

剑麻斑马纹病研究进展

张燕梅, 赵艳龙, 周文钊*

中国热带农业科学院南亚热带作物研究所
海南省热带作物营养重点实验室 广东湛江 524091
湛江市热带作物遗传改良重点实验室

摘要 斑马纹病是剑麻的主要病害之一, 严重影响了剑麻产业的发展。本文从斑马纹病病原菌种类及特征、斑马纹病主要症状及为害情况、斑马纹病的防治方法、防治中存在的问题及改进措施等方面进行综述, 以为剑麻斑马纹病的进一步研究提供参考。

关键词 剑麻; 斑马纹病; 研究进展

中图分类号 S563.9

文献标识码 A

Research Progress of Zebra Leaf Disease on Sisal

ZHANG Yanmei, ZHAO Yanlong, ZHOU Wenzhao*

South Subtropical Crops Research Institute, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences/Hainan
Provincial Key Laboratory for Tropical Crops Nutrition/Zhanjiang City Key Laboratory for
Tropical Crops genetic improvement, Zhanjiang, Guangdong 524091, China

Abstract The sisal zebra leaf disease, caused by the fungal pathogen *Phytophthora nicotianae* Breda, is one of the main diseases on sisal, which seriously affects the development of sisal industry. This review focused on the species and basic features of the pathogen, the main symptoms of sisal zebra leaf disease, the main control methods, the problems existing in sisal leaf zebra disease control and the improvement measures at present, which would provide a theoretical reference for further research of sisal zebra leaf disease.

Key words Sisal; Zebra disease; Research progress

doi 10.3969/j.issn.1000-2561.2016.08.028

剑麻是一种极具特色的热带纤维作物, 2011年中国剑麻纤维产量 4.63 万 t, 居世界第 2 位, 年产值 14 亿元^[1]。剑麻是主要的热带纤维原料^[2-3], 同时剑麻茎心是酿造龙舌兰酒的主要原料^[4-7], 剑麻汁液含有较高皂素, 可用来制药^[8-11], 剑麻也是一种重要的生物质能源^[11-13], 有非常重要的经济价值。斑马纹病是剑麻的主要病虫害之一, 1970 年, 中国首次在广东省东方红农场出现此病, 1973 年爆发流行, 20 世纪 80 年代遍及广东、广西、福建、海南各植麻区, 造成大面积麻园被毁, 纤维产量下降, 严重影响了剑麻产业的发展^[14-18]。2001~2003 年, 因剑麻斑马纹病和茎腐病的发生为害, 致剑麻面积减少 400 多 hm², 直接经济损失过千万元^[19]。在印度的奥里萨邦西部, 种植 2 a 的剑麻麻园 (Leela) 50% 以上感染斑马纹病, 育苗圃 80% 以上感染斑马纹病, 直接损失达 10%~20%^[20]。为了对

斑马纹病有一个系统而全面的了解, 本文从斑马纹病病原菌种类及特征、斑马纹病的主要症状及发生规律、目前斑马纹病主要防治方法、斑马纹病防治过程中存在的问题以及展望等几个方面进行阐述, 旨在为剑麻斑马纹病的深入研究提供参考。

1 病原菌种类及特征

剑麻斑马纹病属传染性病害, 是由真菌引起的, 致病菌为烟草疫霉 (*Phytophthora nicotianae* Breda)、槟榔疫霉 (*P. arecae*) 和棕榈疫霉 (*P. palmivora*), 其中前者占主要地位^[21-24], 该病原菌不仅对剑麻产生为害, 同时也能为害烟草^[25]、柑橘^[26]、胡椒^[27]、黄豆^[28]等多种作物, 是一类重要的土传病害^[27]。Roy 等^[20]对印度剑麻麻园的斑马纹病病原菌进行分离鉴定, 发现致病菌为烟草疫霉的变种 (*Phytophthora nicotianae* Breda var. *parasitica*)。

收稿日期 2016-02-25

修回日期 2016-06-08

基金项目 国家自然科学基金 (No. 31401427); 海南省自然科学基金 (No. 314112); 国家麻类产业技术体系项目 (No. CARS-19); 湛江市热带作物遗传改良重点实验室建设项目 (No. 2015A06005)。

作者简介 张燕梅 (1975 年—), 女, 博士, 副研究员; 研究方向: 作物育种。* 通讯作者 (Corresponding author): 周文钊 (ZHOU Wenzhao), E-mail: zwenzhao@163.com。

陈锦平等^[24]从广东、广西和福建 3 省收集 53 个菌株，分离培养后比较发现，53 个菌株形态大致相同，均为烟草疫霉，但地区之间或同一地区菌株之间的产孢能力和某些菌落形态存在差异。郑金龙等^[22]对来自中国海南、广东和广西剑麻主产区的 12 份斑马纹病原菌进行基因组 DNA 的 rDNA-ITS 区序列扩增也得出类似的结论，认为 12 个参试菌株均为烟草疫霉，但它们存在一定的地域分化现象，进一步的接种试验表明，尽管 12 个菌株在剑麻叶片上均能引起斑马纹病的典型症状，但其致病力和病斑扩散速度存在显著差异。通过对该病原菌生物学特性初步研究表明，该病原菌在燕麦(OA)、玉米粉(CMV)、马铃薯(PDA)和胡萝卜(CA)等培养基上培养时菌落均为污白色、圆形，边缘整齐或波浪，菌丝生长情况因培养基类型而异^[22,24,29]。在 CA 培养基上，烟草疫霉菌丝形态单一，直径 2~6 μm，有少量膨大体。孢子囊形态多样，大小不一，有球形、宽卵形，梨形，偶有陀螺型，顶生、侧生或间生。游动孢子自孔口直接释出或经孢囊放出，大小 9~14 μm×7~12 μm，鞭毛长 6~30 μm；休止孢子球形，直径 8.5~12.0 μm；厚垣孢子球形，顶生或间生，直径 21~49 μm；藏卵器球形，直径 16~34 μm(平均 29.3 μm)，壁薄约 2 μm，无色，柄棍棒形或漏斗形，向下渐细。雄器近球形，圆筒形，围生；卵孢子球形，无色至浅黄色，满器或不满器。在 OA 或 CA 培养基上培养，培养温度为 24~28 ℃，相对湿度 90%~95%，pH 为 6~7，连续光照条件下菌丝生长速率较快。温度 20~25 ℃有利于孢子囊的产生^[22,24,29]。

赵艳龙等^[30]对烟草疫霉的菌丝生长和产孢方法进行了研究，发现在燕麦(OA)培养基上菌丝生长最快，在 PSA 培养基上产生游动孢子最多，而病原菌的致病力与接种方法有关。赵艳龙等^[31]通过对不同种质资源斑马纹病抗性鉴定方法比较中发现，针刺法对活体叶片接种，在 25~30 ℃温度培养，植株最容易发病。

2 主要症状、发生规律及为害情况

斑马纹病病原菌主要经土壤、伤口、气孔等侵入，也能在完整叶面上直接侵染，由种苗、风、雨、肥料、土壤和人畜等进行传播。病原菌可侵害剑麻植株的叶、茎和轴，引起叶斑、茎腐和轴腐，由于这 3 种症状可在同一株麻上单独或合并发生，故又称斑马纹复合病^[21,24]，发病时多数叶片先感病，进而感染茎、轴，最终整株死亡^[23,32-33]。

叶片发病症状：感染初期叶片出现水渍状绿豆大小的褪绿斑点，在高温高湿天气，病斑扩展迅速，一天内直径可达 2~3 cm。由于昼夜温差的影响，形成深紫色和灰绿色相间的同心环，病斑边缘呈淡绿色、黄绿色的水渍状，中心逐渐变黑，有时溢出黑色粘液。后期病斑老化时，坏死组织皱缩，形成深褐色和淡黄色相间的同心轮纹，呈典型的斑马纹状。潮湿情况时，病斑上还可见菌丝体、孢囊梗和孢子囊^[20,24,32,34]。

茎发病症状：发病初时叶片呈失水状，褪色发黄、纵卷，而后萎蔫，下垂。重病株叶片全部下垂至地面。纵剖茎部，病部呈褐色，在病健交界处有一条粉红色的分界线，此后发病组织逐渐变黑腐烂，发出难闻的臭味，茎株摇动易倒^[20,24,32,34]。

轴发病症状：由叶斑和茎腐病变向叶轴扩展而成。病株叶片初为褐色，卷起，严重时用手轻拉叶轴尖端，长锥形的叶轴易从茎基部抽起或折断。未展开的嫩叶在叶轴中腐烂，有恶臭味。剥开叶轴可看到在嫩叶上有规则的轮纹病斑(有时是呈灰色和黄白相间的螺旋形轮纹)^[20,24,32,34]。

发生规律：长期的田间观测显示，斑马纹病的发生有一个由点到面，由轻到重的发病过程。根据病害发生发展过程分析，斑马纹病在一年中有以下 3 个发展阶段：点片发病阶段、扩展流行阶段和流行势下降阶段。(1)点片发病阶段主要在 7 月底以前，病害仅在个别植株的个别叶片上开始发病，病害发展缓慢，总发病率不高，病情不严重；(2)扩展流行阶段主要集中在 8~10 月份，受高温高湿天气影响，病情增长迅速，单株感病叶片也迅速增多，并有可能出现大批茎腐或轴腐；(3)流行期染病的植株还会继续发展成茎腐或轴腐，但病株不再增加，也不出现新的侵染叶斑，即病害处于流行势下降阶段^[24]。

为害情况：斑马纹病田间土壤中带有病菌，冬早期处于休眠状态，5 月以后雨水季节转为活跃，10 月以后又回到土壤转入休眠，如此反复循环，不断蔓延为害^[22,30,32,34]。由于该菌是水生性，因此，斑马纹病病原菌对剑麻的为害也主要集中在 5~10 月高温高湿的季节。其蔓延也受到地形地势、土壤条件、流水、栽培管理措施等影响。种植在积水或潮湿土壤中的幼龄麻田基部底层叶片较易感染该病菌而出现病斑，病斑在适宜条件下一天内可向外扩展 2 cm 以上，最后从叶片基部侵入茎部引起茎腐和轴腐，几周后可见叶片收缩，半年或一年后导致植株死亡^[24,29,34]。

3 斑马纹病的主要防治方法

目前生产上对斑马纹病的防治主要以预防为主，优先采取农业技术措施防治，化学药剂防治为辅，结合抗病育种等综合防治措施。

3.1 农业防治

由于斑马纹病病原菌最主要的传播方式是通过种苗，带菌的土和水等途径传播，在较长时期的潮湿和降雨期，有利于病原菌的侵染和病害的迅速蔓延^[20,23]，因此，要防治该病的发生，首先要选择健康种苗，及时清除麻园带病的叶片和整株都发病的病株，在雨季前挖掉并烧毁，同时用其它抗性品种补植^[14,19,23,34-35]；一旦发现病害，病株附近的植株都须在雨后轻度割叶，割口涂抹杀菌剂，进一步减少侵染的机会^[22,30]。其次保持排水畅通，避免选用低洼地或容易浸水的低地种植剑麻^[14,19,23,29,34-35]；避开高温多雨季节种麻、割麻^[29]。再次，合理施肥，幼龄麻田要氮、磷、钾配施，严禁将新鲜麻渣作为种植基肥直接施用于幼龄麻田，对氮肥偏多的麻田，增施钾肥和石灰，可提高麻株的抗病能力^[14,19,32,34-35]。此外，加强田间管理，及时去除田间杂草，保持田间通风，定期巡查麻田，观察麻株的生长情况和斑马纹病的发生及流行情况，对病害的防治也有一定效果^[14,21,29]。

3.2 药剂防治

目前生产上使用的化学药剂主要有甲基托布津、代森锌、乙磷铝(疫霜灵)等，一般在种植前用甲基托布津、代森锌、乙磷铝(疫霜灵)消毒切口，对发病初期及无病株夹角低于 45 度角的底层叶片则用 2% 的疫霜灵(乙磷铝)喷施^[14,19,29,32,35]。由于剑麻叶片表面有蜡粉和蜡质层，药剂不易粘附在叶片或被吸入植株体内，加上剑麻叶片呈螺旋排列，喷洒药剂时存在死角，且不同的药剂其作用机理不同，因此药剂预防效果并不是十分显著。刘巧莲等^[36]采用菌丝生长速率法测定 55% 敌克松、70% 甲基托布津、72% 霜脲锰锌等 13 种药剂对来自广东湛江的 CH0025 菌株、海南昌江的 CH0097 菌株和南宁的 CH0101 菌株的毒力，比较发现 55% 敌克松、70% 甲基托布津和 68% 精甲霜·锰锌对 3 种菌株的抑菌效果最好，10% 苯醚甲环唑和 66% 霜霉威抑菌效果较差。结合使用成本，建议生产上使用 55% 敌克松、70% 甲基托布津、72% 霜脲·锰锌、50% 烯酰吗啉、50% 锰锌·氟吗啉和 64% 克菌特防治剑麻斑马纹病。郑金龙等^[37]也分别用 68% 金雷 WG200 倍液、90% 疫霜灵 WP100 倍液和 55% 敌克松等 6 种杀菌剂对广东湛江东方剑

麻集团农业研究所新种麻 19-4 病区进行田间药效试验，发现 68% 金雷 WG200 倍液、90% 疫霜灵 WP100 倍液的防治效果最好，防效率达 90% 以上，55% 敌克松和 70% 甲基托布津 WP500 倍液的防效率在 85%~90% 之间。结合防治效率、成本以及不同药剂的作用机理，建议敌克松、甲基托布津、疫霜灵和金雷等几种药剂混合或轮换使用。

3.3 培育抗斑马纹病新品种

培育出高产抗病的剑麻新品种一直是育种学家们的首要目标。在国外，东非坦噶尼喀剑麻试验站经过 20 多年的努力，通过杂交培育出杂种 H.11648, H.67041 和莱氏龙舌兰麻，其中 H.11648 产量高但易感染斑马纹病等真菌性病害，H.67041 和莱氏龙舌兰麻抗病但不丰产^[32,38]。中国剑麻育种工作起步较晚，目前通过杂交育成的品种有东 16、粤西 114 和南亚 1 号、南亚 2 号^[39-42]、东 368、东 27、东 74、东 109 和广西 76416^[43-44]；通过辐射和无性系选育出来的种质有桂幅四号、金丰一号、金丰二号、东 5 号和东 10 号等^[43-45]，其中，东 368、粤西 114、南亚 1 号、南亚 2 号和广西 76416，对斑马纹病都有较高的抗性，可用于剑麻斑马纹病病区补植材料，但因产量、纤维质量、生长周期等性状劣于主栽品种 H.11648 而无法推广^[45-48]。通过引种试种也获得了一些抗斑马纹病的材料如墨引 5、墨引 6、墨引 7 和墨引 12 等^[47]。此外，杨峰^[49]、Gao^[50]、张燕梅等^[51]分别利用转基因技术，获得抗斑马纹病的剑麻转基因植株若干。随着分子生物学和生物信息学的飞速发展，越来越多的抗烟草疫霉相关基因被分离，利用转基因技术将外源抗病基因转入其它物种中成为可能并有成功的报道^[52-54]。以上研究不仅为剑麻抗病育种研究提供了丰富的基因资源，同时也为利用基因工程手段培育剑麻抗斑马纹病新品种提供了新思路。

4 存在问题及改进措施

4.1 存在的问题

中国剑麻产业主要以生产叶纤维为主，在斑马纹病防治过程中，主要存在以下 4 方面问题：(1) 种植品种单一，品种退化严重：目前生产上的主栽品种 H.11648 种植已有 50 余年的历史，种植面积达到 98% 以上^[39]。该品种抗真菌能力差，经几十年种植后品种退化严重，抗性明显下降，加上种植品种单一，病虫害不断爆发^[15,55]。(2) 缺乏优异种质资源，育种效率低：中国目前仅有种质资源 100 余份，且多数是从国外引进或从现有麻园选育出来的

品系，遗传背景模糊，遗传基础狭窄，再加上剑麻生命周期长，育种效率低，倍性复杂等^[56-58]，给育种工作带来了很大的困难，尽管获得了一些优良的杂交后代，但迄今为止，未有一份种质的综合性状超过主栽品种 H.11648^[39]。(3)机械化程度低，防治成本高：目前剑麻在田间管理(喷药、施肥、除草)以及病虫害防治方面主要依靠人力，尤其在广西，剑麻大多种植在土壤贫瘠、草荒严重的山头上，无法进行机械化操作；加上人力资源缺乏，人工成本高，田间管理不到位；另外剑麻叶片呈螺旋状排列向上，防治过程中容易产生死角，加上叶片表面带有蜡质层，药液不易吸附，从而使病虫害的防治更加困难^[35]。(4)投入不足：由于国家缺乏相应的扶持政策，加上前期投入大，产业经济萎缩，种植者的积极性受到影响，人力资源投入锐减。开展剑麻研究的机构和团队少^[34]，科研投入严重不足，加上生产上不断有新的病害发生^[29,34-35]，科研工作者们很难全身心的投入到理论研究中，从而使理论研究严重滞后，对斑马纹病的致病机制尚不清楚，很难提出具体的解决措施。

4.2 改进措施

(1)加大种质资源收集和鉴定：全世界龙舌兰科植物有 21 个属约 670 个种，种质资源十分丰富^[59]，在墨西哥，仅龙舌兰属就有 200 余种^[60-61]。中国现有剑麻种质资源不及全世界的 1/6，这其中仅有少部分进行了鉴定^[46-48, 58]，其余种质的倍性如何、抗性怎样还不清楚。因此，加大种质资源的收集和鉴定工作，为创新利用提供足够多的亲本材料和理论依据。

(2)继续培育抗病新品种：目前从现有的剑麻种质资源中已筛选出了一些抗斑马纹病的优异种质，如粤西 114^[41]、南亚 1 号和南亚 2 号^[42]、广西 76416^[43-44]等，这些种质可以作为杂交的候选亲本，用于剑麻育种工作。同时，也可以借助辐射育种，EMS 诱变技术、航天技术以及转基因等途径，加快现有品种的遗传改良。

(3)做好农业防治措施：由于斑马纹病病原菌主要通过种苗，带菌的土和水等途径传播，通过脚叶、伤口和气孔等侵入，而且高温多雨，N 素过多有利于该病的发生和蔓延^[19]，因此，选择健康的种苗，减少雨季作业和伤口，加强田间管理，做到配方施肥在一定程度上可以防治斑马纹病的传播与为害^[19,29,32]。另外，开发新的拮抗菌^[62]，研发新型的生物药剂^[63]或添加剂，改进新的喷雾技术，可以帮助解决化学药剂吸附性差和喷雾死角多等问题，增

加化学药剂防治效果^[64]。

(4)建立预警预报检测点：广东省东方剑麻集团农业研究所根据年降雨量，斑马纹病死亡率和叶片 N/K 比值等，初步将预警系统分为 3 级^[19]。年降雨量 2 000 mm 以上，预计斑马纹病死亡率达 1.5%，死亡面积 60 hm² 为一级预警；年降雨量 2 000 mm 以上，且 8~9 月份降雨量集中，叶片 N/K 比值为 0.5~0.8，预计斑马纹病死亡率达 2.5%，死亡面积 100 hm² 为二级预警；年降雨量 2 000 mm 以上，且 8~9 月份降雨量集中，其中一个月降雨量 300 mm 以上，叶片 N/K 比值达 0.8 以上，预计斑马纹病死亡率达 3.5%，死亡面积 1 400 hm² 为三级预警。对敏感麻田，建立预警系统，通过控制病原来源，降低田间湿度，加强科学管理，合理施肥等措施，有效控制斑马纹病爆发流行^[19]。

(5)加大投入：一方面加强技术人员队伍建设，积极组织培训技术工人和麻农，学习新的剑麻栽培管理技术、病虫害防治方法和各类农机具的操作技术，为剑麻种植和经营管理提供技术支持和保障。同时政府可出台一些优惠政策或补贴，提高麻农的积极性，从而保证剑麻产业链的持续稳定。

(6)加强基础理论研究：植物受病原菌侵染后会产生防卫反应，大量的基因被诱导表达，从转录组水平和蛋白质水平研究不同剑麻种质在病原菌侵染后基因表达变化情况，筛选出抗病相关的重要功能基因，为培育抗斑马纹病转基因剑麻提供基因资源，同时也助于了解剑麻斑马纹病的发病和抗病机理，为抗病育种提供理论依据。赵艳龙和张燕梅等^[51,65]分别采用人工接种烟草疫霉的方法，从生理水平探讨烟草疫霉对剑麻重要防御酶活性的影响。海南大学汪平等^[66]利用转录组测序技术探讨烟草疫霉处理前后的 H.11648RNA 水平的变化，但关于斑马纹病病原菌的致病机理、剑麻与病原菌的互作关系、互作过程中细胞信号的识别与传导以及防卫反应基因的激活等研究还未见报道。

5 展望

剑麻斑马纹病自发现以来，国内外学者对斑马纹病已做了大量的研究工作，对斑马纹病的发病规律、症状十分了解，已建立了成熟的病原菌鉴定、分离和培养技术体系，生产上也形成了一套完整的斑马纹病防治方法^[14-24,29-37]，但植物的抗、感病是一个非常复杂的过程，尽管在长期的协同进化中，植物已形成了自身的抵御病原菌侵入的防御系统，但仍有许多问题有待深入研究。由于剑麻自身的生

物学特性, 在短期内通过杂交获得抗病品种较难实现, 因此要解决剑麻斑马纹病抗性问题的, 必须在现有研究的基础上, 研发出一种相对快速高效的方法, 而转基因技术则能满足上述要求。随着分子生物学、生物信息学和植物基因组学迅速发展, 许多植物的基因组序列已经公布, 越来越多的功能基因被注释, 利用基因工程技术将外源基因导入其它作物中实现对作物自身的遗传改良已成为一种有效途径, 并有许多成功的报导^[52-54,67]。对剑麻而言, 尽管分子生物学研究起步较晚, 随着基因组学和转录组学的深入开展^[66,68-73], 一些功能基因被成功分离^[69-70,73-74], 剑麻再生体系和遗传转化体系已经建立, 并有关于剑麻转基因研究的成功报导^[49-51,75-76], 以上研究为剑麻斑马纹病抗病基因的分离、功能研究奠定了坚实的技术基础, 因此, 借助分子生物学的方法, 将外源基因转入剑麻中, 对现有的剑麻品种进行遗传改良成为可能。另外, 通过高通量测序方法, 快速筛选和挖掘剑麻自身的抗病基因, 不仅可以为剑麻的遗传改良提供基因资源, 对深入开展剑麻斑马纹病抗病机理研究提供参考。此外, 烟草疫霉的基因组已经公布^[77], 这不仅为阐明剑麻斑马纹病的致病机制打下了良好的基础, 同时也为研究剑麻与烟草疫霉的互作关系提供了理论基础, 具有重要的理论意义和广阔的应用前景。

参考文献

- [1] 周文钊, 张燕梅, 陆军迎. “十二五”剑麻科技发展趋势与建议[J]. 热带农业工程, 2011, 35(3): 49-52.
- [2] Rahman M M. UV-cured henequen fibers as polymeric matrix reinforcement: Studies of physico-mechanical and degradable properties[J]. Mater Desing, 2009, 30: 2 191-2 197.
- [3] Iniguez-Covarrubias G, Diaz-Teres R, Sanjuan-Duenas R, et al. Utilization of by-products from the tequila industry. Part 2: potential value of *Agave tequilana* Weber azul leaves [J]. Bioresource Technology, 2001, 77: 101-108.
- [4] Mexican Ministry of Commerce and Industry, Regulations: NOM-006-SCFI-2005[M]. Alcoholic drinks-Tequila Specifications, Diario Oficial de la Federación, México, 2006.
- [5] Martinez-Aguilar J F, Pena-Alvarez A. Characterization of Five typical agave plants used to produce mescal through their simple lipid composition analysis by gas chromatography[J]. J Agric Food Chem, 2009, 57: 1 933-1 939.
- [6] De Leon-Rodriguez A, Gonzalez-Hernandez L, Barba de la Rosa A P, et al. Characterization of volatile compounds of Mezcal, an ethnic alcoholic beverage obtained from Agave salmiana[J]. J Agric Food Chem, 2006, 54: 1 337-1 341.
- [7] Caceres-Farfan M, Lappe P, Larque-Saavedra A, et al. Ethanol production from henequen (*Agave fourcroydes* Lem.) juice and molasses by a mixture of two yeasts [J]. Bioresour Technol, 2008, 99: 9 036-9 039.
- [8] Silva B P, Campos P O, Parente J P. Chemical structure and biological activity of steroidal saponins from *Furcraea gigantea*[J]. Chemistry of Natural Compounds, 2006, 42(3): 316-321.
- [9] Ding Y, Tian R H, Yang C R, et al. Two new steroidal saponins from dried fermented residues of leaf-juices of *Agave sisalna* forma Dong No.1[J]. Chem Pharm Bull (Tokyo), 1993, 41: 557-560.
- [10] Mancilla-Margalli N A, Lopez M G. Generation of Maillard compounds from inulin during the thermal processing of *Agave tequilana* Weber Var. azul[J]. J Agric Food Chem, 2002, 50: 806-812.
- [11] Chambers D, Holtum J A M. Feasibility of Agave as a Feedstock for Biofuel Production in Australia[J]. GCB Bioenergy, 2011, 3(10): 58-67.
- [12] Borland A M, Griffiths H, Hartwell J, et al. Exploiting the potential of plants with crassulacean acid metabolism for bioenergy production on marginal lands[J]. Journal of Experimental Botany, 2009, 60, 2 879-2 896.
- [13] Somerville C, Youngs H, Taylor C, et al. Feedstocks for lignocellulosic biofuels[J]. Science, 2010, 329: 790-792.
- [14] 叶吉儒. 浅谈H.11648麻斑纹病的预防措施[J]. 广西热带农业, 2007 (5): 30-31.
- [15] 王东桃, 谢恩高. 龙舌兰麻杂种第11648号的引种试种[J]. 中国麻作, 1982(2): 17-20.
- [16] 张耀琳, 胡炎兴, 覃焕祥. 龙舌兰杂种11648斑纹病的发生与流行[J]. 热带作物学报, 1984, 5(2): 93-102.
- [17] 周少霞. 旺茂农场更新麻园斑纹病严重[J]. 广西热作科技, 1998, 68(3): 25-26.
- [18] 李莲英. 五星农场更新剑麻园斑纹病调查分析[J]. 广西农业科学, 2003(5): 47-48.
- [19] 黄标, 邓业余, 郑立权, 等. 剑麻主要病虫害防治技术研究及推广[C]. 中国热带作物学会2007年学术年会论文集, 2007, 371-381.
- [20] Roy S, Mandal R K, Saha A R, et al. Symptomatology, variability and management of zebra disease of sisal in Western Orissa [J]. J Mycopathol Res, 2011, 49(1): 53-58.
- [21] 克林顿(Clinton P K S), 佩雷格林(Peregrine W T H). 剑麻11648号杂种的斑纹复合病[J]. 热带作物译丛, 1964(6): 44-46.
- [22] 郑金龙, 高建明, 张世清, 等. 剑麻斑纹病病原鉴定[J]. 东北农业大学学报, 2011, 42(12): 59-64.
- [23] 威恩克, 刘国宁(译). “11648”斑纹病的传播和防治[J]. 热作译丛, 1974(2): 26-28.
- [24] 陈锦平, 刘清芬. 龙舌兰麻杂种11648斑纹病病原烟草疫霉菌生物学及形态特征的初步研究[J]. 热带作物学报, 1982, 3(1): 65-71.
- [25] Cho K, Kim Y, Wi Si, et al. Metabolic survey of defense responses to a compatible hemibiotroph, *Phytophthora parasitica* var. *nicotianae* in ethylene signaling-impaired tobacco [J]. J Agric Food Chem, 2013, 61(35): 8 477-8 489.
- [26] Ahmed Y, Donghia A M, Ippolito A, et al. *Phytophthora nicotianae* is the predominant phytophthora species in citrus nurseries in Egypt [J]. Phytopathologia Mediterranea, 2012, 51

- (3): 519-527.
- [27] Saadoun M, Allagui M B. Management of chili pepper root rot and wilt (caused by *Phytophthora nicotianae*) by grafting onto resistant rootstock [J]. *Phytopathologia Mediterranea*, 2013, 52(1): 141-147.
- [28] Mohammadi A. A simple method for detection of *phytophthora nicotianae* from soybean soil[J]. *Journal of Agrobiolology*. 2012, 29(1): 29-32.
- [29] 王华宁. 广西农垦剑麻病虫害防治方法和技术[J]. 广西职业技术学院学报, 2013, 6(3): 1-8.
- [30] 郑金龙, 刘巧莲, 陈 鸿, 等. 剑麻斑马纹病原菌生物学特性初步研究[J]. 热带农业科学, 2008, 28(6): 15-15.
- [31] 赵艳龙, 周文钊, 张燕梅, 等. 剑麻斑马纹病菌生长与产孢方法的研究[J]. 广东农业科学, 2012(5): 71-73.
- [32] 张开明. 国外龙舌兰斑马纹病的防治研究[J]. 热带作物译丛, 1977(3): 24-30.
- [33] 赵艳龙, 常金梅, 何衍彪, 等. 剑麻抗斑马纹病鉴定技术研究. 植物保护[J], 2012, 38(1): 120-122.
- [34] 赵艳龙, 何衍彪, 詹儒林. 我国剑麻主要病虫害的发生与防治[J]. 中国麻业科学, 2007, 29(6): 334-338.
- [35] 谢红辉, 黄兑武, 韦艳明, 等. 广西剑麻病虫害发生现状及防治对策[J]. 中国热带农业, 2012(5): 47-49
- [36] 刘巧莲, 郑金龙, 张世清, 等. 13种药剂对剑麻斑马纹病原菌的室内毒力测定[J]. 热带作物学报, 2010, 31(11): 2 010-2 014.
- [37] 郑金龙, 高建明, 张世清, 等. 6种杀菌剂对剑麻斑马纹病的田间药效试验[J]. 江西农业学报, 2011, 23(11): 115-115.
- [38] Robert M L, Herrera J L, Contreras F, *et al.* In vitro propagation of *Agave fourcroydes* Lem. (Henequen) [J]. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 1987(8): 37-48.
- [39] 熊和平主编. 麻类作物育种学[M]. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2008: 320-321.
- [40] 谢恩高, 王东桃, 周文钊. 剑麻抗病高产新品种的选育及其探讨[J]. 中国麻作, 1996, 18(2): 14-17,30.
- [41] 谢恩高, 王东桃. 剑麻新品种粤西114号[J]. 中国麻作, 1991(4): 21.
- [42] 周文钊, 谢恩高. 剑麻杂交育种F2代选育初报[J]. 中国麻作, 1999, 21(3): 16-18.
- [43] 裴超群, 陶玉兰. 龙舌兰杂种76416抗斑马纹病选育[J]. 广西热作科技, 1993(2): 5-10.
- [44] 裴超群, 陶玉兰. 剑麻斑马纹病重病区补植的新品种一杂种76416号[J]. 广西热作科技, 1992, 24(1): 29- 38.
- [45] 高建明, 张世清, 陈河龙, 等. 剑麻抗病育种研究回顾与展望[J]. 热带作物学报, 2011, 32(10): 1 977-1 981.
- [46] 赵艳龙, 周文钊, 陆军迎, 等. 剑麻种质资源斑马纹病抗性鉴定及评价[J]. 热带作物学报, 2014, 35(4): 640-643.
- [47] Gao J M, Luo P, Guo C M, *et al.* AFLP analysis and zebra disease resistance identification of 40 sisal genotypes in China[J]. *Mol Biol Rep*, 2012, 39: 6 379-6 385.
- [48] 陈河龙, 郭朝铭, 刘巧莲, 等. 龙舌兰麻种质资源抗斑马纹病鉴定研究[J]. 植物遗传资源学报, 2011, 12(4): 546-550.
- [49] 杨 峰. 剑麻遗传转化体系的建立及抗斑马纹病Hevein基因的遗传转化研究[D]. 海南: 海南大学, 2013.
- [50] Gao J M, Yang F, Zhang S Q, *et al.* Expression of a hevein-like gene in transgenic Agave hybrid No.11648 enhances tolerance against zebra stripe disease[J]. *Plant Cell Tiss Organ Cult*, 2014, 119: 579-585.
- [51] 张燕梅, 周文钊, 李俊峰, 等. 一种提高剑麻斑马纹病抗性的方法. 中国: 201510942475. 7[P]. 2015.
- [52] Jiang L, Wu J, Fan S, *et al.* Isolation and characterization of a novel pathogenesis-related protein gene (GmPRP) with induced expression in soybean (*Glycine max*) during infection with *phytophthora sojae*[J]. *Plos one*, 2015, 10(6): e0129932. doi: 10.1371/journal.pone. 0129932.
- [53] Borrás-Hidalgo O, Caprari C, Hernández-Estevés I, *et al.* A gene for plant protection: expression of a bean polygalacturonase inhibitor in tobacco confers a strong resistance against *Rhizoctonia solani* and two oomycetes [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2012(3):1-6.
- [54] Kumar D, Kirti P B. Pathogen-induced SGT1 of *Arachis diogeni* induces cell death and enhanced disease resistance in tobacco and peanut[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2015, 13: 73-84.
- [55] 孙光明主编. 剑麻栽培工[M]. 北京: 中国农业出版社, 2005: 100-101.
- [56] Arizaga S, Ezcurra E. Propagation mechanisms in *Agave macroacantha* (Agavaceae), a tropical arid-land succulent rosette [J]. *American Journal of Botany*, 2002, 89(4): 632-641.
- [57] Manuel L, Robert, Yoong Lin K, *et al.* Wild and agronomically important Agave species (Asparagaceae) show proportional increases in chromosome number, genome size, and genetic markers with increasing ploidy [J]. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2008, 158: 215-222.
- [58] Lv L L, Sun G M, Xie J H, *et al.* Determination of chromosomal ploidy in *Agave ssp* [J]. *African Journal of Biotechnology*, 2009, 20(8): 5 248-5 252.
- [59] Sánchez-Teyer F, Moreno-Salazar S, Esqueda M, *et al.* Genetic variability of wild *Agave angustifolia* populations based on AFLP: A basic study for conservation [J]. *Journal of Arid Environments*, 2009, 73, 611-616.
- [60] García -Mendoza A. Distribution of Agave (Agavaceae) in Mexico[J]. *Cactus and Succulent Journal*. 2000, 74, 177-188.
- [61] Good-Avila S V, Souza V, Gaut B S, *et al.* Timing and rate of speciation in Agave (Agavaceae) [J]. *Proceedings of the National Academy of Science USA*. 2006, 103, 9 124-9 129.
- [62] Hung P M, Wattanachai P, Kasem S, *et al.* Efficacy of *chaetomium* species as biological control agents against *phytophthora nicotianae* root rot in Citrus [J]. *Mycobiology*, 2015, 43(3): 288-296.
- [63] Wang H, Li W, Chen Q. A rapid microbioassay for discovery of antagonistic bacteria for *phytophthora parasitica* var. *nicotianae*[J]. *Biological Control*, 2012, 102(3): 267-211.
- [64] Lu M, Han Z, Yao L. In vitro and in vivo antimicrobial efficacy of essential oils and individual compounds against *Phytophthora parasitica* var. *nicotianae* [J]. *J Appl Microbiol*. 2013, 115(1): 187-198.
- [65] 赵艳龙, 周文钊, 李俊峰, 等. 烟草疫霉菌对剑麻重要防御酶活性影响的研究[J]. 中国麻业科学, 2013, 35(4): 191-194.
- [66] 汪 平, 高建明, 杨 峰, 等. 烟草疫霉菌感染前后剑麻叶片转录组学研究[J]. 热带作物学报, 2014, 35(3): 576-582.

- [67] Shukurov R R, Voblikova V D, Nikonorova A K, *et al.* Transformation of *tobacco* and *Arabidopsis* plants with *Stellaria media* genes encoding novel hevein-like peptides increases their resistance to fungal pathogens [J]. *Transgenic Research*, 2010, 21(2): 313-325.
- [68] Avila-Fernández A, Olvera-Carranza C, Rudino-Piera E, *et al.* Molecular characterization of sucrose sucrose 1-fructosyltransferase (1-SST) from *Agave tequilana* Weber var. azul [J]. *Plant Science*, 2007, 173(4): 478-486.
- [69] Reina J J, Guerrero C, Heredia A. Isolation, characterization, and localization of AgaSGNH cDNA: a new SGNH-motif plant hydrolase specific to *Agave americana* L. leaf epidermis [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2007, 58(11): 1-15.
- [70] Sandoval S C D, Juárez M J A, Simpson J. *Agave tequilana* MADS genes show novel expression patterns in meristems, development bulbils and floral organs [J]. *Sexual Plant Reproduction*, 2012, 25(1): 11-26.
- [71] Gross S M, Martin J A, Simpson J, *et al.* De novo transcriptome assembly of drought tolerant CAM plants, *Agave deserti* and *Agave tequilana* [J]. *BMC Genomics*, 2013, 14: 563-576.
- [72] Yang X H. *Agave* genomics in support of CAM engineering[M]. C4-CAM conference, 2013.
- [73] Zhou W Z, Zhang Y M, Lu J Y, *et al.* Construction and evaluation of normalized cDNA libraries enriched with full-length sequences for rapid discovery of new genes from sisal (*Agave sisalana* Perr.) different developmental stages [J]. *Int J Mol Sci*, 2012, 13: 13150-13168.
- [74] Guerrero C, Martín-Rufián M, Reina J J, *et al.* Isolation and characterization of a cDNA encoding a membrane bound acyl-CoA binding protein from *Agave Americana* L. epidermis [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2006, 44, 85-90.
- [75] Zhang Y M, Li X, Chen Z, *et al.* Shoot organogenesis and plant regeneration in *Agave hybrid*, No.11648 [J]. *Scientia Horticulturae*, 2013, 161, 30-34.
- [76] Flores-Benítez S, Jiménez-Bremont J F, Rosales-Mendoza S, *et al.* Genetic transformation of *Agave salmiana* by *Agrobacterium tumefaciens* and particle bombardment [J]. *Plant Cell Tissue Organ Cult*, 2007, 91: 215-224.
- [77] Liu H, Ma X, Yu H Q, *et al.* Genomes and virulence difference between two physiological races of *Phytophthora nicotianae* [J]. *GigaScience*, 2016, 5:3.

责任编辑：张海东