

DOI:10.11686/cyxb2024465

http://cyxb.magtech.com.cn

王昶, 闵庚梅, 张丽娟, 等. 藜麦霜霉病及其综合防控研究进展. 草业学报, 2025, 34(9): 194—205.

WANG Chang, MIN Geng-mei, ZHANG Li-juan, et al. Progress in research on quinoa downy mildew and its integrated control. Acta Prataculturae Sinica, 2025, 34(9): 194—205.

藜麦霜霉病及其综合防控研究进展

王昶¹, 闵庚梅¹, 张丽娟¹, 陆建英², 牛早霞¹, 魏玉明³, 杨发荣^{3*}

(1. 甘肃省农业科学院作物研究所, 甘肃兰州 730070; 2. 甘肃省农业科学院生物技术研究所, 甘肃兰州 730070; 3. 甘肃省农业科学院畜牧与绿色农业研究所, 甘肃兰州 730070)

摘要:藜麦以其全面均衡的营养和卓越的抗逆性,在优化人们膳食结构、增加农民收入及保障国家粮食安全等方面发挥着重要作用。藜麦霜霉病是藜麦生产中最具破坏性的全球性病害,严重制约藜麦产业发展。藜麦霜霉病由卵菌引起,其异宗配合生殖是霜霉菌种群不断进化和致病力分化的动力。种子带菌可进行远距离传播和系统侵染,因此,其防治十分困难。我国藜麦霜霉病研究起步较晚、研究滞后。国外学者对藜麦霜霉病开展了大量研究工作,然而,霜霉菌最初被错误鉴定,也影响其研究进程。从霜霉病发生危害规律、病原菌分类鉴定、生物学特性、侵染循环及农业、物理、生物和化学防治措施等方面进行综述,并提出存在的问题,展望未来研究热点与方向,以期为我国藜麦霜霉病的研究提供参考与指导。

关键词:藜麦;霜霉病;霜霉菌;综合防控

Progress in research on quinoa downy mildew and its integrated control

WANG Chang¹, MIN Geng-mei¹, ZHANG Li-juan¹, LU Jian-ying², NIU Zao-xia¹, WEI Yu-ming³, YANG Fa-rong^{3*}

1. Institute of Crops Research, Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou 730070, China; 2. Institute of Biotechnology Research, Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou 730070, China; 3. Institute of Pasture and Green Agriculture, Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou 730070, China

Abstract: Quinoa (*Chenopodium quinoa*) has a rich and balanced nutrient profile, and also shows excellent stress resistance. It is an important crop because it increases farmers' income and contributes to national food security in China. Quinoa downy mildew is the most destructive disease of this crop plant worldwide, and it seriously restricts the development of the quinoa industry. Quinoa downy mildew is caused by the oomycete *Peronospora variabilis*, and its heterothallic mating system is the driving force for its continuous evolution and pathogenicity differentiation of pathogen populations. Seed-borne pathogens can spread over long distances and cause systemic infections. Therefore, it is very difficult to control this disease. Research on quinoa downy mildew in China has lagged behind that in other countries, where extensive studies have been conducted. Downy mildew pathogens were initially misidentified, which affected the progress of research in this field. In this review, we systematically summarized the occurrence and damage, pathogen identification, biological characteristics and infection cycle of quinoa downy mildew caused by *Peronospora variabilis*. Furthermore, we discussed the agricultural, physical, biological, and

收稿日期:2024-11-21;改回日期:2025-02-24

基金项目:甘肃省农业科学院博士基金项目(2023GAAS27),甘肃省农业科学院院级科研计划项目(2024GAAS25)和甘肃省农业科学院重点研发项目(2022GAAS19)资助。

作者简介:王昶(1979—),男,甘肃康县人,副研究员,博士。E-mail: chang288@163.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: lzyfr08@163.com

chemical methods used to control quinoa downy mildew. Finally, we addressed existing challenges in current research, and proposed future research priorities and directions. The overall aim of this review is to provide a reference and guidance for further research on quinoa downy mildew in China.

Key words: quinoa; downy mildew; *Peronospora variabilis*; integrated control

藜麦(*Chenopodium quinoa*)是起源于南美洲安第斯山区的古老作物,富含蛋白质、氨基酸^[1]及多种矿物质、维生素和抗氧化物质^[2],并对霜冻、盐碱和干旱表现出很强的忍耐性^[3],因此而享誉全球,成为理想的粮饲兼用型作物。近年来,藜麦受到人们的广泛关注,其种植面积和范围不断扩大,现已突破南美洲传统种植区,扩延至全球。然而,伴随着全球种植范围的扩延和国际种子的交流,导致了藜麦霜霉病、叶斑病、穗腐病和炭疽病等病害的广泛传播和发生。其中,由卵菌通过种传引起的霜霉病(downy mildew, DM)便是全球藜麦生产中最著名和危害最严重的病害^[4-5]。

藜麦霜霉病由病原菌 *Peronospora variabilis* 引起^[6], 侵染后叶片形成褪绿坏死斑, 最终致其脱落^[7], 常造成藜麦减产, 品质下降, 严重时甚至绝收。最初, 引起藜麦霜霉病的病原菌被错误地鉴定为 *Peronospora farinosa*^[8], 这严重影响了对霜霉病的研究进程。后来, 有学者结合分子生物学技术分析研究才将其纠正, 确定藜麦霜霉病致病病菌为 *P. variabilis*^[5]。我国引进藜麦时间不长, 对其研究严重滞后, 尤其是对藜麦霜霉病的研究。直到2018年, 有学者才首次报道了我国藜麦霜霉病^[9], 随后, 开展了发生、危害规律、病原菌鉴定^[10]、种质抗性评价^[11]及侵染代谢^[12]等方面的研究。国外较早且系统地围绕藜麦霜霉病发生及危害规律^[13-14]、病原菌生物学特性^[15-16]、侵染循环^[17-18]及防控技术^[19-20]等方面开展了大量研究。了解和掌握国外对藜麦霜霉病研究的动态进程, 对开展霜霉病的研究工作具有重要的意义。本研究从藜麦霜霉病发生与危害、病原学及综合防治措施研究等方面进行综述, 并提出藜麦霜霉病研究存在的问题, 对未来研究的热点进行展望, 旨在促进国内藜麦霜霉病和防控技术的研究, 推进我国藜麦产业的持续健康发展。

1 病害发生与危害

1.1 病害症状

藜麦霜霉病主要危害叶片, 也可侵染茎、枝、花序和籽粒, 不同基因型藜麦的症状表现不同。一般而言, 霜霉菌首次侵染植株下部成熟叶片组织, 不侵染顶端分生组织附近的幼嫩叶片, 侵染后叶片出现细小而不规则的褪绿坏死斑, 多数情况下病斑呈黄色或粉色^[16], 也有橙色、灰色、红色和紫色。初期病斑较小、相对独立, 随着病情发展, 病斑融合、逐渐扩大^[19], 在叶背形成柔软, 灰色至黑色绒毛状霉层, 其主要为菌丝体及无性孢子^[21]。发病后期叶片枯黄、脱落、籽粒空秕^[14]。

1.2 危害特性

藜麦霜霉病分布广泛、破坏性很强。霜霉菌侵染后, 藜麦叶片褪绿萎蔫, 坏死脱落, 导致叶片机体受损, 光合作用受阻^[22], 并诱导提前开花、早熟, 最终导致种子产量和质量显著下降^[5,13]。霜霉菌侵染对不同发育期藜麦的影响不同。在穗发育初期侵染时, 影响藜麦穗形成和籽粒灌浆, 导致穗萎缩、籽粒变小。如果在蜡熟期, 且气候条件有利时, 籽粒会变黑。

藜麦霜霉病的发生和危害程度主要依赖于品种的抗性、物候期、栽培管理措施及环境条件等因素^[23]。霜霉病可造成藜麦减产33%~100%^[24], 在南美洲国家可导致多数抗病品种产量损失33%~58%^[25], 在病害适宜环境气候条件下, 损失甚至高达100%^[4]。我国甘肃省藜麦产区霜霉病发病率普遍在40%以上, 临夏州阴湿区甚至高达95%^[11], 山西省静乐县严重地块发病率达95%、减产40%左右^[9], 该病已严重威胁我国藜麦生产。

1.3 病害分布

1947年藜麦霜霉病首次在秘鲁被报道^[26], 当初被认为是南美洲阿根廷、玻利维亚、智利、哥伦比亚、厄瓜多尔和秘鲁等国家的区域性病害^[27]。此后, 随着国际频繁的调种和种植区域的扩延而广泛传播^[4], 现已传播至全球藜

麦种植的所有地区^[14,21,28-34](表1)。

2 病原学研究

2.1 病原菌的鉴定

2.1.1 卵菌的起源和分类 霜霉菌属卵菌,意思是“产卵的真菌”,其归属一直存在争议,因其与真菌非常相似而归之为菌物界(fungi kingdom)。后来,随着研究的不断深入,考虑到卵菌的遗传和生殖特性、游动孢子的形态、rRNA的核苷酸序列,将其归为假菌界(Chromista)^[35]。该界包括硅藻(diatoms)和褐藻(brown algae)^[36],而这意味着卵菌是从具有异养生物祖先的Straminipila进化而来^[37]。卵菌门(Oomycota)生物被认为因起源于海洋中掠夺性的双鞭毛(biflagellate)原生生物而具有海洋基

底谱系(marine basal lineages),其从海洋过渡到陆地至少经历了4次进化,其最关键的特征是存在有性孢子^[38]。卵菌纲(Oomycetes)包含许多经济重要性的植物病原菌,如腐霉属(*Pythium* spp.)、疫霉属(*Phytophthora* spp.)和霜霉菌。霜霉菌占已知卵菌的1/3以上,分为3个主要单系群(monophyletic groups)^[39]:分生孢子有色的霜霉菌(downy mildews with colored conidia, DMCC)大约500种,吸器梨形的霜霉菌(downy mildews with pyriform haustoria, DMPH)有150种;Brassicolous霜霉菌(Brassicolous downy mildews, BDM)有100种^[38]。

虽然卵菌的生长习性和养分吸收特性与真菌非常相似,但其在遗传、生殖及生物学方面不同。细胞壁成分区别卵菌和真菌的重要特征,真菌细胞壁以几丁质为骨架,有隔膜。而卵菌则主要含有大量纤维素和 β -葡聚糖,几丁质含量极少(1%)^[35],但其作用非常重要^[40]。卵菌菌丝细胞多核,无隔膜^[35]。许多卵菌无性阶段产生游动孢子(zoozospores)。

2.1.2 藜麦霜霉菌的命名 目前,已确定*P. variabilis*是藜麦霜霉菌病原菌^[5],而非*P. farinosa*^[41]。最初,由于受科学技术的限制,仅基于形态学特征将藜麦霜霉菌鉴定为*P. farinosa* f. sp. *chenopodii*^[42]。*P. farinosa*(起初命名为*Botrytis farinosa*)是由Fries发表作为侵染瑞典滨藜属(*Atriplex*)未知物种的一种生物体名称,后来转嫁到霜霉属,但未提及任何具体的寄主植物^[14]。Choi等^[14]认为Fries对*P. farinosa*(Fr.:Fr.)Fr.的命名不准确,其原因是未指定模式标本,拉丁文描述也不够详细,未与侵染滨藜属植物的霜霉属有任何特定的真菌关联,对分生孢子形状的描述仅仅是椭圆形至球形。

据谷歌学术搜索统计,有超过700多本(篇)书籍和论文使用*P. farinosa*名称,尤其是常用在菠菜(*Spinacia oleracea*)、甜菜(*Beta vulgaris*)和藜麦3种具有经济重要性藜科作物霜霉病病原菌上,而其公开发表正确的霜霉病致病菌名称分别为*Peronospora effusa*、*Peronospora schachtii*和*P. variabilis*^[14]。由于霜霉属病原菌*Peronospora* spp.经常出现在藜科野生种上,以至于很多国家认为病原菌“*P. farinosa*”已经存在,从而忽视了对其检疫,但实际仅其中一部分能够侵染藜麦。*P. farinosa*名称的误用严重妨碍了各国对霜霉病的检疫。

后来有学者发现藜麦霜霉病分离物在形态和分子特征上与侵染*Atriplex*、被命名为*P. farinosa*的病原物不同^[5]。Choi等^[13]对不同藜属植物腊叶标本的*P. variabilis*分离物进行广泛的调查,并基于形态学和rDNA-ITS序列分析发现侵染藜科植物的霜霉属病原物存在高度的多样性。Choi等^[5]利用分子技术对36株不同地理来源的藜麦霜霉属分离物与其他藜属植物的霜霉属分离物进行了形态和基于rDNA序列的系统发育分析比较后,认为藜麦霜霉病病原菌*P. farinosa* f. sp. *Chenopodii*应纠正为*P. variabilis*。

2.2 生物学特性

霜霉菌*P. variabilis*属假菌界卵菌门卵菌纲霜霉目(Peronosporales)霜霉科(Peronosporaceae)霜霉属(*Peronospora*)。 *P. variabilis*能够侵染藜属(*Chenopodium*)植物,是一种专性活体营养型(obligate biotroph)寄生

表1 世界藜麦霜霉病的分布

Table 1 Distribution of quinoa downy mildew around the world

地区 District	国家 Country	参考文献 Reference
南美洲 South America	秘鲁 Peru; 阿根廷 Argentina; 玻利维亚 Bolivia; 智利 Chile; 哥伦比亚 Colombia; 厄瓜多尔 Ecuador	[26]
北美洲 North America	墨西哥 Mexico; 加拿大 Canada; 美国 United States	[29,31]
欧洲 Europe	丹麦 Denmark; 葡萄牙 Portugal; 法国 France; 荷兰 Netherlands; 英国 United Kingdom; 瑞典 Sweden; 意大利 Italy	[30,32-33]
亚洲 Asia	中国 China; 印度 India; 韩国 Republic of Korea	[9,14,21]
非洲 Africa	肯尼亚 Kenya; 埃及 Egypt; 摩洛哥 Morocco	[28,34]

物^[38],只能摄取寄主组织细胞营养物质维持生命活动。

2.2.1 病原菌形态特征 病原菌的形态特征是种属鉴定的重要依据,而霜霉菌孢囊梗(sporangiophore)的叉状分枝,有性结构[雄器(antheridia)和藏卵器(oogonium)]和无性结构[孢子囊(sporangia)]是其典型特征。尤其是分生孢子(孢子囊)的长宽比及有无梗是鉴别藜属植物霜霉属病原菌的重要特性^[5,13]。

霜霉菌侵染藜麦后叶片出现褪绿病变组织,叶背出现灰色的孢子堆,形成孢囊梗。无色的孢囊梗从叶背气孔中伸出,直立或稍微弯曲,树形,呈二叉状分枝,分枝5~7级,孢囊梗大小(350~550) $\mu\text{m} \times (10 \sim 18) \mu\text{m}$ 。末端分枝通常成对,弯曲至弧线状,长10~30 μm ,基部宽2~3 μm ,顶端钝形,壁常增厚。孢子囊着生在末端分枝顶部,浅褐色至橄榄色,宽椭圆形至椭圆形,有时呈倒卵圆形,未成熟时呈近球形,大小(25~32) $\mu\text{m} \times (22 \sim 25) \mu\text{m}$,长宽比1.18~1.56。孢子囊顶端圆形,基部圆形或逐渐变窄,通常存在短圆锥形或圆柱形梗,长1.0~1.5 μm ,宽1~2 μm ^[5,14],有性生殖产生卵孢子,呈球形,黄褐色或橙色,壁双层,表面凹凸不平,直径为22.91~31.57 μm (图1)。

2.2.2 生殖特性 霜霉菌在生命周期中存在营养和生殖生长阶段,而生殖阶段存在无性和有性生殖类型。霜霉菌大部分时期是二倍体阶段(diploid stage),只有在减数分裂(meiosis)和核融合(karyogamy)很短的时期是单倍体阶段^[43]。

无性生殖:卵菌以产生游动孢子而著称,然而,有些霜霉属卵菌却不产生游动孢子^[44],霜霉菌则是其孢子囊直接萌发生长^[7]。霜霉菌的无性生殖始于孢子囊在叶片着陆后的萌发,通过气孔进入叶肉组织,形成菌丝(营养结构),产生孢囊梗(子实体,2n),大约1周后孢囊梗从气孔伸出,7~10 d后孢囊梗又产生孢子囊(无性孢子,2n)。孢囊梗呈树形,以锐角呈二叉状分枝,孢子囊着生在末端分枝上^[25]。孢子囊成熟后与孢囊梗分离,孢子囊能够在土壤中休眠和越冬,也可黏附在藜麦种子的种皮中^[4,45],其主要通过风、雨水传播,如果环境湿度下降,孢子干涸,则生长发育停止^[19]。

有性生殖:卵菌是原生生物中唯一在有性生殖阶段产生卵孢子的种群。卵菌的有性生殖是卵配生殖(oogamous),由雄器和藏卵器两种配子囊(gametangia)融合产生卵孢子,由相同菌体(thallus)发育而来的称为同宗配合(homothallic),来自不同菌体则称为异宗配合(heterothallic)^[15]。同宗配合和异宗配合是卵菌常见的有性生殖方式,特别是霜霉目^[43],霜霉科病原物^[46]。

霜霉菌存在异宗配合现象^[15],其接受环境信号后菌丝分化成侧生的雄(雄器)和雌(藏卵器)配子(gamete),两者融合产生卵孢子。异宗配合的发生主要取决于交配型菌丝是否出现,若无,则仅发生无性生殖。Danielsen^[46]于2001年首次报道了藜麦霜霉菌的异宗配合现象,其对来自秘鲁和玻利维亚等不同地区的8个菌株在离体叶片上采用所有组合进行杂交来确定霜霉菌的交配型,发现存在交配型P1和P2。卵孢子作为霜霉病的初侵染源,黏附在藜麦种子或留在田茬上^[19],通过休眠度过寒冷和干燥的季节而保持生命活力^[38,47],直至环境条件适宜时萌发,开始新的生命周期。

2.2.3 适宜生长条件 霜霉菌喜欢冷凉和潮湿的环境^[48],可在0~25 $^{\circ}\text{C}$ 生长,最适温度为18~22 $^{\circ}\text{C}$,偏爱相对湿度>80%的高湿环境,在此条件下有利于生长和产孢。霜霉菌对潮湿环境的偏好主要是因为气孔通常在该条件下是开放的^[49],有利于其侵入。Kumar等^[21]研究发现印度中西部地区藜麦从冬天[(27+2.01) $^{\circ}\text{C}$]至夏天

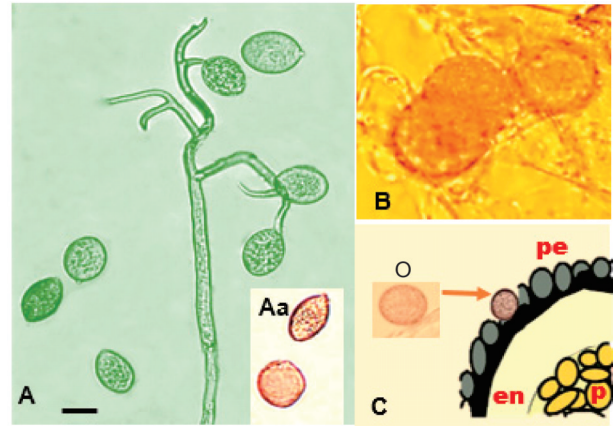


图1 霜霉菌的孢子形态特征^[3]

Fig. 1 Morphological characters of *P. variabilis* spores^[3]

A: 着生孢子囊的孢囊梗 Sporangiophore with sporangia; Aa: 卵孢子和孢子囊大小比较 Oospores-sporangia size comparison; B: 干枯叶片组织中的卵孢子 Oospores on top of dried leaf tissue; 比例尺 Scale bars: 20 μm ; C: 藜麦种子中卵孢子位置示意 Schematic representation of oospore localization in quinoa seed; O: 卵孢子 Oospore; pe: 种皮 Pericarp; en: 胚乳 Endosperm; p: 外胚乳 Perisperm.

[(33+2.01) °C]的生长过程中,在温度为(21+2.1) °C、相对湿度>90%时,霜霉病严重度最高。Danielsen等^[45]报道藜麦苗期霜霉病严重度在饱和湿度为95%~100%时最大。因此,一般来说,年降水量>500 mm的地区藜麦霜霉病发生非常严重^[19]。

2.3 病原菌地理种群遗传分化

霜霉菌的有性生殖极大地促进了病原菌的重组和变异^[16],尤其是其异宗配合生殖增加了种群的遗传多样性^[46],是其进化的重要力量^[50]。国外诸多学者围绕藜麦霜霉菌的遗传多样性和地理种群分化开展了研究,但尚未取得一致的结果。

Choi等^[5]对来自36个不同国家的藜麦霜霉病分离物基于rDNA-ITS序列构建系统发育树,把霜霉病分成了南美洲和丹麦两个不同地理群,南美洲分离物的ITS序列完全一致,但与大部分丹麦分离物相比有两个核苷酸不同。Danielsen等^[51]采用分子生物学方法比较了来自丹麦与安第斯山区侵染藜麦的霜霉属病原菌的基因型变异,结果将丹麦与安第斯山区种群分成两个不同的群。Testen等^[4]基于PCR和测序法分别检测了33份藜麦种子携带霜霉菌的情况,并对来源于厄瓜多尔、玻利维亚和美国的霜霉菌群落内转录间隔区(ITS)和环氧化酶2(COX2)的系统发育进行研究,发现ITS结果没有地理差异,但COX2显示在美国和南美洲之间存在地理差异,说明分离物的关系依赖地理来源。Nolen^[16]对3份麻籽藜变种(*Chenopodium berlandieri* var. *macrocalycium*, BVM)、2份BVM×*C. quinoa*杂交种、1份藜和4份藜麦等10个藜属植物*P. variabilis*的分离物基于COX2序列构建系统发育树,结果显示侵染不同藜属植物的霜霉菌分离物之间不存在遗传差异。向日葵(*Helianthus annuus*)霜霉菌(*Plasmopara halstedii*)^[52]、北悬钩子(*Rubus arcticus*)霜霉菌(*Peronospora sparsa*)^[53]和烟草(*Nicotiana tabacum*)霜霉菌(*Peronospora tabacina*)^[54]分离物的遗传变异研究显示病原菌群与分离物的地理来源没有关联。

2.4 致病力分化

霜霉菌有性生殖促进其种群不断变异,产生新的毒力基因^[55]和致病性^[16],形成不同的小种,致使其防治更加困难^[29]。霜霉菌种群致病力分化可形成不同的毒力群(virulence groups),关于霜霉菌毒力群的研究报道较少^[29]。Ochoa等^[56]将来自厄瓜多尔南部、中部和北部的20株藜麦霜霉菌分离物分别接种在60个藜麦幼苗叶片上,鉴别为4个毒力群和3个抗性因子(resistance factors),在南部菌株仅分离到毒力群2(virulence group 2),中部仅为毒力群4(virulence group 4),北部存在所有4种毒力群。

来自不同藜属植物霜霉菌的致病性因寄主的不同而不同,藜麦和藜的霜霉菌致病性相似。调查发现侵染霜霉病的藜麦田经常出现杂草藜被霜霉菌侵染的情形^[5,30],据此,可推测全球普遍存在的杂草藜可能是藜麦霜霉病的重要侵染源^[5]。Aragón等^[27]研究发现分离自藜麦‘La Molina 89’的霜霉菌侵染藜,但不侵染墙藜(*Chenopodium murale*)、土荆芥(*Chenopodium ambrosioides*)和藜麦‘Blanca de Junin’。

2.5 病原菌的侵染循环

2.5.1 田间宏观侵染

目前,有关藜麦霜霉菌的侵染循环机制和流行病学特征仍缺乏系统性研究和深入了解^[38]。霜霉菌的田间侵染通常从种子或土壤中越冬的卵孢子感知有利环境和寄主信号后的萌发开始,其萌发形成的菌丝进入寄主根系定殖^[57],此后,菌丝通过木质部进入胚轴到达叶片,在叶肉组织中继续生长^[58],并产生孢囊梗(图2)。孢囊梗从叶片气孔伸出,其分枝末端产生孢子囊(分生孢子),此过程为无性生殖。若菌丝分化形成雌雄配子,则发生卵配有性生殖,两者融合产生卵孢子。孢子囊可通过风、雨水、灌溉、农业设施和人类活动进行长距离传播^[16]。孢子囊在叶片成功着陆后,条件适宜时萌发,形成芽管和附着胞,进入叶片组织,开始次侵染。霜霉菌的孢子囊在藜麦生长季内可引发多次侵染循环^[25],循环次数取决于环境条件,特别是温湿度^[16]。环境相对湿度在80%以上,温度为15~20 °C时,有利于病原菌的生长发育,此时,主要通过孢子囊侵染。然而,在干燥和温暖的不利环境中,卵孢子则在种子、老叶和土壤中休眠,等到环境条件有利时萌发^[46],并侵入寄主组织,形成菌丝,在细胞间扩展,产生孢囊梗,开始次循环。一般情况下,卵孢子在藜麦生长季中只发生一次。

2.5.2 细胞组织微观侵染

霜霉菌的生长习性与真菌非常相似,其无性结构包括菌丝、孢囊梗和孢子囊。霜霉菌在叶肉组织中的侵染过程表明,孢子囊着陆在叶片上,在高湿条件下(相对湿度>80%)12 h内便可萌发^[59],

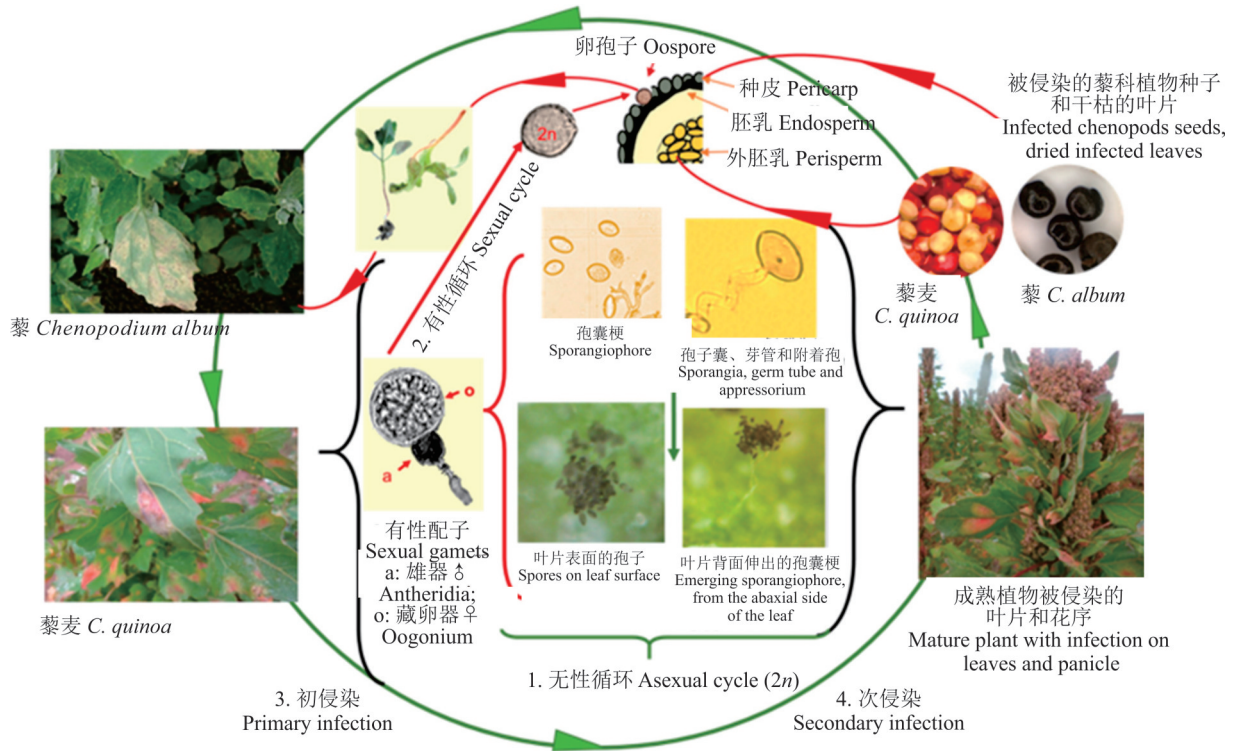


图 2 霜霉菌的侵染循环^[3]

Fig. 2 Infection cycle of *P. variabilis*^[3]

长出芽管(germ tube)。当芽管的尖端膨胀成圆形或长方形,便形成附着胞(appressoria)^[40,44],附着胞是一种能穿透植物角质层的特殊结构,能促进芽管穿透叶片组织。穿透发生后,菌丝开始在叶肉细胞间扩展、生长^[47],有些菌丝形成吸器(haustoria),吸器通常分枝,无鞘。吸器穿透细胞后,利用消化酶从寄主细胞中吸收养分。吸器不仅是病原菌吸收寄主细胞养分的构造,同时也是寄主植物防御和抑制病原菌生长的结构^[60]。当菌丝到达叶背的角质层(abaxial cuticle)后,便从气孔中伸出,形成孢囊梗生殖结构,孢囊梗产生无性的孢子囊。气孔在藜麦霜霉病发生侵染过程中发挥着重要的作用(图 3)。

2.5.3 种子侵染

藜麦霜霉病是一种种传病害,可由种子携带其卵孢子进行远距离持久传播,种传卵孢子在侵染传播中发挥着重要作用^[48]。种子是藜麦霜霉病传播的主要来源^[22,45],频繁的调种是导致全球藜麦霜霉病扩散和危害加重的原因之一。

霜霉菌的卵孢子存在于藜麦种子的种皮中(pericarp)^[4,22,45]。种子中的卵孢子很容易通过冲洗法释放出来^[62]。Danielsen 等^[45]通过检测藜麦种子浸泡悬浮液发现 15% 的参试种子种皮中存在霜霉菌的卵孢子。Assiuty 等^[62]通过光学显微镜检测证实霜霉菌的卵孢子存在于藜麦的花被(perianth)和种子的种皮、外种皮(testa)、胚(embryo)和外胚乳(perisperm)等不同组织中。Testen 等^[4]对 33 份藜麦种子基于 PCR 和测序法分别检测其携带病原菌 *P. variabilis* 的情况,发现参试的 33 个藜麦品种中 94% 的种子携带该菌,两种方法检测到携带该菌的种子分别有 31 和 32 份。

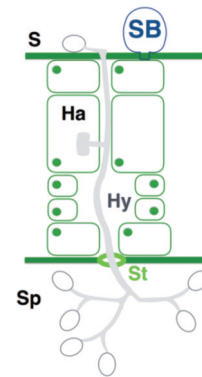


图 3 霜霉菌侵染叶肉组织的过程^[61]

Fig. 3 Infection process of *P. variabilis* in mesophyll tissue^[61]

S: 孢子囊 Sporangia; SB: 盐囊泡 Salt bladder; Ha: 吸器 Haustoria; Hy: 菌丝 Hypha; St: 气孔 Stomata; Sp: 孢囊梗 Sporangiphore.

2.5.4 系统侵染 藜麦霜霉病是一种系统性侵染病害^[17],其卵孢子在此侵染中发挥着重要作用。种子或土壤中的卵孢子萌发形成菌丝,侵入幼苗根系,通过胚轴的细胞间隙向上扩展,经过植株枝条,到达藜麦叶片、花序和花朵,并最终穿透发育的种子^[22,62]。

霜霉菌存在于藜麦生长不同阶段的所有组织中。Taha^[17]采用PCR方法对不同生长阶段(5、10、15、21 d)藜麦的胚根(radicle)或根系(root)、子叶(cotyledon)或叶片(leaf)、胚轴(hypocotyl)或茎(stem)等组织及60和80 d的花序中病原菌*P. variabilis*的DNA进行了检测,结果显示12个藜麦幼苗样品中,在子叶/叶片(10/12;83%)和胚轴/茎组织(5/12;41.6%)及生长60和80 d藜麦的花朵中检测到该病原菌,胚根/根系(1/12;0.8%)中含量虽少,但也表现阳性,说明也存在该病原菌。Assiuty等^[62]在生长7~15 d藜麦幼苗的子叶叶肉组织,生长45、80、120 d的叶片和花被及生长120 d叶柄的薄壁组织中发现了霜霉菌的卵孢子,而且在生长80 d的藜麦叶片中脉的细胞间隙中发现了该病原菌菌丝。Kitz^[22]基于ITS引物采用PCR方法在霜霉病侵染的藜麦叶片、茎和叶柄组织中扩增出688 bp条带,充分说明霜霉菌存在于该组织中。

藜麦植株生长期间脱落的组织,尤其是含卵孢子(或休眠状态)的子叶、叶片和花被在侵染循环中也起着重要作用。花被包含5个花被片(tepals)^[63],存在大量卵孢子^[45,62],收获时容易开裂释放种子,花被脱落后卵孢子随其落入土壤中,并休眠越冬,来年条件适宜时萌发侵染藜麦幼苗胚根,发挥初侵染作用。卵孢子侵染植物根系已得到证实^[64]。

3 综合防治措施

霜霉菌的有性生殖是卵胚生殖,具有异宗配合现象,该生殖特性极大地促进了其种群的变异和新毒力基因的产生,导致其防治十分困难。因此,藜麦霜霉病的防治应采用各种措施的综合防控策略。

3.1 选用抗病品种

藜麦遗传多样性高,类型多样,对霜霉病的抗性差异大,存在潜在的抗性资源。通过抗性鉴定筛选抗病品种或资源,利用常规杂交手段或现代分子生物技术选育抗病品种,应用其持久抗性是防控霜霉病最经济、简便和有效的措施。一般而言,南美洲安第斯山区湿度高、霜霉病发生猖獗地区的山谷生态型藜麦品种往往表现出中至高抗水平,而南部干燥地区,高原生态型则往往表现高感^[32]。在非原产地国家,应种植安第斯高地的藜麦抗病品种,此外,应将本地品种与抗病品种进行杂交,培育适宜本地的抗病品种^[19]。

3.2 农业防治措施

农业防治措施具有经济、简便和对环境友好的特点,其主要通过提高植株活力、改善田间微环境发挥作用。增加土壤肥力,适当早播,防止降水与藜麦最敏感发育期重合,同时使植株获得足够的日照时数可有效减轻病害。叶面喷施腐殖酸(humic acids)生物肥可激发植物的生化过程(呼吸、光合作用和叶绿素含量),并为植株提供必需的微量元素和营养物质,进而增强植株的活力,提高其抗病性^[19]。施氮可促进霜霉病的发生^[65],其原因是施氮促进了植物幼嫩组织的生长发育,延长了营养生长阶段,而推迟了生殖生长阶段,使得植物与病原菌接触侵染的时间延长^[66],此外,施氮影响了植物冠层的结构,高大的植株提高了病原菌孢子的传播和侵染效率^[65],因此,控施氮肥可有效减轻病害发生。改善田间微环境,增加田间温度,降低湿度,也可有效减轻病害发生。低密度种植可减缓或阻止病害的发展,而这取决于当地气候条件、品种抗性和土壤肥力。由于霜霉病可通过附着在种子上的卵孢子进行传播,因此,从无病区繁种就显得非常重要,对跨区调种应进行消毒,减少病害侵染源。另外,轮作倒茬^[19]也是减少侵染的必要措施。

3.3 物理防治措施

物理措施也是一种经济、简便和可持续的防治方法,研究发现热击和伽马辐射能够减轻霜霉病的发生。温度能够影响寄主植物抗性,一般情况下,过高或过低的温度可能会导致抗病品种感病^[67]。Ding等^[68]研究发现短暂的热击(heat shock)处理温室中黄瓜(*Cucumis sativus*)幼苗能降低霜霉病严重度50%以上,病害明显减轻。Bernardo等^[69]用伽马射线以150和250 Gy剂量对藜麦品种‘Amarilla de Marangani’进行辐射,对其M3群体进行霜霉病抗性评价,最终筛选出44个抗病植株,严重度为16.7%~30.0%。此外,由于伽马辐射的影响,藜麦开花

天数减少、株高降低、产量潜力增加。

3.4 生物防治措施

生物防治病害是近年来研究比较热门的领域,因其绿色、无污染、可持续的特点而深受欢迎,然而,关于霜霉病生物防治的研究较少。目前,研究较多的生物杀菌剂是木霉菌属(*Trichoderma* spp.)有益菌和枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*),此菌可与藜麦种皮上的病原菌竞争,促进植物根系的发育^[19],减少产量损失^[70],达到防治效果。研究显示木霉菌属有益菌^[71]在葡萄(*Vitis vinifera*)霜霉病(*Plasmopara viticola*)和金鱼草(*Antirrhinum majus*)霜霉病(*Peronospora antirrhini*)^[72]的防治中已经成功应用。蕈状芽孢杆菌(*Bacillus mycoides*)能够减少糖用甜菜尾孢属(*Cercospora*)叶斑病的严重度^[73],但是蕈状芽孢杆菌分离物的防效还未在苋科(Amaranthaceous)植物寄主藜麦上验证。芽孢杆菌(*Bacillus*)防治藜麦霜霉病的研究还未见报道。

3.5 化学防治措施

藜麦霜霉病防治十分困难,使用化学杀菌剂是其传统的防治方法^[46]。醌外抑制(quinone outside inhibiting, QoI)杀菌剂通过抑制线粒体呼吸的细胞色素bc复合物(cytochrome bc complex of mitochondrial respiration)而发挥作用,这类杀菌剂对卵菌、担子菌(Basidiomycete)和子囊菌(Ascomycete)三大植物病原菌^[74]具有较好的防效。该类杀菌剂具有位点特异性(site-specific),特别靶向细胞色素bc1酶复合物的Qo位点,但容易产生抗药性风险。甲霜灵(metalaxyl)^[20,24]对藜麦霜霉病具有较好的防效,但其价格昂贵,需多次喷施,不仅增加了劳动力成本,且长期使用易导致病原菌产生抗药性^[20,75]。

大量使用化学杀菌剂不仅污染环境,而且对病原菌造成选择压力,导致产生抗药性,尤其是在具有性生殖的病原菌中发生更迅速,产生的抗药性风险更大^[16]。由于霜霉菌具有有性生殖^[25],种群的遗传多样性高^[56,76],极大影响杀菌剂的防效^[16],更容易产生抗药性。目前,通过杀菌剂混用或轮作倒茬似乎能阻止抗药性的产生,但是, Dekker^[77]根据模型推算该方法也许只能延缓而不能完全阻止。

4 问题与展望

藜麦是近年引进和发展起来的新兴粮饲兼用型作物,由于其全面丰富的营养和优异的抗逆性而受到人们的普遍关注。藜麦在农业种植业结构调整、改善人们膳食结构和保障国家粮食安全等方面发挥了重要作用。随着市场需求量的增加,藜麦种植面积和规模不断扩大,导致其病害蔓延,危害日益严重,藜麦霜霉病便是其中之一。该病是危害藜麦最严重的全球性病害,其防治十分困难^[78],严重阻碍藜麦产业的健康发展。我国引进藜麦时间较短,研究人员少,经费投入不足,导致对藜麦的研究严重滞后,尤其是藜麦病害方面的研究滞后更为突出。由于藜麦霜霉菌是活体营养型病原菌,该病原菌的分离培养比较困难,这严重限制了其与藜麦互作研究^[7],给科研人员提出了更大的挑战^[38]。

藜麦优异的营养和卓越的抗逆性赋予了其在我国西北寒旱区广阔的应用前景。未来一段时期,藜麦的研究会成为一个科学热点,尤其是藜麦病害的研究。藜麦霜霉病的研究还存在以下突出问题:1)霜霉病的传播方式、叶片穿透、孢囊孢子和卵孢子形成的信号等生物学特性还知之甚少;2)霜霉病的流行病学和遗传学在很大程度上仍然未知;3)藜麦霜霉病分子生物学及系统发育尚未深入研究,在基因组水平上知之甚少;4)霜霉病种群的遗传组成仍未知;5)藜麦根系分泌物与真菌共生关系的研究应该加强^[79];6)加强不同交配型病原物的监测和序列分析,以确定导致产生不同交配型的基因位点。因此,今后一段时期,应加强以上霜霉病科学问题的解决。

参考文献 References:

- [1] Craine E B, Murphy K M. Seed composition and amino acid profiles for quinoa grown in Washington State. *Frontiers in Nutrition*, 2020, 7: 126.
- [2] Vega-galvez A, Mirandaanda M, Vergara J, *et al.* Nutrition facts and functional potential of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.), an ancient Andean grain: A review. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 2010, 90(15): 2541—2547.
- [3] Colque-Little C, Amby D B, Andreassen C. A review of *Chenopodium quinoa* (Willd.) diseases—An updated perspective.

- Plants, 2021, 10(6): 1228.
- [4] Testen A L, Jiménez-Gasco M, Ochoa J, *et al.* Molecular detection of *Peronospora variabilis* in quinoa seed and phylogeny of the quinoa downy mildew pathogen in South America and the United States. *Phytopathology*, 2014, 104(4): 379–386.
- [5] Choi Y J, Danielsen S, Lubeck M, *et al.* Morphological and molecular characterization of the causal agent of downy mildew on quinoa (*Chenopodium quinoa*). *Mycopathologia*, 2010, 169(5): 403–412.
- [6] Testen A L, Puri P, Shaw R S, *et al.* A quantitative real-time PCR method to detect the quinoa downy mildew pathogen, *Peronospora variabilis*. *Plant Disease*, 2024, 108(9): 2887–2893.
- [7] Danielsen S, Ames T. Mildew (*Peronospora farinosa*) of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) in the Andean region: Practical manual for the study of the disease and the pathogen. Lima, Perú: International Potato Center, 2004: 32.
- [8] Verma S C, Chauhan L S, Mathur R S. *Peronospora farinosa* (Fr.) on *Chenopodium murale* L. —A new record for India. *Current Science*, 1964, 23: 720–721.
- [9] Yin H, Zhou J B, Chang F J, *et al.* Identification of pathogen causing downy mildew of *Chenopodium quinoa*. *Acta Phytopathologica Sinica*, 2018, 48(3): 413–417.
殷辉, 周建波, 常芳娟, 等. 藜麦霜霉病病原菌鉴定. *植物病理学报*, 2018, 48(3): 413–417.
- [10] Wang C, Li M Q, Yang F R, *et al.* Diseases investigation and pathogen identification of quinoa downy mildew in Gansu Province. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2023, 37(3): 503–512.
王昶, 李敏权, 杨发荣, 等. 甘肃藜麦霜霉病调查及其病原菌鉴定. *核农学报*, 2023, 37(3): 503–512.
- [11] Wang C, Yang F R, Li M Q, *et al.* Identification and evaluation of downy mildew (*Peronospora variabilis*) resistance in quinoa (*Chenopodium quinoa*) germplasm resources. *Acta Agrestia Sinica*, 2022, 30(10): 2626–2634.
王昶, 杨发荣, 李敏权, 等. 藜麦种质资源对霜霉病的抗性鉴定与评价. *草地学报*, 2022, 30(10): 2626–2634.
- [12] Zhao L J, Yan S Y, Shi X J, *et al.* Downy mildew-infection changes the metabolism of quinoa leaves. *Acta Phytopathologica Sinica*, 2021, 51(3): 334–339.
赵丽娟, 闫素月, 史晓晶, 等. 霜霉病菌侵染对藜麦叶片代谢的影响. *植物病理学报*, 2021, 51(3): 334–339.
- [13] Choi Y J, Denchev C M, Shin H D. Morphological and molecular analyses support existence of host-specific *Peronospora* species infecting *Chenopodium*. *Mycopathologia*, 2008, 165(3): 155–164.
- [14] Choi Y J, Choi I Y, Kim J S, *et al.* First report of quinoa downy mildew caused by *Peronospora variabilis* in Republic of Korea. *Plant Disease*, 2014, 98(7): 1003.
- [15] Webster J. Introduction to fungi (2nd edition). UK: Cambridge University Press, 1980: 696.
- [16] Nolen H. Assessing disease concerns on quinoa and evaluating sources of disease resistance in *Chenopodium* species in New England. New Hampshire: University of New Hampshire, 2019.
- [17] Taha E M. Molecular detection and phylogeny of *Peronospora variabilis* Gäum., the causal agent of downy mildew disease of quinoa at different growth stages. *Plan Cell Biotechnology and Molecular Biology*, 2019, 20(23/24): 1189–1200.
- [18] Colque-Little C, Abondano M C, Lund O S, *et al.* Genetic variation for tolerance to the downy mildew pathogen *Peronospora variabilis* in genetic resources of quinoa (*Chenopodium quinoa*). *BMC Plant Biology*, 2021, 21(1): 1–19.
- [19] Gandarillas A, Saravia R, Plata G, *et al.* Principal quinoa pests and diseases//State of the art report on quinoa around the world in 2013. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations and Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement, 2015: 192–215.
- [20] Brouwer M, Lievens B, Van Hemelrijck W, *et al.* Quantification of disease progression of several microbial-pathogens on *Arabidopsis thaliana* using real-time fluorescence PCR. *FEMS Microbiology Letters*, 2003, 228(2): 241–248.
- [21] Kumar A, Bhargava A, Shukla S, *et al.* Screening of exotic *Chenopodium quinoa* accessions for downy mildew resistance under mid-eastern conditions of India. *Crop Protection*, 2006, 25(8): 879–889.
- [22] Kitz L. Evaluation of downy mildew (*Peronospora farinosa* f. sp. *Chenopodii*) resistance among quinoa genotypes and investigation of *P. farinosa* growth using scanning electron microscopy. UTah: Brigham Young University, 2008.
- [23] Khalifa W, Thabet M. Variation in downy mildew (*Peronospora variabilis* Gäum.) resistance of some quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) cultivars under Egyptian conditions. *Middle East Journal of Agriculture Research*, 2018, 7(2): 671–682.
- [24] Danielsen S, Bonifacio A, Ames T. Diseases of quinoa (*Chenopodium quinoa*). *Food Reviews International*, 2003, 19(1/2): 43–59.

- [25] Danielsen S, Munk L. Evaluation of disease assessment methods in quinoa for their ability to predict yield loss caused by downy mildew. *Crop Protection*, 2004, 23(3): 219–228.
- [26] Garcia R G. *Fitopatología agrícola del Perú*. Lima, Perú: Estación Experimental Agrícola La Molina, 1947.
- [27] Aragón L, Gutiérrez W. El mildiu en cuatro especies de *Chenopodium*. *Fitopatología*, 1991, 27: 104–109.
- [28] Mhada M, Ezzahiri B, Benlhabib O. Assessment of downy mildew resistance (*Peronospora farinosa*) in a quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) germplasm. *International Journal of Agricultural and Biosystems Engineering*, 2014, 8(3): 277–280.
- [29] Testen A L, McKemy J M, Backman P A. First report of quinoa downy mildew caused by *Peronospora variabilis* in the United States. *Plant Disease*, 2012, 96(1): 146.
- [30] Danielsen S, Jacobsen S E, Hockenhull J. First report of downy mildew of quinoa caused by *Peronospora farinosa* f. sp. *Chenopodii* in Denmark. *Plant Disease*, 2002, 86(10): 1175.
- [31] Tewari J P, Boyetchko S M. Occurrence of *Peronospora farinosa* f. sp. *Chenopodii* on quinoa in Canadian. *Plant Disease Survey*, 1990, 70(2): 127–128.
- [32] Bonifacio A. *Chenopodium* sp.: Genetic resources, ethnobotany, and geographic distribution. *Food Reviews International*, 2003, 19(1/2): 1–7.
- [33] Garcia-Blazquez G, Constantinescu O, Telleria M T, et al. Preliminary check list of Albuginales and Peronosporales (Chromista) reported from the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Mycotaxon*, 2006, 98: 185–188.
- [34] El-assiuty E M, Bekheet F M, Fahmy Z M. First record of downy mildew of quinoa in Egypt. *Egyptian Journal of Agricultural Research*, 2014, 92(3): 871–872.
- [35] Kamoun S. Molecular genetics of pathogenic oomycetes. *Eukaryot Cell*, 2003, 2(2): 191–199.
- [36] Beakes G W, Glockling S L, Sekimoto S. The evolutionary phylogeny of the oomycete “fungi”. *Protoplasma*, 2012, 249: 3–19.
- [37] Dick M W. Towards an understanding of the evolution of the downy mildews//Advances of downy mildew research. The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2002: 1–57.
- [38] Thines M, Choi Y J. Evolution, diversity and taxonomy of the Peronosporaceae, with focus on the genus *Peronospora*. *Phytopathology*, 2016, 106(1): 6–18.
- [39] Dick M W. Sexual reproduction in the Peronosporomycetes (chromistan fungi). *Canadian Journal of Botany*, 1995, 73(S1): S712–S724.
- [40] Latijnhouwers M, Pjgmd W, Govers F. Oomycetes and fungi: Similar weaponry to attack plants. *Trends in Microbiology*, 2003, 11(10): 462–469.
- [41] Yerkes W D, Shaw C G. Taxonomy of the *Peronospora* species on Cruciferae and Chenopodiaceae. *Phytopathology*, 1959, 49: 499–507.
- [42] Baiswar P, Chandra S, Kumar R, et al. *Peronospora variabilis* on *Chenopodium murale* in India. *Australasian Plant Disease Notes*, 2010, 5(1): 45–47.
- [43] Alexopoulos C J, Mims C W, Blackwell M. *Introductory mycology* (4th edition). New York: John Wiley & Sons, 1996: 868.
- [44] Carzaniga R, Bowyer P, O’Connell R J. Production of extracellular matrices during development of infection structures by the downy mildew *Peronospora parasitica*. *New Phytologist*, 2001, 149(1): 83–93.
- [45] Danielsen S, Mercado V H, Ames T, et al. Seed transmission of downy mildew (*Peronospora farinosa* f. sp. *Chenopodii*) in quinoa and effect of relative humidity on seedling infection. *Seed Science and Technology*, 2004, 32(1): 91–98.
- [46] Danielsen S. Heterothallism in *Peronospora farinosa* f. sp. *Chenopodii*, the causal agent of downy mildew of quinoa (*Chenopodium quinoa*). *Journal of Basic Microbiology*, 2001, 41(5): 305–308.
- [47] Koch E S A. *Arabidopsis* is susceptible to infection by a downy mildew fungus. *The Plant Cell*, 1990, 2(5): 437–445.
- [48] Alandia S, Otazu V, Salas B. *Enfermedades//Quinua kaniwa*. Bogota Colombia: Inter-American Institute for Cooperation on Agriculture, 1979: 137–148.
- [49] Lange O L, Lo’sch R, Schulze E D, et al. Responses of stomata to changes in humidity. *Planta*, 1971, 100: 76–86.
- [50] Mcdonald B A, Mcdermott J M, Goodwin S B, et al. The population biology of host-pathogen interactions. *Annual Review of Phytopathology*, 1989, 27(1): 77–94.

- [51] Danielsen S, Lubeck M. Universally primed—PCR indicates geographical variation of *Peronospora farinosa* ex. *Chenopodium quinoa*. *Journal of Basic Microbiology*, 2010, 50(1): 104–109.
- [52] Spring O, Bachofer M, Thines M, *et al.* Intraspecific relationship of *Phytophthora halstedii* isolates differing in pathogenicity and geographic origin based on ITS sequence data. *European Journal of Plant Pathology*, 2006, 114(3): 309–315.
- [53] Lindqvist H, Koponen H, Valkonen J P T. Variability of *Peronospora sparsa* (syn. *P. rubi*) in Finland as measured by amplified fragment length polymorphism. *European Journal of Plant Pathology*, 2002, 108(4): 327–335.
- [54] Sukno S A, Taylor A M, Farman M L. Genetic uniformity among isolates of *Peronospora tabacina*, the tobacco blue mold pathogen. *Phytopathology*, 2002, 92(11): 1236–1244.
- [55] Ilott T W, Durgan M E, Micheltore R W. Genetics of virulence in Californian populations of *Bremia lactucae* (lettuce downy mildew). *Phytopathology*, 1987, 77(10): 1381–1386.
- [56] Ochoa J, Frinking H D, Jacobs T. Postulation of virulence groups and resistance factors in the quinoa downy mildew pathosystem using material from Ecuador. *Plant Pathology*, 1999, 48(3): 425–430.
- [57] Kamoun S, Furzer O, Jones J D G, *et al.* The top 10 oomycete pathogens in molecular plant pathology. *Molecular Plant Pathology*, 2015, 16(4): 413–434.
- [58] Yadeta K A, Thomma B P J. The xylem as battleground for plant hosts and vascular wilt pathogens. *Frontiers in Plant Science*, 2013, 4: 97.
- [59] Choudhury R A, McRoberts N. Temperature and light effects on *in vitro* germination of *Peronospora effusa* sporangia. *Tropical Plant Pathology*, 2018, 43(6): 572–576.
- [60] Catanzariti A M, Dodds P N, Ellis J G. Avirulence proteins from haustoria-forming pathogens. *FEMS Microbiology Letters*, 2007, 269(2): 181–188.
- [61] Penalzoza O M R. Molecular interactions between quinoa, the biocontrol agent trichoderma and the pathogen *Peronospora variabilis*. Spain: University of Salamanca, 2019.
- [62] Assiuty E M, Taha E M, Fahmy Z M, *et al.* Histological and molecular detections of *Peronospora variabilis* Gäum oospores in seeds of quinoa (*Chenopodium quinoa* L.). *The Egyptian Journal of Experimental Biology (Botany)*, 2019, 15(2): 197–203.
- [63] Burrieza H P, López-Fenandez M P, Maldonado S. Analogous reserve distribution and tissue characteristics on quinoa and grass seeds suggest convergent evolution. *Front in Plant Science*, 2014, 5: 546.
- [64] Pratt R G, Janke G D. Oospores of *Sclerospora sorghi* in soils of south Texas and their relationships to the incidence of downy mildew in grain sorghum. *Phytopathology*, 1978, 68(11): 1600–1605.
- [65] Jiang Y, Caldwell C D. Effect of nitrogen fertilization on camelina seed yield, yield components, and downy mildew infection. *Canadian Journal of Plant Science*, 2016, 96(1): 17–26.
- [66] Zarafi A, Emechebe A M, Akpa A D, *et al.* Effect of fertilizer levels on grain yield, incidence and severity of downy mildew in pearl millet. *Archives of Phytopathology and Plant Protection*, 2005, 38(1): 11–17.
- [67] Judelson H S, Micheltore R W. Temperature and genotype interactions in the expression of host resistance in lettuce downy mildew. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 1992, 40(4): 233–245.
- [68] Ding X T, Jiang Y P, Hao T, *et al.* Effects of heat shock on photosynthetic properties, antioxidant enzyme activity, and downy mildew of cucumber (*Cucumis sativus* L.). *PLoS One*, 2016, 11(4): 1–15.
- [69] Bernardo R, Jesús A. Respuesta de una población m3 de quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) var. Amarilla marangani al mildiu (*Peronospora variabilis*) en la Molina. Lima: Universidad Nacional Agraria la Molina Facultad de Agronomía, 2020.
- [70] Ortuño N, Castillo J, Claros M, *et al.* Enhancing the sustainability of quinoa production and soil resilience by using bioproducts made with native microorganisms. *Agronomy*, 2013, 3(4): 732–746.
- [71] Harman G E. Myths and dogmas of biocontrol changes in perceptions derived from research on *Trichoderma harzianum* T-22. *Plant Disease*, 2000, 84(4): 377–393.
- [72] Perazzolli M, Moretto M, Fontana P, *et al.* Downy mildew resistance induced by *Trichoderma harzianum* T39 in susceptible grapevines partially mimics transcriptional changes of resistant genotypes. *BMC Genomics*, 2012, 13(1): 660.
- [73] Bargabus R L, Zidack N K, Sherwood J E, *et al.* Characterisation of systemic resistance in sugar beet elicited by a non-pathogenic, phyllosphere-colonizing *Bacillus mycoides*, biological control agent. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 2002, 61(5): 289–298.

- [74] Chen W, Delmotte F, Richard-Cervera S, *et al.* At least two origins of fungicide resistance in grapevine downy mildew population. *Applied and Environmental Microbiology*, 2007, 73(16): 5162–5172.
- [75] Aegerter B J, Nuñez J J, Davis R M. Detection and management of downy mildew in rose rootstocks. *Plant Disease*, 2002, 86(12): 1363–1368.
- [76] Swenson E M. Genetic diversity of Bolivian *Peronospora farinosa* f. sp. *Chenopodii* (downy mildew) and quinoa's resistance response. Provo, Utah: Brigham Young University, 2006: 29–47.
- [77] Dekker J. Countermeasures for avoiding fungicide resistance//Fungicide resistance in crop protection. The Netherlands: Centre for Agricultural Publication and Documentation (PUDOC), 1982: 149–159.
- [78] Wang C, Yang F R, Li M Q, *et al.* Research progress on downy mildew and disease resistance of quinoa. *Grassland and Turf*, 2024, 44(2): 1–12.
王昶, 杨发荣, 李敏权, 等. 藜麦霜霉病与抗病性研究进展. *草原与草坪*, 2024, 44(2): 1–12.
- [79] Ruiz K B, Biondi S, Oses R, *et al.* Quinoa biodiversity and sustainability for food security under climate change. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 2014, 34(2): 349–359.