特定基因在植物体生长繁殖过程中发挥作用,影响其相关特性或性状。侯占铭等^[35]研究表明,具有细胞分裂活性的蛋白激酶基因 MGVI 在禾谷镰刀菌的雌性繁殖、异核体的形成以及侵染寄主等过程中具有重要作用。Nicole 等^[36]研究显示 MAP 激酶基因 gpmk1 (和 MGVI 是同一个基因)能控制禾谷镰刀菌的杂交、分生孢子的产生及禾谷镰刀菌的致病性。对尖孢镰刀菌的基因组研究发现,尖孢镰刀菌自身产生的蛋白质产物在促进生长的同时,能在植物体内进行信号转导,产生相关致病毒素,从而危害植物体正常生长^[19]。

5 镰刀菌的防治措施

致病镰刀菌对农作物产生较大危害,在防治过程中应遵循绿色环保的理念,采用“预防为主,综合防治”的方针政策,根据镰刀菌的发生规律和

为害特点,采用科学、安全的防控措施。目前化学农药成为防治镰刀菌的主要措施,其带来的一些不良的问题日益严重,应提倡建立包括化学防治、生物防治和农业防治等的综合防控体系。

5.1 农业防治

镰刀菌滋生于土壤中,改变土壤环境是预防镰刀菌危害的有效措施之一。轮作是最为简单、有效的方式,在运用过程中应合理避开与易感染的作物轮作,且需考虑轮作时长等问题^[37]。周艳丽等^[38]研究发现,大蒜的根系分泌物对黄瓜和西瓜枯萎病具有抑制作用,其效果随浓度增加而增强。同时菌的生长繁殖温度和湿度等环境条件成为影响菌生长的因素,因此选用湿度适宜的土壤、合理密植、改变土壤 pH 值和定时对田地进行清洁等均起到农业防治作用^[39]。除改变外界环境外,选育健康抗菌品种、对植物种子或植物体进行消毒杀菌处理均能有效防治镰刀菌的为害。

5.2 生物防治

自然界中的微生物,如木霉、非致病镰刀菌和生防细菌等,对病原菌具有一定的拮抗抑制作用,与病原菌竞争生长所需的条件或诱导植物产生抗性以达到防治作用^[40]。刘新月等^[41]研究发现植物体内的生物活性化合物对镰刀菌属中致病菌也具有一定的抑制作用。生防菌通过营养竞争和生态位排斥等方式抑制镰刀菌的生长繁殖,以及镰刀菌属中的非致病镰刀菌应用弱株系交互保护作用原理亦可防治致病菌作用。生物防治通过细菌、真菌和放线菌等微生物对致病镰刀菌的拮抗抑制作用进行防治,抑菌效果显著,且能有效改善农药使用带来的环境问题。

5.3 药剂防治

化学防治为目前有效的防治手段之一,具有见效快、作用显著等优点。国内常用的化学防治药剂包括消毒剂、杀菌剂和熏蒸剂等。许文耀等^[42]通过孢子萌发法和生长速率法测定了 9 种杀菌剂对香蕉枯萎病菌的毒力,并对组培苗进行灌根测定药效,225、300 mg/L 恶霉灵·溴菌腈、300 mg/L 恶霉灵、200 mg/L 多抗霉素田间防效为 57% 以上,比多菌灵防治效果高 10%~20%。程洋洋等^[43]研究表明戊唑醇、啞菌酯等广谱性杀菌剂对小麦赤霉病防治具有良好效果。随着化学药剂的使用带来一些负面影响之后,镰刀菌的防治也在不断地开发新型的植物源药剂,如关文超等^[44]从 26 种中草药的水提取物筛选出 6 种有效抑

菌物质,对串珠镰刀菌抑菌率最佳配方为肉豆蔻-五味子两药的组合,对禾谷镰刀菌抑菌效果最优的为肉豆蔻-诃子-石榴皮三药的组合。

6 展望

镰刀菌属于土壤寄生物,在土壤中活力较高,目前对其防治以化学防治为主,但由于农药制剂无法深入土壤,因此不能起到完全灭菌的效果,且农药对人畜有较大危害,易引起环境污染等不良后果,因此生物防治前景更加广泛。但生防菌运用到植物体后,仍存在许多外来因素影响,如受土壤酸碱度等条件制约,使得生物防治方法未能大范围推行。如何将生物防治方法有效推广应用仍有待进一步研究。随着基因工程技术的应用,对生防菌或植物体进行基因改造将可能解决此问题,使得农业生产上化学防治逐步被生物防治所替代,实现绿色防控的目标。

[参 考 文 献]

- [1] 顾龙云. 镰刀菌[J]. 甘肃农业科技, 1980(3):15-16.
- [2] 杜宾. 镰刀菌的分类和研究现状[J]. 太原学院学报(自然科学版), 2017(4):73-75.
- [3] 张素轩. 镰刀菌属分类进展[J]. 真菌学报, 1991(2):7-16.
- [4] 俞大绂. 镰刀菌分类学的意义[J]. 微生物学报, 1977(2):83-91.
- [5] 林镇跃, 阙友雄, 刘平武, 等. 植物致病镰刀菌的研究进展[J]. 中国糖料, 2014(1):58-64.
- [6] 刘丹丹, 姚姿婷, 赖小群, 等. 甘蔗梢腐病轮枝镰刀菌侵染甘蔗叶片的显微观察[J]. 中国糖料, 2019(4):41-45.
- [7] 裴月令, 曾凡云, 彭军, 等. 尖孢镰刀菌与寄主互作机理研究进展[J]. 热带生物学报, 2014, 5(1):92-100.
- [8] 康业斌, 成玉梅, 景方. 尖孢镰刀菌对网纹甜瓜幼苗的致病性及其防治[J]. 河南科技大学学报(农学版), 2003(1):12-14.
- [9] 张斌. 番茄土传病害拮抗细菌的筛选和病原菌的分离、鉴定与致病力测定[D]. 南京:南京农业大学, 2014.
- [10] 汪静, 梁宗锁, 康冰, 等. 文山三七根腐病病原真菌的鉴定与药剂防治[J]. 西北林学院学报, 2015, 30(1):158-163.
- [11] 文增叶, 李定华, 代梦瑶, 等. 三七根腐病病原菌尖孢镰刀菌的生物学特性分析[J]. 中药材, 2019(9):1978-1984.
- [12] 宋莉莎, 曾桂萍, 任静, 等. 贵州省白及叶褐斑病病原菌鉴定及其生物学特性[J]. 植物保护学报, 2019, 46(2):337-344.
- [13] 曹兴, 刘南南, 胡燕佩, 等. 百合鳞茎腐烂病病原菌的鉴定及生物学特性研究[J]. 河南农业科学, 2018, 47(12):96-101.
- [14] 姚锦爱, 黄鹏, 陈峰, 等. 建兰茎腐病原菌尖孢镰刀菌的生物学特性研究[J]. 福建农业学报, 2018, 33(2):190-194.
- [15] 史晓榕, 白丽. 不同类型玉米群体穗粒腐病病原菌的调查研究[J]. 植物保护, 1992(5):28-29.
- [16] 裴冬丽, 刘春元, 吴建宇. 河南省玉米穗粒腐病原串珠镰刀菌鉴定[J]. 玉米科学, 2011, 19(1):136-138.
- [17] 侯文倩. 小麦赤霉病抗病相关基因的分离鉴定及BSMV-VIGS功能验证[D]. 泰安:山东农业大学, 2014.
- [18] 袁婷露, 曹秀云. 禾谷镰刀菌致病力和致病基因的研究进展[J]. 安徽农业科学, 2008(14):5915-5916.
- [19] 武爱波, 赵纯森, 廖玉才, 等. 禾谷镰刀菌接种小麦幼芽及致病力鉴定的初步研究[J]. 植物病理学报, 2001(4):371-372.
- [20] 郭建伟, 罗冰, 杨丽芬, 等. 苹果果腐病拮抗产芽孢细菌的筛选与鉴定[J]. 江苏农业科学, 2015, 43(10):176-179.
- [21] 孟悦, 徐博, 陈晶晶, 等. 紫花苜蓿根腐病及其防治方法的研究进展[J]. 江西农业, 2017, 125(23):30.
- [22] 方香玲, 张彩霞, 南志标. 紫花苜蓿镰刀菌根腐病研究进展[J]. 草业学报, 2019, 28(12):169-183.
- [23] 康振生, 黄丽丽. 禾谷镰刀菌在小麦穗部侵染过程的细胞学研究[J]. 植物病理学报, 2004, 34(4):329-335.
- [24] 周江鸿, 夏菲, 车少臣. 北京地区元宝枫枯萎病病原菌的分子鉴定[J]. 北京园林, 2019, 35(3):54-57.
- [25] KING B C, WAXMAN K D, NENNI N V, et al. Arsenal of plant cell wall degrading enzymes reflects host preference among plant pathogenic fungi[J]. Biotechnology for Biofuels, 2012, 4(1):1-14.
- [26] BANI M, RISPAL N, EVIDENTE A, et al. Identification of the main toxins isolated from *Fusarium oxysporum* f. sp. pisi race 2 and their relation with isolates pathogenicity[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2014, 62(12):2574-2580.
- [27] 李赤, 黎永坚, 于莉, 等. 香蕉枯萎病菌毒素对香蕉

- 叶片超微结构的影响[J]. 吉林农业大学学报, 2011, 33(2):158-164.
- [28] 王彦杰,洪秀杰. 禾谷镰刀菌毒素对小麦叶组织超微结构的影响[J]. 黑龙江八一农垦大学学报, 2006, 18(3):5-9.
- [29] 郭新梅,陈耀锋,曹团武. 禾谷镰刀菌粗毒素对不同抗性水平小麦品种细胞膜透性的影响[J]. 植物遗传资源学报, 2005(2):186-190.
- [30] 赵献军. 串珠镰刀菌毒素研究进展[J]. 动物医学进展, 2002(4):19-22.
- [31] THIEL P G. A molecular mechanism for the toxic action of moniliformin, a mycotoxin produced by *Fusarium moniliforme*[J]. Biochemical Pharmacology, 1978, 27(4):483-486.
- [32] BURKA L T, DORAN J, WILSON B J. Enzyme inhibition and the toxic action of moniliformin and other vinylogous α -ketoacids[J]. Biochemical Pharmacology, 1982, 31(1):79-84.
- [33] JONKERS W, RODRIGUES C D A, REP M. Impaired colonization and infection of tomato roots by the delta frp1 mutant of *Fusarium oxysporum* correlates with reduced CWDE gene expression[J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2009, 22(5): 507-518.
- [34] MA L J, GEISER D M, PROCTOR R H, et al. *Fusarium pathogenomics*[J]. Annual Review of Microbiology, 2013, 67: 399-416.
- [35] HOU Z, XUE C, PENG Y, et al. A mitogen-activated protein kinase gene (MGV1) in *Fusarium graminearum* is required for female fertility, heterokaryon formation and plant infection[J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2002, 15(11): 1119-1127.
- [36] JENCZMIONKA N J, MAIER F J, LISCH A P, et al. Mating, conidiation and pathogenicity of *Fusarium graminearum*, the main causal agent of the head-blight disease of wheat, are regulated by the MAP kinase gpmk1[J]. Current Genetics, 2003, 43(2):87-95.
- [37] 林清洪,黄志宏. 镰刀菌研究概述[J]. 亚热带植物通讯, 1996(1):51-56.
- [38] 周艳丽,王艳,李金英,等. 大蒜根系分泌物的化感作用[J]. 应用生态学报, 2011, 22(5):1368-1372.
- [39] 陈敦忠,徐碧玉,金志强. 香蕉镰刀菌枯萎病的诊断及防治[J]. 热带农业科学, 2005(2):53-57.
- [40] 施祖国. 植物镰刀菌枯萎病防治的研究进展[J]. 现代农业科技, 2016(20):102-103.
- [41] 刘新月,李凡,陈海如,等. 致病性尖孢镰刀菌生物防治研究进展[J]. 云南大学学报(自然科学版), 2008(S1):89-93.
- [42] 许文耀,兀旭辉,林成辉. 香蕉枯萎病防治剂的筛选[J]. 福建农林大学学报, 2005, 34(4):420-424.
- [43] 程洋洋,杨其亚,郑香峰,等. 拮抗菌控制小麦赤霉病及其机制的研究进展[J]. 粮食与油脂, 2018, 31(6):17-19.
- [44] 关文超,崔小珍,杨裕,等. 单味与复方中草药提取物抑制镰刀菌的比较研究[J]. 中国饲料, 2019(7): 44-48.

Research Development of *Fusarium*

Xie Anna¹, Xu Hao¹, Zhang Zhilin^{2*}, Wei Ting¹, She Yanping³, Liu Xinran¹, Shi Hongan²

(1. School of Life Science and Technology, Hubei Engineering University, Xiaogan, Hubei 432000, China;

2. Hubei Key Laboratory of Quality Control of Characteristic Fruits and Vegetables, Hubei Engineering University, Xiaogan, Hubei 432000, China;

3. Xiaogan Wild Animal and Forest Plants Protection Station, Xiaogan, Hubei 432000, China)

Abstract: *Fusarium* is recognized as one of the most important fungal diseases in the world, which possesses the characteristic of wide range of disease and strong ability to cure diseases. In this paper, the spread of pathogenic *Fusarium*, pathogenicity, pathogenic mechanism and control measures were reviewed in details, which would provide references for the prevention and use of pathogenic *Fusarium*.

Key Words: *Fusarium*; pathogenicity; spread of pathogenic *Fusarium*; pathogenic mechanism; control measure

(责任编辑:邹礼平)