

花生叶部病害研究进展

范燕, 赵雪飞, 刘晓光* (唐山市农业科学研究院, 河北唐山 063000)

摘要 花生是我国重要的油料作物, 叶部病害是制约花生品质和产量的重要因素。阐述了花生主要叶部病害的种类、症状、病原菌的生物学特性、抗性基因的定位、抗性种质资源的筛选以及药剂防治筛选等方面的进展, 并展望了今后研究的方向和重点, 以期为花生叶部病害的研究及防控提供参考。

关键词 花生; 叶部病害; 研究进展; 展望

中图分类号 S435.652 **文献标识码** A

文章编号 0517-6611(2022)14-0004-05

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2022.14.002



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

Research Advance in the Leaf Diseases of Peanut

FAN Yan, ZHAO Xue-fei, LIU Xiao-guang (Tangshan Academy of Agricultural Sciences, Tangshan, Hebei 063000)

Abstract Peanut is an important oil crop in China, and leaf disease is an important factor restricting the quality and yield of peanut. This paper reviewed the types and symptoms of main leaf diseases in peanut, the biological characteristics of the pathogens, the location of resistance genes, the screening of resistant germplasm and the screening of pesticide control, and prospected the direction and focus of future research, so as to provide a theoretical basis for peanut leaf disease control.

Key words Peanut; Leaf disease; Research advance; Expectation

花生(*Arachis hypogaea* Linn.)属蔷薇目豆科一年生草本植物, 是世界重要的油料和经济作物。作为一种经济效益高的大田作物, 花生在保障我国居民膳食营养健康、提高农民收入、发展农业生态等方面具有重要现实意义。目前, 我国花生播种面积为 465 万 hm^2 , 不到世界花生种植面积的 1/5, 但总产量和单产均位居世界第一。花生是我国重要的出口创汇作物, 出口全球 80 多个国家^[1], 花生在我国农业产业结构中占有重要地位。然而病害严重制约了花生品质和产量, 其中叶部病害的影响在所有花生病害中尤为突出。据调查, 我国花生主要的叶部病害有早斑病、晚斑病、网斑病、锈病、疮痂病、焦斑病、炭疽病。该研究综述花生主要叶部病害的研究进展, 旨在为花生叶部病害的研究及防控提供参考。

1 花生早斑病

又称褐斑病, 全世界花生产区均有发生。主要发生在叶片, 严重时可侵害叶柄、托叶、茎秆甚至果针。病斑边缘有黄色晕圈, 在叶片正面呈黄褐色或深褐色, 背面呈黄褐色。该病害常发生在 25 $^{\circ}\text{C}$ 左右, 一般于开花期开始发病。病原为花生尾孢菌(*Cercospora arachidicola* Hori), 在叶片正面产生分生孢子。以子座、子囊腔及菌丝团在花生病残体上越冬, 翌年条件适宜时产生分生孢子进行侵染, 主要传播方式为气流传播^[2]。

关于花生早斑病病原的研究, Orner 等^[3]在 2015 年报道了花生尾孢菌的基因组序列。谢瑾卉等^[4]对 119 个花生早斑病标样的 rDNA-ITS 基因进行了测序, 发现所有样本的基因序列完全一致, 表明病原菌不具有遗传多样性。病原适宜

生长的温度范围, 不同研究学者观点略有不同, Davis 等^[5]认为是 10~37 $^{\circ}\text{C}$, 最适温度为 25~30 $^{\circ}\text{C}$, 低于 10 $^{\circ}\text{C}$ 或高于 37 $^{\circ}\text{C}$ 均不能生长; 谢瑾卉等^[4]则认为是 5~35 $^{\circ}\text{C}$, 分生孢子 在 10~35 $^{\circ}\text{C}$ 内均可萌发, 但他们对产孢最适温度的观点是一致的, 均为 25 $^{\circ}\text{C}$, 水为产孢的必要条件。周如军等^[6-7]发现病原菌在叶面相对湿度 90% 以上, 温度在 20~30 $^{\circ}\text{C}$ 时极易侵染, 即相对高温和极度潮湿条件有利于花生早斑病菌的传播。

关于花生早斑病的季节流行研究, 周如军等^[8-10]发现季流行曲线均为典型 S 形曲线, 病害流行阶段存在一定差异, 这可能与田块初始菌源量、花生品种抗性、地区间和年份间的气象因素有关^[11]。

在早斑病田间病情研究方面, 由于分生孢子可随风雨进行反复传播, 评估可以以田间孢子捕捉的方式替代高强度的田间病情调查工作^[12]。于舒怡等^[10]研究发现前 7 d 平均气温、平均相对湿度、平均叶面湿润时数、累计降雨量这 4 个因素可作为预测早斑病模型关键的输入变量。

关于花生抗早斑病的分子学研究, 孟丹娜等^[13]利用外源化学物质诱导, 发现硅酸钠具有较好的诱抗效果。Sundaresha 等^[14]从芥菜型油菜(*Brassica juncea*)和胡芦巴(*Trigonella foenum-graecum*)中过表达了 NPR1 和防御素两个基因, 这两个基因对花生早斑病表现出不同程度的抗性, 转基因植株表现为病斑数量减少和发病延迟。Rathod 等^[15]鉴定了花生抗尾孢菌感染植株后的防御相关基因。利用 RNA-Seq 方法研究花生植株中早期植物-病原体的相互作用, 共鉴定了 8 591 个 EST-SSR 标记, 确定了基因本体分析与植物防御机制相关的途径。Zongo 等^[16]利用 6 个亲本(NAMA、B188、PC79-79、QH243C、TS32-1 和 CN94C) 6 $\times$ 6 个 F₂ 全双列杂交群体, 评估早斑病的抗性性状的遗传方式, 得出以下 4 个结论: ①加性和非加性基因作用均参与了早斑病抗性性状的遗传, 但以加性基因作用为主; ②胞质效应对早斑病抗性

基金项目 国家现代农业产业技术体系项目(CARS-13); 唐山市科技计划项目(19150213E); 唐山市重点实验室建设项目(2020TS008b)。

作者简介 范燕(1982—), 女, 山西太原人, 助理研究员, 硕士, 从事花生植保工作。*通信作者, 副研究员, 从事花生高产栽培及产业推广工作。

收稿日期 2022-03-11

也有影响;③早期世代选择对早斑病的抗性是有效的;④亲本系 NAMA、PC79 - 79 和 B188 可作为抗早斑病育种的良好供体。Agarwal 等^[17]从“Tifrunner”中定位了 7 个早斑病抗性 QTL,开发了一个 SNP 标记“B05_22527171”,该标记可用于早斑病抗性辅助选择。

关于抗性品种筛选的报道,周如军等^[8,18-20]采用田间病圃鉴定法和田间自然药圃法,发现多数花生品种抗早斑病差,整体上缺乏较高抗品种。由于气候、地理、土壤等因素不同,以及栽培方法、施用药剂、水肥管理等多方面差异的影响,同一品种在不同的试验区域表现抗性也不同。林英等^[20]还认为花生品种垂直抗性是改善此病害的关键因素。

关于花生早斑病不同药剂防治的研究,不同学者有不同看法。温少华等^[21]认为,咪酰胺 2 000 mg/kg 的田间防治效果最佳,适用于重病地区。Johnson 等^[22]认为吡唑醚菌酯、戊硫吡啶和丙硫唑醇有较好的防治效果。沈一等^[23]认为含多菌灵、苯醚甲环唑、三唑类的氟硅唑或氟环唑和异菌脲的药剂对早斑病病原菌的抑制效果较佳。何献声^[24]认为吡唑醚菌酯与苯醚甲环唑混剂防治效果最佳。安福涛等^[25]认为 5% 己唑醇悬浮剂 1 000 倍液处理防效最高。

2 晚斑病

又称黑斑病,是危害最重、分布最广的真菌性病害^[26],全世界花生区均有发生。一般在结荚期发生,有时也会在下针期发生。病斑比早斑小,为 1~5 mm,近圆形或圆形,呈黑褐色,叶片正反面颜色相近,个别品种也存在周围黄色晕圈。病菌的分生孢子位于叶片的背面,这是区分于早斑病的重要特征。病情严重时会侵染茎秆,使其变黑枯萎。病原为落花生短胖孢[*Cercosporidium personatum* (Berk. & Curt.) Deighton],病菌在 10~35 ℃ 均可生长,最适温度为 28 ℃,致死温度是 60 ℃,最适 pH 为 6。分生孢子萌发最适温度为 25 ℃,致死温度为 52 ℃,最适 pH 为 6,由于孢子萌发需要一定的湿度,故清晨露水刚消失和下雨之前是分生孢子扩散的高峰期。另外,光暗交替有利于菌丝生长和孢子的萌发^[27]。由于叶片被病斑覆盖,影响光合作用,在花生中后期,有大量叶片枯死脱落,导致植株早衰减产,严重时减产 50% 以上^[28],晚斑病在全球花生生产中每年造成的损失达 6 亿美元^[29]。

晚斑病抗性分子研究方面,有学者认为晚斑病抗性是受隐性基因控制^[30-33],有学者认为是受主效基因控制^[34-35],也有学者认为是晚斑病抗性以基因加性效应为主^[36-40]。关于晚斑病抗性 QTL 定位研究有不少。Sujay 等^[41]鉴定出 28 个 QTL 位点。Zhou 等^[42]分别在染色体 A01、A04、A05、A06、A08、A10、B01、B04、B06 和 B10 上鉴定出 20 个晚斑病抗性 QTL 位点。Kolekar 等^[43]在 AhXV 上定位了与晚斑病抗性紧密连锁的 QTL (GM2009-IPAHM103),鉴定出 3 个与晚斑病抗性相关的高贡献率的 QTL 位点。Pandey 等^[44]发现 22 个抗晚斑病 QTLs。Agarwal 等^[17]发现 2 个分别位于连锁群 A05 和连锁群 B03 的主效 QTL。Han 等^[45]发现一个抗晚斑病主效 QTL 位于 B05 染色体上。Chu 等^[46]鉴定出 3 个抗晚斑病 QTLs (qLLSA05、qLLSB03 和 qLLSB05)。Ahmad 等^[47]利

用“GJG17”,定位到 A03 染色体上 331.7 kb 区间,并获得了 SSR-GO340445 抗晚斑病辅助选择标记。Shirasawa 等^[48]通过对 3 个抗性导入系“GPBD 4”“ICGV 86699”和“VG 9514”进行全基因组重测序,定位到 A02 染色体 1.2 Mb 区间,并预测了 4 个候选基因。一些报道认为转基因可有效提高花生晚斑病抗性。花生中过表达其他生物基因,如芥菜防御素基因(*BjD*)、细菌、水稻几丁质酶基因、龙葵 *Sni-OLP* 和萝卜 *Rs-AFP2* 基因对晚斑病抗性水平有一定的提高^[49-51]。Kumar 等^[52]从花生野生种 *Arachis diogeni* 中克隆抗晚斑病 *AdCyp* 基因转化烟草对晚斑病抗性有所增加。

目前已公布的抗晚斑病花生栽培种约有 185 份(品种 128 份,品系 57 份)^[53]。抗晚斑病育种方面报道有一些。Chu 等^[46]利用晚斑病抗性资源“PI203396”和“PI576638”,先后培育了“Georganic”“Tifrunner”“NC94022”等品种和品系。Kelly 等^[54]育成高抗晚斑病新品种“Sutherland”。Dwivedi 等^[55]选育出 5 个抗晚斑病亲本材料,分别为 ICGV99006、ICGV99013、ICGV99004、ICGV9903、ICGV99001。董炜博等^[56]引进高抗晚斑病品种“UF91108”。Stalker^[57]培育出“GPBD4”和“ICGV86699”等抗晚斑病品种。袁虹霞等^[58]筛选出 5 个抗早斑和晚斑病的品种,分别为开农 31、豫花 6 号、濮花 8030、豫花 11 号、豫花 15 号。

3 网斑病

主要分布在温带花生区,我国主要分布于黄淮及以北区域。网斑病是花生重要的叶部病害,主要发生在花生生长中后期,以侵害叶片为主,严重时也可使叶柄、茎秆受害。该病发病快、蔓延迅速、危害严重。在我国,因网斑病花生一般可减产 10%~20%,严重时可达 30% 以上^[59]。

网斑病有 3 种类型:一是类早斑型,病斑较小、近圆形,周围有黄色晕圈,病斑可穿透叶片,但背面的病斑较小;二是网纹型,病斑较大,病斑网纹状或星芒状,病斑不规则形,边缘不清晰,常扩大或连片形成黑褐色病斑,病斑不穿透叶片;三是污斑型,病斑相对较小,不规则形,边缘清晰,周围无黄色晕圈^[60]。

病原为花生茎点霉(*Peyronella arachidicola*)。Zhang 等^[61]报道了引起网斑病的 Wb2 的基因组序列草图,约为 34.11 Mb,包含 37 330 个 ORFs,其中 GC 含量为 49.23%。之后,Li 等^[62]报道了病原的基因组序列 YY187,大小为 47.3 Mb,由 26 个 contig 组成(N50=2.2 Mb),G + C 含量为 56.37%。病菌以菌丝、分生孢子器或假囊壳在花生病残体上越冬,来年分生孢子借风雨、气流传播。低温、多湿导致病害的流行。影响网斑病发生的主要因素依次是生育日数>相对湿度>气温^[63]。

关于网斑病抗性的研究有一些报道。用水杨酸等物质作为诱抗剂可提高花生网斑病的抗性,减轻侵染程度^[64]。贝莱斯芽孢杆菌 BP-1 菌液对防治花生网斑病具有很好的效果,其发酵原液稀释 200 倍后,在田间防治效果可达 60.65%^[65]。Liu 等^[66]利用高通量全基因组测序技术对花生的网斑病抗性进行了 QTL 定位,构建了分布在 20 个连锁群

(LGs) 上的包含 3 634 个标记的高密度遗传图谱,平均遗传距离为 0.5 cM,检测到 8 个抗网斑病 QTL 和 2 个主效 QTL qWBRA04 和 qWBRA14(与 40 个负责编码 NBS-LRR 或其他相关抗病蛋白的候选基因连锁)。

4 花生锈病

主要分布于亚热带和温带,在我国主要发生于长江流域以南。病原为锈菌(*Puccinia arachidis* Speg.),侵染花生叶片,使其正面和背面出现针尖大小的淡黄色病斑,后扩大为淡红色突起斑。严重时叶片很快干枯呈烧焦状,但不脱落。锈病夏孢子靠气流远距离传播。锈病可使荚果变小,含油量降低,减产 50%,若与其他叶斑病同时发生减产可达 70%,甚至绝收^[67-68]。

近年来有一些关于锈病的分子学研究报道。2018 年,Shirasawa 等^[48]对来自感病系 TAG24 和抗病系 GPBD4 的重组自交系(RILs)进行基因分型分析,QTL 分析分别揭示了 A02 和 A03 染色体 LLS 和抗锈性的主要遗传位点。2019 年,Chaudhari 等^[69]研究发现 66 个基因型对锈病有抗性,其中 9 个抗 LLS 和锈病基因型在病压条件下产量比对照增产 77%~120%,可作为 LLS 和锈病抗性育种的潜在亲本。2020 年,Rathod 等^[70]对抗锈病和感锈病花生基因型进行了 RNA-Seq 对比分析。Marka 等^[71]发现 *Tcchitinase-I* 基因的表达可提高花生锈病的抗性。Ahmad 等^[47]验证了 1 个具有诱导超敏反应(HR)作用的包含 *R* 基因和抗性相关基因的锈病主效 QTL,检测到 12 个抗 LLS 和锈病的基因型。2021 年,Bertioli 等^[72]报道花生野生近缘系的 2 个诱导异源四倍体 GA-Bat-Sten1 和 GA-MagSten1 对叶斑病、锈病和根结线虫具有较高的抗性。

5 花生疮痂病

近年来,该病害在我国多数花生产区呈日益严重趋势。叶片上的病斑约 1 mm,呈淡褐色,圆形或不规则,病斑中部凹陷,边缘突起。病柄和分枝上连片形成更大更不规则的病斑,严重时可扩展为呈烧焦状的溃烂疮痂。病害后期,茎秆严重扭曲呈“S”状。病原为落花生痂圆孢菌(*Sphaceloma arachidis* Bitaucourt et Jenkins),通过病残体越冬成为来年的侵染源,田间通过气流传播。

目前花生疮痂病的研究主要集中在特定地区的发生规律、药剂筛选防治等方面,花生品种抗病筛选的研究有少量报道^[73-75]。分子学研究还刚刚起步,主要集中在病原菌的鉴定、生物学特性和病菌毒素等方面^[76-79]。焦文莉^[78]首次揭示了花生疮痂病菌全基因组,获得 6.28 Gb 的高质量测序数据,基因组总长约为 33.18 Mb,GC 含量为 48.24%。基因组包含 9 174 个蛋白编码基因,其中 734 个分泌蛋白,124 个转运蛋白相关基因(TCDB),949 个含有信号肽的蛋白编码基因,1 829 个跨膜蛋白编码基因,以及 127 个非编码 RNA 和 13 个假基因。许梦雪^[79]构建了花生疮痂病菌突变体库,对病菌生物学特性、毒力次生代谢、侵染过程及重测序进行了研究。李元杰等^[77]筛选出 8 条适用于花生疮痂病菌遗传多样性分析的 ISSR 引物。

6 花生焦斑病

我国各产区均有发生,以山东、河南、湖北、广东和广西等地发生较为严重。该病有两种病斑,一种为在叶片末端呈楔形且边缘有黄带的焦斑,另一种为在叶片表面呈密密麻麻小黑点的胡麻斑。病原为落花生小光壳菌(*Leptosphaerulina arachidicola*),常在花生病残体上越冬,来年以子囊孢子传播。

目前,关于花生焦斑病的研究国内外报道较少,主要集中在田间识别和防治方面。在病菌的生物学特性方面,郭金利等^[80-81]发现病菌菌丝最适生长条件为 25℃,pH 6,碳营养以可溶性淀粉最佳,氮素营养以牛肉膏、蛋白胨为最佳。光暗交替有利于菌丝生长。关于病菌的产孢条件还没有相关报道。另外,郭金利^[80]研究发现,河南花生焦斑病菌具有丰富的遗传多样性。

7 花生炭疽病

世界范围内美国、印度、阿根廷、塞内加尔、乌干达等国家有报道分布,我国有发生但危害程度较轻。

病斑多发生于叶尖或叶缘,呈半圆形或不定形,褐色至暗褐色,有不明显轮纹,边缘为浅黄褐色。病斑沿主脉发展扩大,后期斑面出现针头大小黑粒,即为分生孢子盘。病原为平头刺盘孢[*Colletotrichum truncatum* (Schw.) Andr. et Moore],以菌丝体或分生孢子盘附着在病残体、荚果或种子上越冬,来年借风雨传播。

花生炭疽病的相关报道很少,2020 年 Zhao 等^[82]首次报道,来自荷兰大豆炭疽病的病原菌 *C.chlorophyti* 可引起花生炭疽病。

8 研究前景和展望

花生叶部病害的防治有以下 4 个基本思路。①选育抗病品种,抗病花生品种的广泛推广是最直接高效的防治手段。抗病种质资源的筛选以及野生种高抗病性的利用是培育出抗病高产花生的有效途径。②田间微调控,轮作倒茬。花生叶部病害病原菌寄主单一,与薯类或禾谷类轮作倒茬可有效控制病害的危害程度。一般轮作换茬 2 年以上效果较好,间套作模式种植。花生叶部病害主要靠气流传播,间作植株较花生高,对分生孢子的流行起到了阻隔作用,稀释了病害的危害程度;及时清除病株残体,深耕土壤,使土表病菌失去侵染能力而减少初侵染来源;适时播种,合理密植,平衡施肥,提高植株抗病能力;选用环保型农药,根据病害发生规律适时适量,对症用药。筛选高效、低毒的生物农药制剂在未来有更大发展前景。③抗病分子育种研究,通过对花生叶部病害各病原菌的生物学特性研究和抗性基因的定位,构建抗病基因分子选育平台。转基因导入植株,培育抗病花生新品种,该研究手段在未来将大有作为。④病害智能管理系统的构建,以计算机视觉技术为手段,结合图像处理技术,通过提取病斑的颜色、形状以及纹理特征实现模型的构建,精准判断病害类型。努力构建花生智能管理信息系统,通过病害的快速识别,及时提供防治方法,帮助农民科学管理花生种植。目前,张烁等^[83-84]已在该方面进行了初步研究。加快数

字化农业的推进将是未来农业发展的方向。

参考文献

[1] 张立伟,王辽卫.我国花生产业发展状况、存在问题及政策建议[J].中国油脂,2020,45(11):116-122.

[2] WU L,DAMICONE J P,DUTHIE J A,et al.Effects of temperature and wetness duration on infection of peanut cultivars by *Cercospora arachidicola* [J].Phytopathology,1999,89(8):653-659.

[3] ORNER V A,CANTONWINE E G,WANG X M,et al.Draft genome sequence of *Cercospora arachidicola*,causal agent of early leaf spot in peanuts[J].Genome Announc,2015,3(6):1-4.

[4] 谢瑾卉,裴雪,林英,等.辽宁省花生褐斑病菌病原菌分离鉴定及生物学特性研究[J].中国植保导刊,2021,41(4):5-12.

[5] DAVIS D P,JACOBI J C,BACKMAN P A.Twenty-four-hour rainfall, a simple environmental variable for predicting peanut leaf spot epidemics [J].Plant Dis,1993,77(7):722-725.

[6] 周如军,崔建潮,傅俊范,等.花生褐斑病菌和网斑病菌混合感染对侵染概率和潜育期的影响[J].中国农业科学,2015,48(21):4264-4271.

[7] 崔建潮,周如军,傅俊范,等.花生褐斑病和网斑病田间混发流行过程及其产量损失研究[J].植物病理学报,2016,46(2):265-272.

[8] 周如军,徐喆,王大洲,等.辽宁花生褐斑病发生及时间流行动态模型研究[J].中国油料作物学报,2014,36(4):533-537.

[9] IJAZ M,HAQUE M I,RAUF C A,et al.Correlation between humid thermal ratio and epidemics of cercospora leaf spot of peanut in pothwar[J].Pakistan J Bot,2011,43(4):2011-2016.

[10] 于舒台,臧超群,谢瑾卉,等.花生褐斑病表现侵染速率、空中分生孢子密度与气象因素的相关性分析[J].中国油料作物学报,2019,41(6):938-946.

[11] COOKE B M,JONES D G,KAYE B.The epidemiology of plant diseases [M].Dordrecht;Kluwer Academic Publishers,2006.

[12] ALDERMAN S C.Effect of temperature and relative humidity on development of *Cercosporidium personatum* on peanut in Georgia[J].Plant Dis,1994,78(7):690.

[13] 孟丹娜,周如军,赵杰峰,等.外源化学物质诱导花生抗褐斑病和网斑病效果[J].中国油料作物学报,2017,39(5):681-686.

[14] SUNDARESHA S,ROHINI S,APPANNA V K,et al.Co-overexpression of *Brassica juncea* NPR1(BjNPR1) and *Trigonella foenum-graecum* defensin (*Tfgd*) in transgenic peanut provides comprehensive but varied protection against *Aspergillus flavus* and *Cercospora arachidicola*[J].Plant Cell Rep,2016,35(5):1189-1203.

[15] RATHOD V,HAMID R,TOMAR R S,et al.Peanut (*Arachis hypogaea*) transcriptome revealed the molecular interactions of the defense mechanism in response to early leaf spot fungi (*Cercospora arachidicola*) [J/OL].Plant Gene,2020,23[2021-08-20].https://doi.org/10.1016/j.plgene.2020.100243.

[16] ZONGO A,KONATE A K,KOÏTA K,et al.Diallel analysis of early leaf spot (*Cercospora arachidicola* Hori) disease resistance in groundnut[J].Agronomy,2019,9(1):1-12.

[17] AGARWAL G,CLEVENGER J,PANDEY M K,et al.High-density genetic map using whole-genome resequencing for fine mapping and candidate gene discovery for disease resistance in peanut[J].Plant Biotechnol J,2018,16(11):1954-1967.

[18] 傅俊范,崔建潮,周如军,等.辽宁花生主栽品种(系)对褐斑病和网斑病抗性鉴定[J].植物保护,2015,41(1):171-173.

[19] 路兴涛,张成玲,张田田,等.不同花生品种对花生褐斑病和网斑病抗病性鉴定[J].花生学报,2013,42(3):52-55.

[20] 林英,谢瑾卉,刘欣宇,等.不同花生品种对花生褐斑病的抗性评价[J].辽宁农业科学,2018(4):33-36.

[21] 温少华,晏立英,方先兰,等.五种杀菌剂对花生褐斑病菌室内毒力的影响和田间药效[J].中国油料作物学报,2012,34(4):433-437.

[22] JOHNSON R C,CANTONWINE E G.Post-infection activities of fungicides against *Cercospora arachidicola* of peanut (*Arachis hypogaea*) [J].Pest Manag Sci,2014,70(8):1202-1206.

[23] 沈一,刘惠惠,陈志德.常用农药对花生褐斑病致病菌的抑制效果[J].江苏农业科学,2015,43(6):130-132.

[24] 何献声.吡唑醚菌酯与苯醚甲环唑混剂对花生褐斑病的防治[J].农药,2014,53(9):677-679.

[25] 安福涛,朱茂山,谢瑾卉.不同杀菌剂对花生褐斑病的防效及对产量的影响[J].中国植保导刊,2017,37(8):68-70.

[26] SINGH M P,ERICKSON J E,BOOTE K J,et al.Using the CSM-CROP-GRO-peanut model to simulate late leaf spot effects on peanut cultivars of differing resistance[J].Agron J,2013,105(5):1307-1316.

[27] 鄢洪海,张茹琴.环境因子对花生黑斑病菌生长发育的影响[J].湖北农业科学,2009,48(9):2145-2148.

[28] ZHANG S A,REDDY M S, KOKALIS-BURELLE N,et al.Lack of induced systemic resistance in peanut to late leaf spot disease by plant growth-promoting rhizobacteria and chemical elicitors[J].Plant Dis,2001,85(8):879-884.

[29] 韩锁义,张新友,朱军,等.花生叶斑病研究进展[J].植物保护,2016,42(2):14-18.

[30] SHARIEF Y.The inheritance of *Cercospora* leafspot resistance in *Arachis* species[D].Raleigh;North Carolina State University,1972.

[31] NEVILL D J.Inheritance of resistance to *Cercosporidium personatum* in groundnuts:A genetic model and its implications for selection[J].Oleagineux,1982,37(7):355-363.

[32] TIWARIS S P,GHEWANDE M P,MISHRA D P.Inheritance of resistance to rust and late leaf spot in groundnut (*Arachis hypogaea*) [J].J Cytol Genet,1984,19:97-101.

[33] MOTAGI B N,GOWDA M V C,NAIDU G K.Inheritance of late leaf spot resistance in groundnut mutants[J].Indian J Genet Plant Breeding,2000,60(3):347-352.

[34] 夏友霖,廖伯寿,李加纳,等.花生晚斑病抗性 AFLP 标记[J].中国油料作物学报,2007,29(3):318-321.

[35] 漆燕,吕茂应,廖俊华,等.花生晚斑病及主要产量性状表型遗传变异分析[J].西南农业学报,2016,29(10):2290-2293.

[36] KORNEGAY J L,BEUTE M K,WYNNE J C.Inheritance of resistance to *Cercospora arachidicola* and *Cercosporidium personatum* in Six Virginia-type Peanut Lines[J].Peanut Sci,1980,7(1):4-9.

[37] WALLS S B,WYNNE J C.Combining ability for resistance to *Cercosporidium personatum* for five late leafspot-resistant peanut germplasm lines[J].Oleagineux,1985,40(7):389-396.

[38] JOGLOY S,WYNNE J C,BEUTE M K.Inheritance of late leafspot resistance and agronomic traits in peanut[J].Peanut Sci,1987,14(2):86-90.

[39] PASUPULETI J,RAMAIHA V,RATHORE A,et al.Genetic analysis of resistance to late leaf spot in interspecific groundnuts [J].Euphytica,2013,193(1):13-25.

[40] 夏友霖,敬昱霖,毛金雄,等.花生晚斑病抗性遗传分离分析[J].中国油料作物学报,2015,37(2):134-140.

[41] SUJAY V,GOWDA M V C,PANDEY M K,et al.Quantitative trait locus analysis and construction of consensus genetic map for foliar disease resistance based on two recombinant inbred line populations in cultivated groundnut (*Arachis hypogaea* L.) [J].Mol Breed,2012,30(2):773-788.

[42] ZHOU X J,XIA Y L,LIAO J H,et al.Quantitative trait locus analysis of late leaf spot resistance and plant-type-related traits in cultivated peanut (*Arachis hypogaea* L.) under multi-environments [J].PLoS One,2016,11(11):1-18.

[43] KOLEKAR R M,SUJAY V,SHIRASAWA K,et al.QTL mapping for late leaf spot and rust resistance using an improved genetic map and extensive phenotypic data on a recombinant inbred line population in peanut (*Arachis hypogaea* L.) [J].Euphytica,2016,209(1):147-156.

[44] PANDEY M K,KHAN A W,SINGH V K,et al.QTL-seq approach identified genomic regions and diagnostic markers for rust and late leaf spot resistance in groundnut (*Arachis hypogaea* L.) [J].Plant Biotechnol J,2017,15(8):927-941.

[45] HAN S Y,YUAN M,CLEVENGER J P,et al.A SNP-based linkage map revealed QTLs for resistance to early and late leaf spot diseases in peanut (*Arachis hypogaea* L.) [J].Front Plant Sci,2018,9:1-9.

[46] CHU Y,CHEE P,CULBREATH A,et al.Major QTLs for resistance to early and late leaf spot diseases are identified on chromosomes 3 and 5 in peanut (*Arachis hypogaea*) [J].Front Plant Sci,2019,10:1-13.

[47] AHMAD S,NAWADE B,SANGH C,et al.Identification of novel QTLs for late leaf spot resistance and validation of a major rust QTL in peanut (*Arachis hypogaea* L.) [J].3 Biotech,2020,10(10):458.

[48] SHIRASAWA K,BHAT R S,KHEDIKAR Y P,et al.Sequencing analysis of genetic loci for resistance for late leaf spot and rust in peanut (*Arachis hypogaea* L.) [J].Front Plant Sci,2018,9:1-8.

[49] SWATHI ANURADHA T,DIVYA K,JAMI S K,et al.Transgenic tobacco and peanut plants expressing a mustard defensin show resistance to fungal pathogens[J].Plant Cell Rep,2008,27(11):1777-1786.

[50] 许泽永,廖伯寿,晏立英,等.转基因花生研究进展[J].中国油料作物学报,2007,29(4):489-496.

[51] VASAVIRAMA K,KIRTI P B.Increased resistance to late leaf spot dis-

- ease in transgenic peanut using a combination of PR genes[J].Funct Integr Genomics,2012,12(4):625-634.
- [52] KUMAR K R R, KIRTI P B. Differential gene expression in *Arachis diogeni* upon interaction with peanut late leaf spot pathogen, *Phaeoisariopsis personata* and characterization of a pathogen induced cyclophilin[J]. Plant Mol Biol, 2011, 75(4/5): 497-513.
 - [53] 廖俊华, 何泽民, 敬昱霖, 等. 花生晚斑病抗性育种研究进展[J]. 中国油料作物学报, 2019, 41(6): 961-974.
 - [54] KELLY L A, RYLEY M J, TREVORROW P R, et al. Reduced fungicide use on a new Australian peanut cultivar, highly resistant to the late leaf spot and rust pathogens[J]. Australasian Plant Pathol, 2012, 41(4): 359-373.
 - [55] DWIVEDI S L, PANDE S, NARAYAN RAO J, et al. Components of resistance to late leaf spot and rust among interspecific derivatives and their significance in a foliar disease resistance breeding in groundnut (*Arachis hypogaea* L.) [J]. Euphytica, 2002, 125(1): 81-88.
 - [56] 董伟博, 石延茂, 赵志强, 等. 花生品种(系)叶部病害综合抗性鉴定[J]. 中国油料作物学报, 2000, 22(3): 71-74.
 - [57] STALKER H T. Utilizing wild species for peanut improvement[J]. Crop Sci, 2017, 57(3): 1102-1120.
 - [58] 袁虹霞, 孙炳剑, 李洪连, 等. 花生品种(系)对叶斑病的抗性鉴定[J]. 河南农业科学, 2004, 33(12): 35-38.
 - [59] 全鑫, 宋玉立, 何文兰, 等. 花生网斑病国内外研究进展[J]. 河南农业科学, 2008, 37(7): 13-16.
 - [60] 李绍建, 高蒙, 王娜, 等. 花生网斑病不同病斑类型及其病原菌致病力差异[J]. 植物保护, 2018, 44(3): 150-155.
 - [61] ZHANG X, XU M L, WU J X, et al. Draft genome sequence of *Phoma arachidicola* Wb2 causing peanut web blotch in China[J]. Curr Microbiol, 2019, 76(2): 200-206.
 - [62] LI S J, XUE X, GAO M, et al. Genome resource for peanut web blotch causal agent *Peyronella arachidicola* strain YY187[J]. Plant Dis, 2021, 105(4): 1177-1178.
 - [63] 徐秀娟, 崔凤高, 石延茂, 等. 中国花生网斑病研究[J]. 植物保护学报, 1995, 22(1): 70-74.
 - [64] 夏淑春, 王学武, 王志葵, 等. 花生网斑病诱导抗性及其寄主防御酶应答反应和 NPR1 表达的测定[J]. 华北农学报, 2013, 28(S1): 388-392.
 - [65] 臧超群, 赵颖, 谢瑾卉, 等. 贝莱斯芽胞杆菌 BP-1 筛选、鉴定及其对花生网斑病的田间防效评价[J]. 中国生物防治学报, 2021, 37(2): 259-265.
 - [66] LIU H, SUN Z Q, ZHANG X Y, et al. QTL mapping of web blotch resistance in peanut by high-throughput genome-wide sequencing[J]. BMC Plant Biol, 2020, 20(1): 1-11.
 - [67] 廖伯寿, 王玉莹, 段万雄. 花生抗锈性的遗传改良研究概述[J]. 中国油料, 1991, 13(4): 92-94.
 - [68] 姜慧芳, 段万雄, 谈宇俊, 等. 花生种质资源抗花生锈病初步鉴定[J]. 中国油料, 1993, 14(3): 43-46.
 - [69] CHAUDHARI S, KHARE D, PATIL S C, et al. Genotype $\times$ environment studies on resistance to late leaf spot and rust in genomic selection training population of peanut (*Arachis hypogaea* L.) [J]. Frontiers in Plant Sci, 2019, 10: 1-12.
 - [70] RATHOD V, HAMID R, TOMAR R S, et al. Comparative RNA-Seq profiling of a resistant and susceptible peanut (*Arachis hypogaea*) genotypes in response to leaf rust infection caused by *Puccinia arachidis* [J]. 3 Biotech, 2020, 10(6): 1-15.
 - [71] MARKA R, NANNA R S. Expression of Tcchitinase-I gene in transgenic peanut (*Arachis hypogaea* L.) confers enhanced resistance against leaf spot and rust diseases[J]. Plant Growth Regul, 2021, 93(1): 53-63.
 - [72] BERTIOLI D J, GAO D, BALLENTABORDA C, et al. Registration of GA-BatSten1 and GA-MagSten1, two induced allotetraploids derived from peanut wild relatives with superior resistance to leaf spots, rust, and root-knot nematode[J]. J Plant Regist, 2021, 15(2): 372-378.
 - [73] 方树民, 王正荣, 柯玉琴, 等. 花生品种对疮痂病抗性及其机制的研究[J]. 中国农业科学, 2007, 40(2): 291-297.
 - [74] 郭陞堃, 陈永水, 陈剑洪, 等. 花生品种资源抗疮痂病鉴定研究初报[J]. 福建农业科技, 2014(2): 11-14.
 - [75] 常娟霞, 黄建祥, 苏明, 等. 花生新品种对疮痂病抗性筛选研究[J]. 南方农业, 2018, 12(9): 1-2.
 - [76] 肖迪, 薛彩云, 周如军, 等. 花生疮痂病菌生物学特性研究[J]. 中国油料作物学报, 2018, 40(1): 134-139.
 - [77] 李元杰, 刘璐, 周如军, 等. 花生疮痂病菌 ISSR-PCR 反应体系的建立和优化[J]. 吉林农业大学学报, 2019, 41(2): 142-148.
 - [78] 焦文莉. 花生疮痂病菌光生物学及全基因组序列分析[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2019.
 - [79] 许梦雪. 花生疮痂病菌突变体库的构建及其突变体特性分析[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2019.
 - [80] 郭金利. 河南省花生焦斑病菌的生物学特性及其遗传多样性研究[D]. 洛阳: 河南科技大学, 2019.
 - [81] 胡艳红, 崔林开, 郭金利, 等. 花生焦斑病菌的鉴定及生物学特性分析[J]. 植物保护学报, 2020, 47(1): 221-222.
 - [82] ZHAO Q, CHEN X, REN G W, et al. First report of *Colletotrichum chlorophyti* causing peanut anthracnose in China[J]. Plant Dis, 2020, 105(1): 226.
 - [83] 张烁. 花生智能管理信息系统的研究与实现[D]. 泰安: 山东农业大学, 2019.
 - [84] 陈煜. 基于颜色特征的花生叶褐斑病及黑斑病图像识别技术研究[D]. 开封: 河南大学, 2019.

(上接第3页)

- [13] 刘星辉, 邱栋梁, 谢传龙, 等. 龙眼授粉生物学研究[J]. 中国南方果树, 1996, 25(1): 34-36.
- [14] 朱建华, 欧世金, 徐宁, 等. 花期温湿度条件对储良龙眼生理落果的影响[J]. 热带作物学报, 2010, 31(6): 936-941.
- [15] 朱建华, 徐宁, 王助引, 等. 龙眼传粉昆虫种类及其传粉活动与温度的关系[J]. 热带作物学报, 2010, 31(4): 646-650.
- [16] 崔读昌. 关于冻害、寒害、冷害和霜冻[J]. 中国农业气象, 1999, 20(1): 56-57.
- [17] 陈尚漠, 黄寿波, 温福光. 果树气象学[M]. 北京: 气象出版社, 1988: 431-433.
- [18] 朱建华, 黄江流, 罗木林, 等. 龙眼叶片冻害症状及细胞超微结构变化[J]. 广西植物, 2008, 28(5): 589-591.
- [19] 涂方旭, 苏志, 李艳兰. 广西荔枝龙眼的冻害区划研究[J]. 广西科学, 2002, 9(3): 225-230.
- [20] 陈汉娟. 龙眼、荔枝生产主要农业气象问题与对策[J]. 广西园艺, 2002(3): 12-13.
- [21] 钟思强. 广西龙眼荔枝成花率低的原因分析[J]. 中国农业气象, 2003, 24(4): 55-57.
- [22] 刘殊, 廖镜思. 水分胁迫对龙眼光合作用的影响[J]. 果树科学, 1997, 14(4): 244-247.
- [23] 吴端普, 洪波涛, 李晓瑜, 等. 龙眼需水量及微喷灌增产效益分析[J]. 中国农村水利水电, 2002(3): 28-30.
- [24] 胡智勇. 土壤水分含量对龙眼成花的影响[D]. 福州: 福建农林大学, 2005.
- [25] 陈海清, 陈秀发. 龙眼产量与气象条件之关系[J]. 福建果树, 1992(3): 39-40, 56.
- [26] 杨冬渝. 气候因子对龙眼产量的影响[J]. 福建果树, 1993(1): 57-59.