我国马铃薯疮痂病及其防治研究进展

夏善勇， 盛万民*

（黑龙江省农业科学院马铃薯研究所，黑龙江省马铃薯生物学与品质改良重点实验室，哈尔滨 150086）

摘要 马铃薯疮痂病(potato common scab)是由放线菌目链霉菌属的链霉菌 *Streptomyces* spp. 引起的土传兼种传病害，广泛分布于世界各马铃薯种植区，不仅影响马铃薯的外观品质和销售价格，严重时还会导致马铃薯出苗延迟甚至引起幼苗死亡，造成产量下降，给马铃薯产业带来巨大的经济损失，已经成为全球危害马铃薯生产的第四大病害。2015 年我国确立马铃薯主粮化战略，推动了马铃薯产业的发展。近年来，随着种植区域和规模不断扩大，马铃薯疮痂病在我国很多省(自治区)有不同程度的发生，并有逐年扩大和加重的趋势，严重影响商品薯、加工原料薯和种薯的生产，成为制约我国马铃薯生产的主要病害。本文对马铃薯疮痂病症状、发病因素、传播规律、致病机理、分类方法以及我国马铃薯疮痂病发生情况、种类及分布进行归纳，并对马铃薯疮痂病防治措施进行总结，以期为我国马铃薯疮痂病的研究和防治奠定理论基础。

关键词 马铃薯疮痂病； 致病机理； 鉴定方法； 种类分布； 防治措施

中图分类号： S435.32 **文献标识码：** A **DOI：** 10.16688/j.zwbh.2020505

Research progress on potato common scab disease in China and its control measures

XIA Shanyong， SHENG Wanmin*

(*Potato Research Institute*, *Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences*, *Key Laboratory of Biology and Quality Improvement for Potato in Heilongjiang*, *Harbin* 150086, *China*)

Abstract Potato common scab is caused by the soil-borne bacterial pathogen *Streptomyces* spp., which belongs to *Streptomyces* of Actinomyces. It is widely distributed in potato planting areas all over the world, which not only affects the appearance quality and price of potatoes, but also delays the emergence of potatoes and even causes the death of seedlings in severe cases, resulting in a decline in yield and enormous economic losses to the potato industry. It has become the fourth major disease endangering potato production worldwide. In 2015, China established the strategy of using potatoes as a staple food, which further promoted the development of potato industry. With the continuous expansion of potato-planting areas and scales, potato common scab has occurred to varying degrees in many provinces (autonomous regions) in China in recent years, which has seriously affected the production of commercial potatoes, processed raw potatoes and seed potatoes, and has been expanding and aggravating year by year. The potato common scab has become the main disease restricting potato production in China. In this study, we summarized the symptoms, pathogenic factors, transmission routes, pathogenic mechanism and classification methods of potato common scab and its occurrence, species and distribution, and also sorted out the prevention and control measures in order to lay a theoretical foundation for the research and control of potato common scab in China.

Key words potato common scab; pathogenic mechanism; identification method; species distribution; control measures

马铃薯 *Solanum tuberosum* L. 为茄科 Solanaceae 茄属 *Solanum* 一年生草本植物，起源于南美洲的安第斯山脉，目前是世界上仅次于水稻、小麦、玉米的第四大粮食作物，也是世界上最重要的非禾本科作物，其不仅能为人体提供蛋白质、矿物质盐类、粗纤维和多种维生素[1]，而且对我国的粮食安全

收稿日期： 2020－09－23 **修订日期：** 2020－11－11

基金项目： 国家重点研发计划重点专项(2017YFE0115700)；黑龙江省马铃薯生物学与品质改良重点实验室条件建设；黑龙江省“百千万”工程科技重大专项(2019ZX16B02-11)；黑龙江现代农业产业技术协同创新体系(2019，2020，2021)

* 通信作者 E-mail：shengwanmin@163.com

具有重要意义。马铃薯疮痂病(potato common scab)是由腐生性丝状革兰氏阳性链霉菌疥疮链霉菌 *Streptomyces scabies* 和其他多种植物致病性链霉菌 *Streptomyces* spp. 引起的土传兼种传病害[2],在土壤中存活期可达 10 年之久,被视为继马铃薯晚疫病、早疫病、环腐病之后的全球第四大病害[3],也是人们最早发现并研究的病害之一。早在 1892 年美国著名植物病理学家 Thaxter 就已报道了马铃薯疮痂病[4],目前该病在世界各马铃薯种植区普遍发生[5],美国[6-7]、荷兰[8]、瑞典[9]、澳大利亚[10]、芬兰[11]、法国[12]、爱尔兰[13]、德国[14]、朝鲜[15]、希腊[16]、中国[17]和英国[18]等近 30 个马铃薯生产国均有报道。除马铃薯外,该类病原菌还可侵染其他作物,如甜菜 *Beta vulgaris* L.[19]、萝卜 *Raphanus sativus* L.[20]、胡萝卜 *Daucus carota var. sativa* Hoffm.[21]等。据联合国粮食及农业组织(FAO)统计数据,2018 年我国马铃薯种植面积约为 481.09 万 hm^2,产量为 9 025.91 万 t,种植面积和产量均位居世界马铃薯生产国之首[22]。2015 年以来,随着我国实施马铃薯主粮化战略,马铃薯生产规模不断扩大,疮痂病的危害也日益严重,目前东北、华北、西北和西南等马铃薯主产区均有不同程度的发生。例如山西省微型薯的大规模生产中,疮痂病发病率达 30%~60%[23],浙江省义乌市部分马铃薯田块发病率达 50%以上[24],内蒙古部分种薯生产单位发病率高达 100%[25]。疮痂病可致使马铃薯块茎表皮粗糙,形成凸起或凹陷病斑,不仅降低了马铃薯块茎的外观品相和淀粉含量,还影响马铃薯的加工品质[26],已成为制约我国马铃薯产业可持续发展的主要病害。

1 马铃薯疮痂病症状、发病因素及传播规律

1.1 马铃薯疮痂病症状

马铃薯疮痂病病原菌对植株地上部影响不明显,主要危害马铃薯块茎的皮部,最初在块茎上出现褐色小斑点、丘疹等不规则病斑,中期形成 5~8 mm 的圆形斑块,后期逐步扩大产生圆形或形状不规则的疮痂状硬斑,导致病部细胞组织木栓化,使病斑处表皮变粗糙,严重时可形成深达 7~10 mm 的凹陷坑状褐色病斑,为其他病原菌侵染提供有利条件,Archuleta 等[26]研究发现病斑的形成是块茎表皮组织在病原菌的作用下发生了降解。病菌侵染主要发生在块茎形成早期,薯块一旦形成木栓层,病原菌则很难再侵染,并且在长期贮藏过程中,块茎上的病斑不再继续扩大[27]。Hiltunen 等[28]根据病斑的凹陷程度将病斑分为 3 种类型,分别为凸起状病斑(raised scab lesions)、平状病斑(superficial scab lesions)和凹陷状病斑(pitted scab lesions),其中平状病斑分为网斑型疮痂(netted scab)和褐斑型疮痂(russet scab)。病斑类型和危害程度与环境、品种抗性、病原菌的种类和侵染时期有直接关系[29]。刘喜才等[30]根据病斑面积及深度对马铃薯疮痂病病情进行了分级(表 1)。

表 1 马铃薯疮痂病病情分级标准[30]

Table 1 Disease grading standards of potato common scab

病级 Disease grade	分级标准 Classification standard	
	病斑面积等级 Grade of lesion area	病斑深度等级 Grade of lesion depth
0	薯块上没有病斑	薯块上没有病斑
1	病斑面积占整个薯块面积的 1%~5%	平状病斑
2	病斑面积占整个薯块面积的 6%~25%	病斑深度 1~2 mm 或凸状病斑
3	病斑面积占整个薯块面积的 26%~50%	病斑深度 2~3 mm
4	病斑面积占整个薯块面积的 51%以上	病斑深度大于 3 mm

1.2 马铃薯疮痂病发病因素及传播规律

疮痂病链霉菌菌丝体发达,其基内菌丝多分枝,直径为 0.5~2.0 μm,没有或有很少横隔,在含有 20 个或更多孢子的成熟螺旋链中产生 0.5 μm×(0.9~1.0)μm 的圆柱形孢子[7],孢子从菌丝顶端逸出传播,通过植物的伤口、气孔和皮孔等裸露部位侵入植物组织内。链霉菌以孢子的形式分散并定殖在植物种子、土壤和水中,随着气温降低可产生抗逆性较强的孢子越冬[31]。

外界环境因素与马铃薯疮痂病发生及危害程度密切相关,尤其是温度、土壤湿度和酸碱性。Jones 等[32]研究表明,马铃薯疮痂病病原菌可在土壤中存活多年,营腐生生活。该菌喜欢碱性和有氧环境,在温度 25~30℃、土壤含水量低于 65%~70%

时发病率较高;Goyer 等[33]的试验结果显示 pH 5.2～8.6 的沙壤土有利于病害发生,pH 5.2 以下土壤很少发病;Scholte 等[34]研究发现常年连作使土壤中病原菌含量逐年累积是导致发病率较高的另一因素。

带病种薯、带菌土壤和肥料是马铃薯疮痂病的主要病菌来源。种植带病种薯使病原菌定居在土壤中,母薯周围致病性病原菌在适宜条件下迅速繁殖引起疮痂病发生。带病种薯的地区间调运是导致疮痂病致病菌大范围扩散的主要外因[35-36];附着在种薯块茎和收获设备上的残留土壤是小范围传播的主要途径;该菌在牲畜消化道内仍可存活,因此,未经发酵腐熟的动物排泄物也可成为该病的诱发病因。

2　马铃薯疮痂病病原菌种类及致病机理

2.1　马铃薯疮痂病病原菌种类

1892 年 Thaxter 从美国康涅狄格州的马铃薯疮痂病病薯中第一次分离到马铃薯疮痂病的致病菌,并将其命名为 *Oospora scabies*[4];1914 年 Güssow[37]发现该菌是具有放线菌特征的丝状细菌,故将其命名为 *Actinomyces scabies*;1948 年马铃薯疮痂病致病菌被更名为 *Streptomyces scabies*;1997 年为了遵循语法规则又将其更改为 *S. scabiei*[38];2007 年 Lambert 等[39]建议保留原始种名,使用 *Streptomyces scabies*,并沿用至今。目前尽管已经鉴定的链霉菌有 767 个种和亚种[40],但是危害植物的致病链霉菌并不多,已知可引起马铃薯疮痂病的链霉菌不到 20 种[41]。较早被报道并认为最普遍的疮痂病致病菌有酸性疮痂链霉菌 *S. acidiscabies*[7]、肿胀疮痂链霉菌 *S. turgidiscabies*[16]、普通疮痂链霉菌 *S. scabies*[6]。随着各国学者对疮痂病链霉菌研究的不断深入,其他致病链霉菌被相继报道:*S. diastatochromogenes*[26]、*S. reticuliscabiei*、*S. europaeiscabiei*、*S. stelliscabiei*[42]、*S. niveiscabiei*、*S. luridiscabiei*、*S. puniciscabiei*[43]、*S. caviscabies*[44]、*S. bottropensis*[45]、*S. albidoflavus*[46]、*Streptomyces* sp. Idaho X[47]、*Streptomyces* sp. VKMAc-2125[48]、*S. resistomycificus*[49]等。从马铃薯疮痂病块茎中分离出的链霉菌并非全部具有致病性,例如 *S. griseoruber*、*S. violaceusniger* 和 *S. atroolivaceus* 等虽然分离自马铃薯疮痂病斑,但并不诱导马铃薯块茎产生疮痂病症状[50]。

早期对马铃薯疮痂病菌的鉴定主要依据菌株的形态学特征、培养特征、生理生化特性以及致病性[51]。1964 年国际微生物学会确定了链霉菌模式菌株并制定了鉴定标准[52]。随后数值分类[53]、化学分类[54]、DNA-DNA 杂交[55]、DNA 条形码等技术对链霉菌分类的发展起到了重要的促进作用。尤其随着现代分子生物学技术的飞速发展,利用 16S rDNA 序列对菌株进行分子鉴定在马铃薯疮痂病菌的鉴定中取得了较好的效果[56],现已成为疮痂病菌种类鉴定的必要方法之一。目前大多数研究者采用的多相分类方法被认为是最有效的方法,该方法是上述各种方法的综合应用,因而可以更客观地反映生物间的系统进化关系。

引起马铃薯疮痂病的链霉菌在形态和生理特征上均表现出较大的差异,已有的研究结果表明,应用形态特征、培养特征、生理生化特性等生物学特征结合致病性测定对菌株进行分类取得了较好的效果[51]。《伯杰细菌鉴定手册》第 8 版中,在链霉菌的形态特征中特别强调了其孢子丝形状和孢子的表面结构[57]。聂峰杰等[58]2014 年—2016 年从宁夏、陕西和甘肃采集了 8 份发病地块土壤和 29 份患疮痂病薯块。通过对病原菌分离纯化和温室盆栽检测获得 6 株致病菌株。形态观察发现不同致病菌的形态特征差别较大,菌株气生菌丝和基内菌丝颜色差异明显,孢子丝均为直-柔曲状,不同菌株的孢子形态、大小差异明显。生物学鉴定中菌株对碳源、氮源的利用和产生黑色素的能力作为菌株鉴定的重要指标已成为必不可少的测定项目。Beaulieu 等[59]研究结果表明疮痂病菌株产生黑色素的能力与菌株致病力呈正相关关系。2018 年李驰等[60]为明确内蒙古武川县马铃薯疮痂病病原菌种类和生物学特性,对 1 株致病菌进行了鉴定,发现该菌株可以利用 D-半乳糖、D-木糖、D-甘露醇、D-葡萄糖、蔗糖、L-阿拉伯糖、麦芽糖和棉子糖等作为唯一碳源,不能利用 D-山梨醇、D-果糖、鼠李糖、i-肌醇等作为唯一碳源;可以利用硝酸铵、L-甲硫氨酸、丙氨酸作为唯一氮源,无氮培养基上也能生长,可以使淀粉水解,不能利用纤维素,能使明胶液化,产生黑色素和 H_2S,初步鉴定为链霉菌属。对于一些形态上特殊特征比较少的链霉菌,其生理生化测试项目越来越多,包括测试菌株对 0.1% 的苯酚(phenol)、0.5 μg/mL 结晶紫(crystal violet)的敏感性,对 20 μg/mL 链霉素(streptomycin)、10 IU/mL 青霉素(penicillin)等抗

生素及其他药物的抗性等；致病性鉴定多采用盆栽检测法[53]、萝卜幼苗法[61]、小薯片法[62]。

随着核酸数据库数据的完善及核酸测序技术的飞速发展，16S rDNA 序列分析方法已广泛应用于放线菌系统进化的研究中，且已成为放线菌分类鉴定中最具权威性和准确性的方法之一[63]。2013 年—2017 年杨德洁等[64]跟踪采集了我国北方马铃薯产区的马铃薯疮痂病典型病薯，从病斑上共分离纯化获得 7 种疮痂病菌，通过 16S rDNA 序列分析，河北的菌株有 *S. scabies*、*S. europaeiscabiei*、*S. diastatochromogenes*、*S. galilaeus*、*S. enissocaesilis*，内蒙古和山西有 *S. scabies* 和 *S. galilaeus*，山东有 *S. scabies* 和 *S. turgidiscabies*，陕西有 *S. diastatochromogenes*、*S. turgidiscabies* 和 *S. griseus*，黑龙江有 *S. scabies* 和 *S. galilaeus*，辽宁有 *S. scabies* 和 *S. griseus*。2012 年康蓉等[65]对甘肃不同地区马铃薯疮痂病病原菌进行了分离鉴定，发现 6 株菌能使马铃薯块茎出现疮痂症状，16S rDNA 序列分析表明：其中 2 株与 *S. scabies* 菌株一致，2 株与 *S. scabies* 菌株相似性为 99%，2 株与 *S. griseus* 的 16S rDNA 序列相似性分别为 100%和 99%。由于同属菌株之间的相似性较大，有些菌株单纯利用 16S rDNA 无法区分开，还需要进行 ITS(internal transcribed spacer)的鉴定[50]。殷修鲁[66]利用 16S rDNA 序列对来自我国 9 个省份的 68 株疮痂病致病菌株进行了分析，为了区分 *S. europaeiscabiei* 和 *S. scabies*，利用限制性核酸内切酶 *Hpy*99 I 进行酶切，42 株菌株被酶切成大小为 399 bp 和 219 bp 的两个片段，确定这 42 株菌株均为 *S. scabies*。

2.2 马铃薯疮痂病致病机理

马铃薯疮痂病病原菌的致病因子一直是国内外学者关注的问题，也是阐明其致病机理的关键。虽然马铃薯疮痂病致病链霉菌存在地域性差异、种类繁多和致病力各异的特点，但 King 等[67]研究表明所有致病链霉菌离体培养均能产生同一类植物蛋白毒素 thaxtomins，且纯化后的 thaxtomins 仍能使未形成木栓质周皮的马铃薯块茎产生疮痂病的典型症状，而不分泌 thaxtomins 的菌株不能诱导块茎产生疮痂病症状。赵伟全等[68]的研究也证实我国马铃薯疮痂病病原菌的致病性与 thaxtomins 的产生密切相关。对 thaxtomins 深入研究后发现，它是由苯丙氨酸和色氨酸组成的硝化二肽[69]，有 11 个同系物，由 *txtA*、*txtB*[70]、*txtC*[71]、*txtR*[72]、*nos*[73]、*tomA*、*nec*1 等基因共同作用产生，其中 *txtA*、*txtB* 基因的存在与 thaxtomins 的产生具有完全一致性，进而 *txtA*、*txtB* 操纵子已被作为疮痂病链霉菌是否致病的重要标志[74]。thaxtomins 的生物合成基因聚集在一个大的染色体区域，称为致病岛(pathogenicity island，PAI)，它可以在致病链霉菌和非致病链霉菌之间水平转移，编码产生新的致病性菌株，从而导致马铃薯疮痂病病原菌的多样性[75]。PAI 分为两个区域，第一部分为毒素合成基因，称为“毒素区域”，长度为 110 kb，这些基因包括 *txtA*、*txtB*、*txt C*、*txtR* 和 *nos*。txtA 的分泌可抑制纤维素合成或聚合过程，在扩张组织中引起细胞肥大，导致细胞萎缩或死亡，块茎产生疮痂病斑[76]。Kinkel 等[77]报道，病变程度与 txtA 分泌量呈正相关，txtA 每增加 1 μg/mL，对应于感染的马铃薯块茎表面积增加 11%，Bignell 等[41]认为 txtA、txtB 的产生受 txtR 调节，txtR 的缺失能够抑制 txtA、txtB 的产生并影响致病性。PAI 的第二部分含有决定毒力基因，长度为 55 kb，称为“定殖区域”，包括 *nec*1 和*tomA*。nec1 是导致马铃薯块茎组织坏死的分泌蛋白，并且对致病链霉菌定殖在植物根部起决定作用[5]，tomA 是谷氨酸酶的同源物，可以分泌抑制植物防御反应的物质，*nec*1 和 *tomA* 基因广泛存在于疮痂病病原菌中，但并不是所有的病原菌中都存在这两种基因，它们不是致病的必须基因，但在菌株毒力中起重要作用[78]。

3 我国马铃薯疮痂病发生情况及种类分布

3.1 我国马铃薯疮痂病发生情况

马铃薯疮痂病在我国 18 个省(自治区)有分布。因马铃薯疮痂病病原菌存在地域性差异及遗传多样性，各地区发病程度略有不同。2016 年我国马铃薯疮痂病累计发病面积 4.47 万 hm^2，其中甘肃定西 0.53 万 hm^2，贵州赫章 0.45 万 hm^2，吉林敦化 0.67 万 hm^2，山东 0.5 万 hm^2，陕西榆林 0.4 万 hm^2[79]。2013 年张露等[80]的调查结果显示辽宁马铃薯疮痂病发病率达到 30%，大连等地发病率高达 50%以上，重者马铃薯块茎表皮全部被侵染；2019 年界首安徽丰絮农业科技股份有限公司 13.33 hm^2 的设施马铃薯感染疮痂病，损失严重[81]。近几年，该病在内蒙古[82]、山西晋城[83]、黑龙江[84]、河北张北地区[85]、甘肃[64]等地都有不同程度发生。

3.2　我国马铃薯疮痂病致病菌种类及分布

我国马铃薯疮痂病致病菌种类多样,分布较为复杂且存在地域差别。目前我国研究人员陆续报道了 16 种马铃薯疮痂病致病菌(表 2)。早在 2006 年,赵伟全等[17]对我国黑龙江、内蒙古等 10 个省(区)30 株马铃薯疮痂病致病菌株进行生物学和 16S rDNA 序列分析鉴定,结果表明我国马铃薯疮痂病致病菌种类分别为 *S. acidiscabies*、*S. scabies* 和 1 个新种 *S. galilaeus*;2008 年杜娟等[86]对来自新疆伊犁地区的病原进行分离鉴定,发现引起新疆伊利地区马铃薯疮痂病的病原菌为 *S. acidiscabies* 和 *S. scabies*,其中 *S. acidiscabies* 为优势种,且其致病力明显强于 *S. scabies*;同年张萌等[87]对来自我国 8 个省(区)的 30 株马铃薯疮痂病菌的生物学特性进行系统测定和聚类分析发现,陕西和甘肃菌株包含 *S. diastatochromogenes*、*S. turgidiscabies*、*S. scabies* 和 *S. enissocaesilis*,内蒙古、河北和山西等地主要菌株为 *S. bobili*、*S. galilaeus* 和 *S. scabies*、山东为 *S. setonii*、*S. diastatochromogenes* 和 *S. scabies*,黑龙江菌株主要为 *S. scabies*,四川菌株包含 *S. bobili* 和 *S. scabies*;2010 年信净净等[88]和 2018 年赵伟靖[89]分别对来自内蒙古的病原菌进行了分离鉴定,共计得到 130 株菌株,鉴定出致病菌株为 *S. europaeiscabiei*、*S. scabies*、*S. turgidiscabies*、*S. galilaeus*、*S. diastatochromogenes*、*S. bobili*;2012 年康蓉[90]对甘肃马铃薯疮痂病病原菌进行了分离鉴定,发现在甘肃至少存在两种致病菌,分别是 *S. scabies* 和 *S. griseus*;2012 年—2013 年邢莹莹等[84]从黑龙江 4 个地区的菌株中鉴定出致病种 *S. turgidiscabies*、*S. acidiscabies*、*S. europaeiscabiei* 和 *S. scabies*,其中 *S. europaeiscabiei* 和 *S. scabies* 为黑龙江的优势种,占 80.77%;2013 年杨梦平等[91]通过形态学、生理生化指标、致病性测定及 16S rDNA 序列分析对获得的菌株进行鉴定,结果显示,引起云南马铃薯疮痂病的病原菌为 10 种,分别为 *S. caviscabies*、*S. anulatus*、*S. scabies*、*S. turgidiscabies*、*S. acidiscabies*、*S. europaeiscabiei*、*S. luridiscabiei*、*S. enissocaesilis*、*S. griseus* 和 *S. aureofaciens*,其中 *S. enissocaesilis* 和 *S. anulatus* 为优势种;2013 年张海颖等[85]从河北省张北地区马铃薯疮痂病病斑上分离了 6 株菌,

表 2　我国已报道的马铃薯疮痂病致病菌种类及分布1)

Table 2　Species and distribution of pathogenic bacteria of potato common scab reported in China

省份 Province	致病菌种 Pathogenic bacteria	优势菌种 Dominant strain
河北 Hebei	*S. scabies*, *S. europaeiscabiei*, *S. diastatochromogenes*, *S. galilaeus*, *S. enissocaesilis*, *S. bobili*, *S. acidiscabies*	*S. acidiscabies*
内蒙古 Inner Mongolia	*S. scabies*, *S. europaeiscabiei*, *S. galilaeus*, *S. bobili*, *S. acidiscabies*, *S. diastatochromogenes*, *S. turgidiscabies*	*S. galilaeus*, *S. acidiscabies*
山西 Shanxi	*S. scabies*, *S. bobili*, *S. galilaeus*, *S. acidiscabies*	*S. acidiscabies*, *S. bobili*
山东 Shandong	*S. scabies*, *S. diastatochromogenes*, *S. turgidiscabies*, *S. acidiscabies*, *S. setonii*	*S. acidiscabies*
黑龙江 Heilongjiang	*S. scabies*, *S. europaeiscabiei*, *S. galilaeus*, *S. turgidiscabies*, *S. acidiscabies*, *S. bobili*	*S. scabies*, *S. europaeiscabiei*
辽宁 Liaoning	*S. scabies*, *S. griseus*	未见报道
甘肃 Gansu	*S. scabies*, *S. griseus*, *S. galilaeus*, *S. turgidiscabies*, *S. reticuliscabiei*, *S. diastatochromogenes*, *S. bobili*, *S. griseoplanus*, *S. enissocaesilis*	*S. bobili*, *S. galilaeus*
广东 Guangdong	*S. scabies*	*S. scabies*
云南 Yunnan	*S. scabies*, *S. europaeiscabiei*, *S. turgidiscabies*, *S. griseus*, *S. acidiscabies*, *S. luridiscabiei*, *S. enissocaesilis*, *S. caviscabies*, *S. anulatus*, *S. aureofaciens*	*S. enissocaesilis*, *S. anulatus*
四川 Sichuan	*S. scabies*, *S. galilaeus*, *S. bobili*	*S. scabies*
新疆 Xinjiang	*S. scabies*, *S. acidiscabies*	*S. acidiscabies*
陕西 Shaanxi	*S. diastatochromogenes*, *S. enissocaesilis*, *S. turgidiscabies*, *S. griseus*, *S. scabies*	未见报道
吉林 Jilin	*S. scabies*, *S. acidiscabies*	*S. scabies*
福建 Fujian	*S. scabies*	*S. scabies*
湖南 Hunan	*S. scabies*	*S. scabies*
安徽 Anhui	*S. scabies*	*S. scabies*
宁夏 Ningxia	*S. scabies*	*S. scabies*
湖北 Hubei	*S. bottropensis*	*S. bottropensis*

1) 数据参考文献[64,66,79,83-94]。
Data in the table were from references [64,66,79,83-94].

鉴定结果表明，其中至少有 3 种（*S. scabies*、*S. diastatochromogenes* 和 *S. europaeiscabiei*）为张北地区马铃薯疮痂病的病原；王丹等[83]对山西晋城马铃薯疮痂病病原菌的鉴定结果显示，引起山西晋城马铃薯疮痂病的病原菌为 *S. scabies*；2018 年齐志国[92]从甘肃定西地区采集的 32 个病薯样品中共分离出 204 株放线菌，经系统鉴定后，病原菌共有 4 种，分别为 *S. bobili*、*S. galilaeus*、*S. turgidiscabies* 和 *S. reticuliscabiei*；陈君[79]从山东滕州、高密等地采集的样品中共获得 62 株菌，鉴定结果显示山东至少存在两种病原菌，分别为 *S. scabies* 和 *S. acidiscabies*；2019 年邱雪迎等[93]的研究显示，辽宁本溪微型薯苗床的疮痂病病原菌为 *S. scabies*；殷修鲁[66]采集并分离了吉林、云南、福建等 9 个省份的疮痂病样品，共获得致病链霉菌 68 株，结合菌株的形态学、生理生化指标及分子生物学特征，发现 9 个地区共包括 5 种致病链霉菌，吉林为 *S. acidiscabies*，福建、湖南、安徽和宁夏均为 *S. scabies*，云南为 *S. scabies*、*S. bobili*、*S. galilaeus*，山西为 *S. bobili*，湖北为 *S. bottropensis*；崔凌霄[94]对分离自甘肃定西市的 20 株马铃薯疮痂病病原菌的致病性测定结果显示，2 株具有较强致病力，结合形态特征和 16S rDNA 序列分析，分别将其鉴定为 *S. griseoplanus* 和 *S. galilaeus*。

4 马铃薯疮痂病防治措施

马铃薯疮痂病是一种较难防治的世界性土传病害，各国学者都在积极研究探索马铃薯疮痂病的防治方法，但仍没有一种有效抑制该病害的措施，目前主要是通过选育抗病品种、农业防治、化学药剂防治和生物防治等减轻病害的发生。

4.1 选育抗病品种

不同马铃薯品种对疮痂病抗性存在明显差异，选育抗病品种是解决疮痂病最经济、有效、环保的方法。抗性资源筛选鉴定与培育很早就已开始，但是目前国内外还未有对疮痂病完全免疫的栽培品种的报道[95]。外国学者在马铃薯抗病品种筛选与培育方面的研究相对较早，已有‘Aloakonohita’‘Emilia’[96]‘Navajo’‘Blanca’[97]‘Nicola’‘BF1’和‘Charlotte’[98]等抗病品种。据刘喜才等[99]统计，我国保存的种质资源已有 1 700 份（不包括野生种和原始栽培种），为选育抗病品种提供了丰富的种质资源。目前，我国部分地区对马铃薯疮痂病的抗性种质资源也进行了筛选工作：2015 年杜魏甫[100]通过田间试验、盆栽接种试验从云南 23 个马铃薯品种（品系）中筛选出‘C88’‘阿乌洋芋’‘靖薯 1 号’3 个抗性相对较高的品种；王腾等[101]通过随机区组试验，比较了 12 份马铃薯品种对疮痂病的抗性，发现‘克新 28’病情指数最小，为 12.11；2015 年何虎翼等[102]利用隶属函数法对 36 个马铃薯品种（系）疮痂病田间自然病圃抗性鉴定数据进行整理，结果表明，‘D825’和‘D731’为高抗疮痂病品系，并均表现为早熟；2017 年吴立萍[103]对 108 个马铃薯种质资源接种 *S. scabies*，通过盆栽试验进行抗性鉴定，筛选出‘88-1-19’‘CEG-69.1’‘MEX 750847’等 9 个高抗种质资源和‘垦薯 1 号’‘84115 Mariseer’‘集农 958’等 11 份中抗资源；2019 年赵远征等[104]在呼和浩特市采用田间接种病原菌方法对 48 个马铃薯品种进行疮痂病田间抗性鉴定，筛选出‘布尔班克’‘希森 5 号’和‘冀张薯 14 号’等 17 个高抗品种，未发现免疫品种；李爽[105]通过田间自然感病试验，对吉林省主栽的 22 个马铃薯品种资源进行筛选，筛选出‘荷兰 806’和‘荷兰 18’2 个抗病品种，未发现高抗品种。近几年，‘靖薯 1 号’‘克新 28’‘希森 5 号’‘冀张薯 14 号’等品种的应用与推广，在一定区域内对马铃薯疮痂病的防治起到了显著作用。

4.2 农业措施防治

农业措施防治马铃薯疮痂病是最为传统的一种方法。主要包括轮作、调整土壤酸碱度、灌溉和基质处理等措施。3～5 年的轮作换茬能够有效减轻马铃薯疮痂病的发生[106]，但不能与茄科作物如辣椒 *Capsicum annuum* L.、茄子 *Solanum melongena* L.、烟草 *Nicotiana tabacum* L. 和其他容易感染疮痂病的作物如白菜 *Brassica pekinensis* (Lour.) Rupr.、萝卜 *Raphanus sativus* L.、胡萝卜 *Daucus carota* var. *sativa* Hoffm. 等作物轮作[107]。刘大群等[108]研究表明与甜玉米和大豆轮作可显著降低马铃薯疮痂病的危害。调整土壤 pH 低于 5.2 或者高于 8.5 可以抑制疮痂病[109]，但 *S. acidiscabies* 和 *S. turgidiscabies* 等病原菌可以在 pH 3.8 以下的土壤中生存并引起疮痂病[7]。2019 年奚启新等[110]发现调节土壤 pH 可以显著提高 ZF-98、58%雷多米尔可湿性粉剂、40%氯溴异氰尿酸可溶性粉剂等 8 种杀菌剂对疮痂病的防治效果。控制土壤湿度能有效降低疮痂病病原菌的侵染[111]。Adams 等[112]在马铃薯块茎形成期分别对不同土壤湿度中块茎感染疮痂病情况进行调查分析，结果表明：在块茎形成期将土壤

含水量保持在 80%～85%可以有效控制疮痂病的发生。基质是诱发马铃薯疮痂病的另一个重要因素。赵萍等[113]采用不同原料配制 10 个基质组合培育脱毒微型薯'紫花白',结果以糠醛渣与原网棚内的土按照 1∶1比例配制的基质组合防治效果最优,感病率为 5.37%,病情指数为 2.33。因生态环境的差异,农业防治应结合当地自然条件采用相应的措施以达到防治的目的,目前采取合理轮作换茬、控制土壤湿度是经济有效的防治措施。

4.3　化学药剂防治

化学药剂防治是生产上常用的一种防治方法,早在 1976 年就有关于使用化学药剂防治马铃薯疮痂病的报道[111]。经过多年的试验研究,发现多种化学药剂对疮痂病有一定的防治效果。2012 年张露等[80]分别对垄沟及薯块喷施 300、600、1 000 倍 500 g/L 氟啶胺悬浮剂,两种方法均能明显减轻疮痂病症状,显著降低疮痂病的发病率,其中 1 000 倍液防治效果最好,感病率最低,发病等级为 0 级;周芳等[114]以不同浓度的 2,4-D 溶液处理马铃薯块茎并对植株进行喷施,结果表明,对块茎和在出苗后 10 d 的植株喷施 6.25 mg/L 的 2,4-D,病薯率较对照降低 17.2%;张笑宇等[115]采用纸碟法比较了 30%硝基腐植酸铜可湿性粉剂、53.8%氢氧化铜干悬浮剂、20%噻枯唑可湿性粉剂等 12 种杀菌剂对马铃薯疮痂病菌的抑制效果,结果表明,25%噁霉·四霉素水剂 700 倍液抑菌圈直径达 12.16 mm;王宏虬等[116]测定了水杨酸、苯丙噻重氮、烯丙苯噻唑等 5 种植物病害诱抗剂对马铃薯疮痂病的防效,当水杨酸浓度为 1.00 mmol/L 时诱抗效果最好,对疮痂病的相对防效为 67.6%。化学药剂防治措施有见效快、适用区域广等优点,但化学药剂的施用易导致疮痂病致病菌产生耐药性,易对环境造成污染。

4.4　生物防治

利用生物手段防治马铃薯疮痂病是未来发展的趋势,近年来逐渐受到人们的重视。利用芽胞杆菌防治马铃薯疮痂病的研究较为深入,如枯草芽孢杆菌 *Bacillus subtilis*、苏云金芽胞杆菌 *B. thuringiensis*、解淀粉芽胞杆菌 *B. amyloliquefaciens* 和暹罗芽胞杆菌 *B. siamensis* 等分泌的一些次生代谢产物可抑制病原菌的生长。徐雪亮等[117]分别用枯草芽孢杆菌、氨基寡糖素等 5 种生物药剂进行疮痂病的田间防效试验,结果表明:枯草芽孢杆菌在旱作地和水旱轮作地的防治效果均高于 80%;石莹莹等[118]通过盆栽试验测定苏云金芽胞杆菌的防效,结果表明浇施 100 mL 浓度为 1×10^7 cfu/mL 的苏云金芽胞杆菌培养液可显著降低马铃薯微型薯疮痂病病情指数,防效达 36.11%;高同国等[119]对实验室保存的 237 株细菌进行初筛和复筛后得到 1 株拮抗活性明显的菌株,鉴定为解淀粉芽胞杆菌,其抑菌圈直径达 26.2 mm;赵红艳等[107]从内蒙古自治区 10 个地区收集的 26 个土壤样品中筛选出 201 株芽胞杆菌,鉴定出 1 株暹罗芽胞杆菌,经秋季盆栽试验,对马铃薯疮痂病防效达到 72.96%。同时我国学者还对其他微生物做了初步研究。徐红艳等[120]从 5 个产地 265 株野生刺五加植株的不同部位分离筛选得到4 株抑菌活性强且稳定的菌株,采用平板纸片法检测菌株发酵产物对马铃薯疮痂病菌的拮抗活性,结果显示抑菌圈直径达 23.67～40.33 mm,好于目前已报道的对马铃薯疮痂病菌具有拮抗活性的菌株。微生物防治能够有效缓解化学农药残留,保护土壤中有益微生物,受到越来越多的关注,相对于化学药剂防治即能保证种薯和商品薯的质量和品质,同时能有效降低对环境的污染,但是多数处于实验室研究阶段,在生产上大面积应用还需要一定的时间,生物防治的药效还会受到环境因素和操作的影响,需要专门的技术人员进行操作。

5　结语

随着我国马铃薯主粮化战略的推进及各省农业产业结构的调整,马铃薯种植范围和面积逐年增加,马铃薯疮痂病也有加重趋势。因马铃薯疮痂病致病菌种类具有多样性,不同菌株在各地分布规律性较差,地域特点不明显,因此明确不同地区疮痂病致病菌种类构成在防治马铃薯疮痂病中具有重要意义。目前对于该病害的研究缺乏系统的发生情况和优势种群的调查和鉴定结果,不能全面和正确地反映危害程度和经济损失。对于该病害的防控主要采取化学防治,但病原菌对药剂产生的抗药性已经日趋明显,而且对环境造成污染。农业防治仅是控制马铃薯疮痂病的一种途径,并不能达到防治的作用。生物防治因为对环境要求严格或对操作人员技术水平有一定的要求,多停留在实验室水平。因此明确马铃薯疮痂病在我国各马铃薯种植区的发病情况、优势种群、种群结构,积极选育抗病品种、挖掘抗性基因,根据不同发病条件因地制宜地选择防治方法,对马铃薯疮痂病综合防控具有重要的实际意义。

参考文献

[1]　黑龙江省农业科学院马铃薯研究所. 中国马铃薯栽培学[M].

北京：中国农业出版社，1994：1－2.

[2] FRY B A，LORIA R. Thaxtomin A：evidence for a plant cell wall target [J]. Physiological and Molecular Plant Pathology，2002，60(1)：1－8.

[3] NOVY R G，GILLEN A M，WHITWORTH J L. Characterization of the expression and inheritance of *Potato leafroll virus*(PLRV)and *Potato virus Y*(PVY)resistance in three generations of germplasm derived from *Solanum etuberosum* [J]. Theoretical & Applied Genetics，2007，114(7)：1161－1172.

[4] THAXTER R. Potato scab [R]. Annual Report of the Connecticut Agricultural Experiment Station，1891：81－95.

[5] LORIA R，BUKHALID R A，FRY B A，et al. Plant pathogenicity in the genus *Streptomyces* [J]. Plant Disease，1997，81(8)：836－846.

[6] LAMBERT D H，LORIA R. *Streptomyces scabies* sp. nov.，nom. rev. [J]. International Journal of Systematic Bacteriology，1989，39(4)：387－392.

[7] WANNER L A. A survey of genetic variation in *Streptomyces* isolates causing potato common scab in the United States [J]. Phytopathology，2006，96(12)：1363－1371.

[8] EMILS S B，GUSTAFSSON N. Scab resistance in potato cultivars [J]. Acta Agricultura Scandinavica，1953，3：33－52.

[9] BJOR T，ROER L. Testing the resistance of potato varieties to common scab [J]. Potato Research，1980，23(1)：33－47.

[10] WILSON C R，RANSOM L M，PEMBERTON B M. The relative importance of seed-borne inoculum to common scab disease of potato and the efficacy of seed tuber and soil treatments for disease control [J]. Journal of Phytopathology，1999，147(1)：13－18.

[11] HEINAMIES H，SEPPANEN E. Morphological，physiological and pathogenic properties of potato scab organism in Finland [J]. Annales Agriculturae Fenniae，1971，10：174－180.

[12] BOUCHEK M，PASCO，A，et al. Differences in host range，pathogenicity to potato cultivars and response to soil temperature among *Streptomyces* species causing common and netted scab in France [J]. Plant Pathology，2000，50：91－99.

[13] JANSE J D. A *Streptomyces* species identified as the cause of carrot scab [J]. Netherlands Journal of Plant Pathology，1988，94(6)：303－306.

[14] KORONOWSKI P，MASSFELLER D. An actinomycosis of radish [J]. Nachrichtenblatt Des Deutschen Pflanzenschutzdienstes，1972，24(10)：152－154.

[15] MIYAJIMA K，TANAKA F，TAKEUCHI T，et al. *Streptomyces turgidiscabies* sp. nov. [J]. International Journal of Systemic Bacteriology，1998，2(2)：495－502.

[16] ALIVIZATOS A S，PANTAZIS S. Preliminary studies on biological control of potato common scab caused by *Streptomyces* sp. [M]// TJAMOS E C，PAPAVIZAS G C，COOK R J. Biological control of plant diseases-progress and challenges for the future. Boston，MA：Springer，1992：85－93.

[17] 赵伟全，杨文香，李亚宁，等. 中国马铃薯疮痂病菌的鉴定[J]. 中国农业科学，2006，39(2)：313－318.

[18] LARGE E C，HONEY J K. Survey of common scab of potatoes in Great Britain，1952 and 1953 [J]. Plant Pathology，1955，4(1)：1－8.

[19] GOYER C，BEAULIEU C. Host range of *Streptomycetes* trains causing common scab [J]. Plant Disease，1997，81(8)：901－904.

[20] LEVICK D R，EVANS T A，STEPHENS C T，et al. Etiology of radish scab and its control through irrigation [J]. Phytopathology，1985，75(5)：568－672.

[21] HANSON L E，LACY M L. Carrot scab caused by *Streptomyces* spp. in Michigan [J]. Plant Disease，1990，74(12)：1037.

[22] 邹雪，丁凡，李洪浩，等. 彩色马铃薯资源的疮痂病抗性分析及药剂防效研究[J]. 四川农业大学学报，2020，38(6)：661－669.

[23] 秦昕. 离子强度及施肥方法对马铃薯疮痂病菌发生的影响[J]. 马铃薯杂志，1996，10(4)：248－251.

[24] 张涵辉，杜志贵，吴钜文. 义乌市马铃薯疮痂病发生原因及防控措施[J]. 中国植保导刊，2010，30(5)：26－27.

[25] 张建平，尹玉和，闫任沛，等. 内蒙古马铃薯疮痂病发生与防治途径[J]. 中国马铃薯，2013，27(1)：56－59.

[26] ARCHULETA J G，EASTON G D. The cause of deep-pitted scab of potatoes [J]. American Potato Journal，1981，58(8)：385－392.

[27] NDOWORA T C R，KINKEL L L，JONES R K，et al. Fatty acid analysis of pathogenic and suppressive strains of *Streptomyces* species isolated in Minnesota [J]. Phytopathology，1996，86(2)：138－143.

[28] HILTUNEN L H，WECKMAN A，YLHINEN A，et al. Responses of potato cultivars to the common scab pathogens，*Streptomyces scabies* and *S. turgidiscabies* [J]. Annals of Applied Biology，2015，146(3)：395－403.

[29] LORIA R，KEMPTER B A. Relative resistance of potato tubers produced from stem and seed-piece-propagated plants to *Streptomyces scabies* [J]. Plant Disease，1986，70(12)：1146－1148.

[30] 刘喜才，张丽娟，张文英，等. 马铃薯种质资源描述规范和数据标准[M]. 北京：中国农业出版社. 2006.

[31] SUN Pingping，OTTO-HANSON L K，ARENZB B E，et al. Molecular and functional characteristics of *Streptomycete* communities in relation to soil factors and potato common scab [J]. European Journal of Soil Biology，2015，70：58－66.

[32] JONES L R，EDSON A W. Potato scab experiments of 1901 [R]. Vermont the Agricultural Experiment Station，14 Annual Report，1901：231－235.

[33] GOYER C，OTRYSKO B，BEAULIEU C. Taxonomic studies on streptomycetes causing potato common scab：A review [J]. Canadian Journal of Plant Pathology，1996，18(2)：107－113.

[34] SCHOLTE K，LABRUYERE R E. Netted scab：a new name for an old disease in Europe [J]. Potato Research，1985，28：443－448.

[35] WANG Aixia，LAZAROVITS G. Role of seed tubers in the spread of plant pathogenic *Streptomyces* and initiating potato common scab disease [J]. American Journal of Potato Research，2005，82(3)：221－230.

[36] WILSON C R，RANSOM L M，PEMBERTON B M. The relative importance of seed-borne inoculum to common scab disease of potato and the efficacy of seed tuber and soil treatments

for disease control [J]. Journal of Phytopathology, 1999, 147 (1): 13 - 18.

[37] GÜSSOW H T. The systematic position of the organism of the common potato scab [J]. Science, 1914, 39(1003): 431 - 433.

[38] TRÜPER H G, DE'CLARI L. Taxonomic note: necessary correction of specific epithets formed as substantives (nouns) "in apposition" [J]. International Journal of Systematic Bacteriology, 1997, 47(3): 908 - 909.

[39] LAMBERT D H, LORI R, LABEDA D P, et al. Recommendation for the conservation of the name *streptomyces scabies* request for an opinion [J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2007, 57(10): 2447 - 2448.

[40] WANNERL A, KIRK W W. *Streptomyces*-from basic microbiology to role as a plant pathogen [J]. American Journal of Potato Research, 2015, 92(2): 236 - 242.

[41] BIGNELL D R D, FRANCIS I M, FYANS J K, et al. Thaxtomin A production and virulence are controlled by several *bld* gene global regulators in *streptomyces scabies* [J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2014, 27(8): 875 - 885.

[42] BOUCHEK-MECHICHE K, GARDAN L, NORMAND P, et al. DNA relatedness among strains of *Streptomyces* pathogenic to potato in France: description of three new species, *S. europaeiscabiei* sp. nov. and *S. stelliscabiei* sp. nov. associated with common scab, and *S. reticuliscabiei* sp. nov. associated with netted scab [J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2000, 50: 91 - 99.

[43] PARK D H, KIM J S, KWON S W, et al. *Streptomyces luridiscabiei* sp. nov., *Streptomyces puniciscabiei* sp. nov. and *Streptomyces niveiscabiei* sp. nov., which cause potato common scab disease in Korea [J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2003, 53(6): 2049 - 2054.

[44] GOYER C, FAUCHER E, BEAULIEU C. *Streptomyces caviscabies* sp. nov., from deep-pitted lesions in potatoes in Québec, Canada [J]. International Journal of Systematic Bacteriology, 1996, 46(3): 635 - 639.

[45] LEIMINGERA J H, FRANKA M, WENKB C, et al. Distribution and characterization of *Streptomyces* species causing potato common scab in Germany [J]. Plant Pathology, 2013, 62 (3): 611 - 623.

[46] FAUCHER E, PARADIS E, GOYER C, et al. Characterization of streptomycetes causing deep-pitted scab of potato in Québec, Canada [J]. International Journal of Systematic Bacteriology, 1995, 45(2): 222 - 225.

[47] LESLIEA W. A patchwork of *Streptomyces* species isolated from potato common scab lesions in North America [J]. American Journal of Potato Research, 2009, 86(4): 247 - 264.

[48] SHASHKOV A S, STRESHINSKAYA G M, KOSMACHEVSKAYA L N, et al. NMR-based identification of cell wall galactomannan of *Streptomyces* sp. VKM Ac-2125 [J]. Carbohydrate Research, 2003, 338(19): 2021 - 2024.

[49] STEVENSN F J, SCHALL L A, CLARK C K, et al. Potato scab garden in the United States [J]. Phytopathology, 1942, 32: 965 - 971.

[50] DOUMBOU C, AKIMOV V, CÔTÉ M, et al. Taxonomic study on nonpathogenic streptomycetes isolated from common scab lesions on potato tubers [J]. Systematic and Applied Microbiology, 2001, 24(3): 451 - 456.

[51] WILLIAMS S T, GOODFELLOW M, ALDERSON G, et al. Numerical classification of *Streptomyces* and related genera [J]. Journal of General Microbiology, 1983, 129(6): 1743 - 1813.

[52] SHIRLING E B, GOTTLIEB D. Methods for characterization of *Streptomyces* species [J]. International Journal of Systematic Bacteriology, 1966, 16(3): 313 - 340.

[53] FAUCHER E, SAVARD T, BEAULIEU C. Characterization of actinomycetes isolated from common scab lesions on potato tubers [J]. Canadian Journal of Plant Pathology, 1992, 14 (3): 197 - 202.

[54] PARADIS E, GOYER C, HODGE N C, et al. Fatty acid and protein profiles of *Streptomyces scabies* strains isolated in eastern Canada [J]. International Journal Systematic Bacteriology, 1994, 44(1): 561 - 564.

[55] HEALY F G, LAMBERT D H. Relationships among *Streptomyces* spp. causing potato scab [J]. International journal of systematic bacteriology, 1991, 41(4): 479 - 482.

[56] KESWANI J, WHITMAN W B. Relationship of 16S rRNA sequence similarity to DNA hybridization in prokaryotes [J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2001, 51(2): 667 - 678.

[57] 中国科学院微生物研究所伯杰细菌鉴定手册翻译组. 伯杰细菌鉴定手册[M]. 8 版. 北京: 科学出版社, 1984.

[58] 聂峰杰, 陈虞超, 巩檑, 等. 西北地区马铃薯疮痂病病原菌鉴定及其生物学特性 [J]. 植物保护学报, 2019, 46(3): 611 - 617.

[59] BEAULIEU C, BEAUSÉJOUR J. Characterization of *Streptomyces scabies* mutants deficient in melanin biosynthesis [J]. Canadian Journal of Microbiology, 2004, 50(9): 705 - 709.

[60] 李驰, 刘艳, 梁燕, 等. 马铃薯疮痂病病原菌鉴定及其生物学特性 [J]. 农业生物技术学报, 2019, 27(5): 897 - 907.

[61] LEINER R. Probable involvement of thaxtomin A in pathogenicity of *Streptomyces scabies* on seedlings [J]. Phytopathology, 1996, 86(7): 709 - 713.

[62] LORIA R, BUKHALID R A, CREATH R A, et al. Differential production of thaxtomins by pathogenic *Streptomyces* species *in vitro* [J]. Phytopathology, 1995, 85(5): 537 - 541.

[63] LEHTONEN M J, RANTALA H, KREUZE J F, et al. Occurrence and survival of potato scab pathogens (*Streptomyces* species) on tuber lesions: quick diagnosis based on a PCR-based assay [J]. Plant Pathology, 2010, 53(3): 280 - 287.

[64] 杨德洁, 关欢欢, 于秀梅, 等. 2013—2017 年我国北方马铃薯产区疮痂病病原菌组成分析 [J]. 河南农业科学, 2018, 47 (8): 72 - 77.

[65] 康蓉, 王生荣. 甘肃马铃薯疮痂病病原初步鉴定 [J]. 植物保护, 2013, 39(3): 78 - 82.

[66] 殷修鲁. 我国马铃薯疮痂病病原菌多样性及主要致病类型分析[D]. 泰安: 山东农业大学, 2018.

[67] KING R R, LAWRENCE C H. Characterization of new thaxtomin A analogues generated *in vitro* by *Streptomyces scabies*

[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry，1996，44(4)：1108－1110.

[68] 赵伟全，刘大群，杨文香，等. 马铃薯疮痂病菌毒素及其致病性的研究 [J]. 植物病理学报，2005，35(4)：317－321.

[69] KING R R，LAWRENCE C H，CLARK M C，et al. Isolation and characterization of phytotoxins associated with *Streptomyces scabies* [J]. Journal of the Chemical Society-Chemical Communications，1989(13)：849－850.

[70] SCHEIBLE W R，FRY B，KOCHEVENKO A，et al. An *Arabidopsis* mutant resistant to thaxtomin A，a cellulose synthesis inhibitor from *Streptomyces* species [J]. The Plant Cell Online，2003，15(8)：1781－1794.

[71] HEALY F G，KRASNOFF S B，WACH M，et al. Involvement of a cytochrome P450 monooxygenase in thaxtomin A biosynthesis by *Streptomyces acidiscabies* [J]. Journal of Bacteriology，2002，184(7)：2019－2029.

[72] JOSHI M V，BIGNELL D R D，JOHNSON E G，et al. The Ara C/Xyl S regulator TxtR modulates thaxtomin biosynthesis and virulence in *Streptomyces scabies* [J]. Molecular Microbiology，2007，66(3)：633－642.

[73] KERS J A，WACH M J，KRASONFF S B，et al. Nitration of a peptide phytotoxin by bacterial nitric oxide synthase [J]. Nature，2004，429(6987)：79－82.

[74] WANNER L A，CHRIST B J. Using the *TxtAB* operon to quantify pathogenic *Streptomyces* in potato tubers and soil [J]. Phytopathology，2008，98(4)：405－412.

[75] KERS J A，CAMERON K D，JOSHI M V，et al. A large，mobile pathogenicity island confers plant pathogenicity on *Streptomyces* species [J]. Molecular Microbiology，2005，55(4)：1025－1033.

[76] KHATRI B B，TEGG R S，BROWNAND P H，et al. Temporal association of potato tuber development with susceptibility to common scab and *Streptomyces* scabiei-induced responses in the potato periderm [J]. Plant Pathology，2011，60(4)：776－786.

[77] KINKEL L L，BOWERS J H，SHIMIZU K. Quantitative relationships among thaxtomin A production，potato scab severity，and fatty acid composition in *Streptomyces* [J]. Canadian Journal of Microbiology，1998，44(8)：768－776.

[78] SEIPKE R F，LORIA R. *Streptomyces scabies* 87-22 possesses a functional tomatinase [J]. Journal of Bacteriology，2008，190(23)：7684－7692.

[79] 陈君. 山东地区马铃薯疮痂病病原菌的多样性及主要致病类型研究[D]. 泰安：山东农业大学，2017.

[80] 张露，艾玉廷，马健，等. 不同比例氟啶胺对马铃薯块茎疮痂病防治效果[J]. 中国马铃薯，2013，27(3)：175－178.

[81] 王前前，闫冲冲，付玉营，等. 安徽马铃薯疮痂病防治药剂筛选试验[J]. 安徽农学通报，2020，26(21)：82－83.

[82] 李宇晨. 内蒙古马铃薯疮痂病菌的分离鉴定及多样性[D]. 呼和浩特：内蒙古农业大学，2020.

[83] 王丹，姚晓东，李新凤，等. 山西晋城马铃薯疮痂病病原菌鉴定[J]. 山西农业大学学报(自然科学版)，2015，35(5)：495－498.

[84] 邢莹莹，吕典秋，魏琪，等. 黑龙江省部分地区马铃薯疮痂病菌种类及致病性鉴定[J]. 植物保护，2016，42(1)：26－32.

[85] 张海颖，郭凤柳，许华民，等. 河北省张北地区马铃薯疮痂病的病菌鉴定[J]. 江苏农业科学，2014，42(10)：131－134.

[86] 杜娟，任娟，赵思峰，等. 新疆马铃薯疮痂病病原的鉴定 [J]. 石河子大学学报(自然科学版)，2010，28(4)：414－417.

[87] 张萌，刘伯，于秀梅，等. 中国马铃薯疮痂病菌生物学特性分析 [J]. 中国农业科学，2010，43(12)：2603－2610.

[88] 信净净，于秀梅，赵伟全，等. 马铃薯疮痂病新致病种 *Streptomyces galilaeus* 致病毒素组分分析 [J]. 中国农业科学，2010，43(18)：3742－3749.

[89] 赵伟靖. 内蒙古地区马铃薯疮痂病病原菌的多样性及主要致病类型研究[D]. 泰安：山东农业大学，2018.

[90] 康蓉. 甘肃马铃薯疮痂病病原鉴定及药剂防治[D]. 兰州：甘肃农业大学，2013.

[91] 杨梦平，王瑞仙，杜魏甫，等. 云南省马铃薯疮痂病致病链霉菌种类组成研究[J]. 植物病理学报，2018，48(4)：445－454.

[92] 齐志国. 定西地区马铃薯疮痂病病原菌的分离、鉴定及其多样性研究[D]. 泰安：山东农业大学，2019.

[93] 邱雪迎，马丹丹，赵伟全，等. 微型薯蛭石基质中疮痂病原鉴定及菌药协同防治探索[J]. 河南农业科学，2019，48(3)：83－89.

[94] 崔凌霄. 甘肃省马铃薯疮痂病病原新记录及其防治研究[D]. 兰州：甘肃农业大学，2018.

[95] DEES M W，WANNER L A. In search of better management of potato common scab [J]. Potato Research，2012，55(3－4)：249－268.

[96] CONROY R J，JESSUP R J. Varieties of *Solanum tuberosum*，subsp. *andigena*，as a source of resistance to common scab [J]. Animal Production Science，1962，2(7)：242－243.

[97] EDMUNDSON W C，ME LEAN J G，FRUTCHEY C W，et al. Navajo and Blanca：Two new potato varieties resistant to scab and adapted to Colorado [J]. American Potato Journal，1961，38(7)：236－239.

[98] PASCO C，JOUAN B，ANDRIVON D. Resistance of potato genotypes to common and netted scab-causing species of *Streptomyces* [J]. Plant Pathology，2005，54(3)：383－392.

[99] 刘喜才，张丽娟，孙邦升，等. 马铃薯种质资源研究现状与发展对策 [J]. 中国马铃薯，2007(1)：39－41.

[100] 杜魏甫. 云南省马铃薯疮痂病菌鉴定及品种资源抗性评价[D]. 昆明：云南农业大学，2016.

[101] 王腾，马爽，孙继英，等. 不同马铃薯品种对疮痂病的田间抗性比较[J]. 黑龙江农业科学，2018(2)：58－60.

[102] 何虎翼，谭冠宁，何新民，等. 马铃薯品种(系)资源的疮痂病抗性鉴定[J]. 植物遗传资源学报，2017，18(4)：786－793.

[103] 吴立萍. 马铃薯种质资源的疮痂病抗性鉴定及其抗源的遗传多样性分析[D]. 大庆：黑龙江八一农垦大学，2017.

[104] 赵远征，徐利敏，聂峰杰，等. 不同马铃薯品种抗疮痂病的田间鉴定与评价[J]. 北方农业学报，2020，48(1)：81－86.

[105] 李爽. 23 个马铃薯品种资源疮痂病抗性鉴定和评价指标筛选[D]. 长春：吉林农业大学，2019.

[106] LARKIN R P. Relative effects of biological amendments and crop rotations on soil microbial communities and soilborne diseases of potato [J]. Soil Biology and Biochemistry，2008，40(6)：1341－1351.

(下转 28 页)

accompanied by quaternary structural change [J]. Journal of Biological Chemistry, 2007, 282(37): 27459 - 27467.

[39] FRADKOV A, BEREZHNOY S, BARSOVA E, et al. Enzyme from the medicinal leech (*Hirudo medicinalis*) that specifically splits endo-(-γ-Glu)-Lys isopeptide bonds: cDNA cloning and protein primary structure [J]. FEBS Letters, 1996, 390(2): 145 - 148.

[40] ZAVALOVA L, LUKYANOV S, BASKOVA I, et al. Genes from the medicinal leech (*Hirudo medicinalis*) coding for unusual enzymes that specifically cleave endo-epsilon (gamma-Glu)-Lys isopeptide bonds and help to dissolve blood clots [J]. Molecular & General Genetics, 1996, 253(1/2): 20 - 25.

[41] PRAGER E M, JOLLèS P J. Animal lysozymes c and g: an overview [J]. EXS, 1996, 75: 9 - 31.

[42] MALCOLM B A, ROSENBERG S, COREY M J, et al. Site-directed mutagenesis of the catalytic residues Asp-52 and Glu-35 of chicken egg white lysozyme [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1989, 86(1): 133 - 137.

[43] PASKEWITZ S M, LI B, KAJLA M K. Cloning and molecular characterization of two invertebrate-type lysozymes from *Anopheles gambiae* [J]. Insect Molecular Biology, 2010, 17(3): 217 - 225.

[44] YOKOYAMA K, SATO M, HANEDA T, et al. An N-acetyllactosamine-specific lectin, PFA, isolated from a moth (*Phalera flavescens*), structurally resembles an invertebrate-type lysozyme [J]. Insect Biochemistry & Molecular Biology, 2014, 54:106 - 111.

[45] BASKOVA I P, ZAVALOVA L L. Polyfunctionality of destabilase, a lysozyme from a medicinal leech [J]. Bioorganicheskaia khimiia, 2008, 34(3): 337 - 343.

[46] ZHANG Hongwei, SUN Chen, SUN Shanshan, et al. Functional analysis of two invertebrate-type lysozymes from red swamp crayfish, *Procambarus clarkii* [J]. Fish & Shellfish Immunology, 2010, 29(6): 1066 - 1072.

[47] SUPUNGUL P, RIMPHANITCHAYAKIT V, AOKI T, et al. Molecular characterization and expression analysis of a c-type and two novel muramidase-deficient i-type lysozymes from *Penaeus monodon* [J]. Fish & Shellfish Immunology, 2010, 28(3): 490 - 498.

[48] DOBSON D E, PRAGER E M, WILSON A C. Stomach lysozomes of ruminants. I. Distribution and catalytic properties [J]. Journal of Biological Chemistry, 1984, 259(18): 11607 - 11616.

[49] XUE Q G, ITOH N, SCHEY K L, et al. A new lysozyme from the eastern oyster (*Crassostrea virginica*) indicates adaptive evolution of i-type lysozymes [J]. Cellular & Molecular Life Sciences, 2007, 64(1): 82 - 95.

[50] HERREWEGHE J M, MICHIELS C W. Invertebrate lysozymes: Diversity and distribution, molecular mechanism and *in vivo* function [J]. Journal of Biosciences, 2012, 37(2): 327 - 348.

[51] BOMAN. Gene-encoded peptide antibiotics and the concept of innate immunity: an update review [J]. Scandinavian Journal of Immunology, 1998, 48(1): 15 - 25.

[52] SEUFI A E M, HAFEZ E E, GALAL F H. Identification, phylogenetic analysis and expression profile of an anionic insect defensin gene, with antibacterial activity, from bacterial-challenged cotton leafworm, *Spodoptera littoralis* [J/OL]. BMC Molecular Biology, 2011, 12(1): 47. DOI: 10.1186/1471-2199-12-47.

[53] MANDAL A, KLOTZ K L, SHETTY J, et al. SLLP1, a unique, intra-acrosomal, non-bacteriolytic, c lysozyme-like protein of human spermatozoa [J]. Biology of Reproduction, 2003, 68(5): 1525 - 1537.

[54] KANOST M R, JIANG Haobo, YU Xiaoqiang. Innate immune responses of a lepidopteran insect, *Manduca sexta* [J]. Immunological Reviews, 2004, 198(1): 97 - 105.

(责任编辑：杨明丽)

(上接 16 页)

[107] 赵红艳. 内蒙古地区马铃薯疮痂病生防菌的筛选鉴定及防效研究[D]. 泰安：山东农业大学，2018.

[108] LIU Daqun, ANDERSON N A, KINKEL L L. Field evaluation of antagonistic *Streptomyces* strains on biocontrol of potato scab [J]. 植物病理学报，2000,30(3): 237 - 244.

[109] NEENO-ECKWALL E C, KINKEL L L, SCHOTTEL J L. Competition and antibiosis in the biological control of potato scab [J]. Canadian Journal of Microbiology, 2001, 47(4): 332 - 340.

[110] 奚启新，杜凤英，王凤山，等. 调节土壤 pH 值和药剂防治马铃薯疮痂病 [J]. 中国马铃薯，2000(1): 57 - 58.

[111] DAVIS J R, MCMASTER G M, GALLIHAN R H. Influence of soil moisture and fungicide treatments on common scab and mineral content of potatoes [J]. Phytopathology, 1976, 66(2): 228 - 233.

[112] ADAMS M J, LAPWOOD D H. Studies on the lenticel development, surface microflora and infection by common scab (*Streptomyces scabies*) of potato tubers growing in wet and dry soils [J]. Annals of Applied Biology, 2010, 90(3): 335 - 343.

[113] 赵萍，岳新丽，康胜. 采用不同基质防治马铃薯微型薯疮痂病的试验[J]. 中国马铃薯，2012, 26(1): 43 - 45.

[114] 周芳，贾景丽，刘兆财，等. 2，4-D 防治马铃薯疮痂病的效果[J]. 中国马铃薯，2018, 32(4): 235 - 239.

[115] 张笑宇，胡俊，安智慧. 几种杀菌剂对马铃薯疮痂病菌的室内毒力[J]. 内蒙古农业大学学报(自然科学版)，2009, 30(4): 47 - 50.

[116] 王宏虬，缪福俊，李彪，等. 马铃薯疮痂病最适诱抗剂筛选试验[J]. 南方农业学报，2013, 44(7): 1125 - 1129.

[117] 徐雪亮，刘子荣，曾绍民，等. 5 种生物药剂防治马铃薯主要病害田间药效试验[J]. 中国农学通报，2020, 36(9): 122 - 126.

[118] 石莹莹，赵盼，宋双伟，等. 马铃薯疮痂病拮抗菌 YN-2 - 2 的分离与鉴定[J]. 微生物学通报，2020, 47(8): 2425 - 2435.

[119] 高同国，姜军坡，郭晓军，等. 马铃薯疮痂病高效拮抗菌的筛选及鉴定[J]. 江苏农业科学，2016, 44(12): 157 - 159.

[120] 徐红艳，王卫，王彬，等. 刺五加内生放线菌对马铃薯疮痂病菌拮抗作用初探[J]. 西北农业学报，2016, 25(11): 1742 - 1748.

(责任编辑：杨明丽)