

引文格式: 史晓晶, 王华杰, 石瑞, 等. 番茄早疫病菌啉菌噁唑抗性菌株的适合度[J]. 云南农业大学学报(自然科学), 2022, 37(4): 553–558. DOI: [10.12101/j.issn.1004-390X\(n\).202012054](https://doi.org/10.12101/j.issn.1004-390X(n).202012054)

番茄早疫病菌啉菌噁唑抗性菌株的适合度*

史晓晶, 王华杰, 石 瑞, 赵丽娟**
(忻州师范学院 生物系, 山西 忻州 034000)

摘要:【目的】评估番茄早疫病菌——茄链格孢菌(*Alternaria solani*)对啉菌噁唑的抗性风险, 探讨抗性菌株的适合度变化。【方法】采用菌丝生长速率法测定抗性菌株的啉菌噁唑敏感性、抗性遗传稳定性及生长速率, 评估抗性菌株的产孢量、孢子萌发率、孢子竞争力、致病性与产毒量的变化。【结果】抗性菌株对啉菌噁唑处于低至中抗水平, 且在继代培养 20 代后抗性仍可稳定遗传, 但菌株对啉菌噁唑的抗性越强, 生长速率越慢; 抗性菌株的产孢量增多, 孢子萌发率未发生变化, 但孢子竞争力变差; 其产毒量下降, 致病性降低, 在啉菌噁唑压力下致病性强于敏感菌株。【结论】当番茄早疫病菌对啉菌噁唑产生抗性后, 抗性可稳定遗传, 繁殖能力增强, 生存能力和寄生能力减弱, 但可借助啉菌噁唑对敏感群体的压制而壮大抗性菌群。需加强田间抗性监测, 并制订啉菌噁唑抗性发展延缓策略。

关键词: 番茄早疫病; 啉菌噁唑; 茄链格孢菌; 适合度

中图分类号: S436.412.14 文献标志码: A 文章编号: 1004-390X (2022) 04-0553-06

Fitness of Pyrisoxazole-resistant Isolate Inciting Tomato Early Blight

SHI Xiaojing, WANG Huajie, SHI Rui, ZHAO Lijuan

(Department of Biology, Xinzhou Teachers University, Xinzhou 034000, China)

Abstract: [Purpose] To evaluate the resistance risk of *Alternaria solani* inciting tomato early blight to pyrisoxazole, and the fitness of pyrisoxazole-resistant isolates was studied. [Methods] The sensitivity to pyrisoxazole, stability of resistance, and growth rate of resistant isolates were analyzed by mycelial growth rate method. And the sporulation, germination rate, spore competitiveness, pathogenicity, and toxin production were also assessed. [Results] Resistant isolates were low to moderate resistant to pyrisoxazole, and the resistance could be inherited steadily after 20 generations of subculture. The mycelial growth of resistant isolates declined along with reduction of sensitivity. Their sporulation increased and spore competitiveness became weaker, but germination rate did not vary. Their toxin production declined so that the pathogenicity turned weaker. However, the pathogenicity of resistant isolates was stronger than that of sensitive one under the impact of pyrisoxazole. [Conclusion] The pyrisoxazole-resistant isolates, whose resistance can be inherited steadily, pos-

收稿日期: 2020-12-24

修回日期: 2022-04-08

网络首发日期: 2022-06-30

*基金项目: 山西省基础研究计划(20210302124623); 山西省高等学校科技创新项目(2021L464); 忻州市科技计划应用基础项目(20210104)。

作者简介: 史晓晶(1983—), 女, 山西祁县人, 博士, 副教授, 主要从事植物病原真菌抗药性研究。

E-mail: xzsysxj@sina.com

**通信作者 Corresponding author: 赵丽娟(1983—), 女, 山西汾阳人, 博士, 副教授, 主要从事农药环境毒理研究。E-mail: 545820488@qq.com

网络首发地址: <https://kns.cnki.net/kcms/detail/53.1044.S.20220628.1734.001.html>



sessed enhanced reproductive capacity, weaken viability and parasitic ability, but they can be expand their populations by the suppression of sensitive populations with pyrisoxazole. It is necessary to monitor the field resistance continually, and make the prevented strategies for development of pyrisoxazole resistance.

Keywords: tomato early blight; pyrisoxazole; *Alternaria solani*; fitness

由茄链格孢菌 (*Alternaria solani* Sorauer) 侵染所致的早疫病 (early blight) 是番茄的重要病害之一^[1-3], 其典型病症是在叶片上造成黑斑, 黑斑上带有同心圆状的轮纹^[4]。该病害普遍发生于番茄的整个生长发育期, 严重时造成落叶、落果和断枝, 减产 35%~80%^[5-8]。目前仍以加强田间管理和喷施杀菌剂为主要防治手段^[9], 且喷施杀菌剂是在病害发生后最快速、有效的解决方式^[10]。

啉菌噁唑 (pyrisoxazole, SYP-Z048) 是中国沈阳化工研究院开发的新型甾醇脱甲基抑制剂类 (DMIs) 杀菌剂^[11], 其作用位点是 C14-脱甲基化酶, 通过抑制该酶的活性而抑制细胞膜中甾醇的生物合成^[12], 对茄链格孢菌 (*A. solani*)^[11]、灰霉病菌 (*Botrytis cinerea*)^[13-14]、番茄叶霉病菌 (*Fulvia fulva*)^[15]、桃褐腐病菌 (*Monilinia fructicola*)^[16]、油菜菌核病菌 (*Sclerotinia sclerotiorum*)^[17]和辣椒炭疽病菌 (*Colletotrichum scoville*)^[18]等的生长均具有强烈的抑制作用。DMIs 杀菌剂是易产生抗药性的杀菌剂之一, 存在中度抗性风险^[12], 长期频繁使用会使该类药剂的药效下降, 出现抗药性问题, 因此, 需应加强该杀菌剂的抗药性检测及抗性风险评估, 以便于制订抗药性治理策略, 延缓抗药性发展。

抗性菌株的适合度是评价其抗性风险的重要参数^[19], 代表其生存能力。CHEN 等^[16]通过诱导获得桃褐腐病菌抗啉菌噁唑菌株, 发现该菌株对啉菌噁唑的抗性可稳定遗传, 但适合度下降, 如生长速率减慢、产孢量下降和致病性降低。何磊鸣^[20]检测了 2017—2019 年灰霉病菌对啉菌噁唑的敏感性, 认为啉菌噁唑对山东地区的灰霉病菌仍有很强的抑制作用, 但也检测到一些敏感性下降的菌株; 这些不敏感菌株的产孢量和菌核量增多, 但生长速率和致病性没有发生变化。可见, 不同病原菌对啉菌噁唑产生抗性后, 适合度的变化并不一致。2019 年, 在山西省忻州市分离检测到 4 株对啉菌噁唑存在一定抗性的菌株。目前, 只有番茄早疫病菌对啉菌噁唑敏感性的报道^[11],

还未见抗性菌株适合度的研究。本研究以 2019 年检测出的抗性菌株为材料, 通过探讨抗性菌株的适合度变化 (遗传稳定性、生长速率、产孢量、孢子萌发率、孢子竞争力、产毒量及致病性) 评估其抗性风险, 为啉菌噁唑的科学使用和防治番茄早疫病用药策略的制订提供一定的理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料与仪器

供试菌株: 番茄早疫病菌敏感菌株 W-11 由山西农业大学农药实验室提供; XW-1、XW-2、XW-3 和 XW-4 菌株于 2019 年从山西省忻州市番茄设施大棚中患有番茄早疫病的叶片上分离得到, 现保藏于忻州师范学院微生物实验室。

供试药剂: 91.2% 啉菌噁唑 (pyrisoxazole) 原药 (沈阳化工研究院有限公司生产)。

供试马铃薯葡萄糖琼脂培养基 (PDA): 将马铃薯 200 g 切块、煮熟, 过滤、去渣后留滤液, 依次加入葡萄糖 20 g 和琼脂粉 20 g, 煮沸, 定容至 1 L 备用; 供试马铃薯葡萄糖培养液 (PD): 按照上述 PDA 配制方法制备, 但不加琼脂粉; 供试马铃薯胡萝卜琼脂培养基 (PCA): 将马铃薯 20 g 和胡萝卜 20 g 切块、煮熟, 过滤后留滤液, 随后加入琼脂粉 20 g, 煮沸, 定容至 1 L 备用。

供试仪器: HD-29 型净化操作台 (哈尔滨东联电子技术开发有限公司); SPX-150B-Z 型生化培养箱 (上海博迅实业有限公司医疗设备厂)。

1.2 抗性菌株对啉菌噁唑的敏感性及其抗性水平测定

取啉菌噁唑 10.964 9 mg 溶于 10 mL 丙酮溶液中, 配成 10 000 mg/L 的母液; 然后用丙酮将母液分别稀释成 5 000、1 000、500 和 100 mg/L 的啉菌噁唑溶液; 将不同质量浓度的啉菌噁唑溶液与 PDA 按照体积比 1 : 1 000 混匀, 并倒入无菌培养皿中, 最终制成质量浓度分别为 10.0、5.0、1.0、0.5 和 0.1 mg/L 的含药平板。将供试菌株在 PDA 上活化, 25 ℃ 黑暗培养 4 d, 在菌落

边缘近 1/3 处用无菌打孔器制备直径为 5 mm 的菌饼;将菌饼接种在含药平板中心,每皿 1 块。以加入相同体积丙酮的 PDA 平板为对照。每个菌株、每药剂质量浓度重复 3 次。

25 ℃ 黑暗培养 5 d 后采用十字交叉法测量菌落直径,计算各质量浓度对菌丝生长的抑制率:抑制率 = [(对照菌落直径 - 药剂处理菌落直径)/(对照菌落直径 - 菌饼直径)] × 100%。采用 DPS 软件处理数据,求出毒力回归方程和 EC_{50} 值;番茄早疫病菌对啉菌噁唑的敏感基线为 0.56 mg/L^[11],根据公式计算菌株的抗性倍数 (A): A = 抗性菌株 EC_{50} /敏感基线,当 $A < 5$ 时为敏感类型, $5 \leq A < 20$ 时为低抗类型, $20 \leq A < 100$ 时为中抗类型, $A \geq 100$ 时为高抗类型^[10]。

1.3 抗性菌株的遗传稳定性测定

将抗性菌株在 PDA 上连续继代培养 20 代。采用 1.2 节的方法,分别测定第 1、5、10、15 和 20 代抗性菌株对啉菌噁唑的敏感性,计算抗性倍数和敏感性变化倍数:敏感性变化倍数 = 第 n 代抗性倍数/原代抗性倍数。

1.4 抗性菌株的生长速率测定

将敏感菌株与抗性菌株的 5 mm 菌饼接种于 PDA 平板上,25 ℃ 黑暗培养,于第 1、2、3 和 4 天时测量菌落直径,计算菌株的生长速率。每株菌重复 3 次。

1.5 抗性菌株的产孢量和孢子萌发率测定

将敏感菌株与抗性菌株的 5 mm 菌饼接种于 PCA 平板上,置于 34 W 冷白荧光灯下 40 cm 处,22 ℃ 黑暗 (16 h)/冷白荧光 (8 h) 条件下培养 7 d,取出皿内培养物置于三角瓶中,加入无菌水 50 mL,充分振荡洗下孢子,经 4 层纱布过滤后留滤液,采用血球计数法测定滤液中的孢子数 (个/mL)。每株菌重复 3 次。

将滤液稀释至 1×10^5 个/mL。取 100 μ L 滴于凹玻片中央,25 ℃ 保湿培养 8 h,显微镜下观察不低于 300 个孢子的萌发情况,计算孢子萌发率:孢子萌发率 = 孢子萌发数/观察总数 × 100%。每株菌重复 3 次。

1.6 抗性菌株的孢子竞争力测定

参照任璐等^[21]的方法将敏感菌株与抗性菌株的孢子液按照体积比 1 : 1 配置成不同的组合: C_1 为 W-11+XW-1, C_2 为 W-11+XW-2, C_3 为 W-11+XW-3, C_4 为 W-11+XW-4。用毛笔将孢子

混合液涂抹于经过表面消毒的番茄叶片,25 ℃ 保湿培养,待发病后用 1 cm 打孔器将病斑部位打下,并悬浮于 5 mg/L 啉菌噁唑中继续培养,记录病斑数量并观察其是否扩大,每个处理检测病斑数 50 个。根据公式计算抗性菌株频率:抗性菌株频率 = 病斑扩大数量/病斑总数 × 100%。

1.7 抗性菌株的致病性测定

采用 SCHERPERS 等^[22]的方法。用含 0.2% 吐温-80 的无菌水将啉菌噁唑母液稀释成 5 mg/L 的溶液,将番茄的健康叶片进行表面消毒,浸入 5 mg/L 啉菌噁唑药液中 10 s,晾干,以浸入无菌水为对照;将番茄叶片制成直径为 3 cm 的叶盘,将 1.5 节中制备的滤液孢子数稀释至 1×10^4 个/mL,均匀喷洒在叶盘表面,放入有湿滤纸的空皿中,每皿 2 片叶盘,每菌株 3 皿。25 ℃ 培养 5 d,用透明坐标纸统计叶盘的发病面积以评价其致病性强弱。试验重复 2 次。

1.8 抗性菌株的产毒量测定

将敏感菌株与抗性菌株的 5 mm 菌饼分别接种于 200 mL PD 中,每株菌、每瓶培养液接种 10 块菌饼,于 25 ℃ 160 r/min 振荡培养 20 d。过滤培养液并去除菌丝,3 000 r/min 离心 15 min 取上清液,灭菌,即为粗毒素。分别用体积分数为 0.5%、1.0%、2.0%、5.0%、10.0%、25.0%、50.0% 和 100.0% 的粗毒素浸泡 30 粒番茄种子 24 h,25 ℃ 黑暗培养 5 d 后测定种子萌发数,以无菌水浸泡种子为对照,计算种子萌发抑制率:种子萌发抑制率 = (1 - 毒素处理种子萌发数/对照种子萌发数) × 100%。采用 DPS 软件,以种子萌发抑制率为 y 值,粗毒素体积分数 lg 值为 x 值,求出萌发抑制中浓度,通过分析萌发抑制中浓度比较菌株的产毒量。试验重复 3 次。

1.9 统计分析

数据均由 DPS 6.0 和 Excel 2010 分析,显著性差异采用 Duncan 氏新复极差法分析。

2 结果与分析

2.1 抗性菌株对啉菌噁唑的敏感性及其抗性水平

由表 1 可知:啉菌噁唑对 W-11 菌株的 EC_{50} 值为 0.51 mg/L,抗性倍数为 0.91,故将其分为敏感类型。啉菌噁唑对 XW-1、XW-2、XW-3 和 XW-4 的 EC_{50} 值分别为 7.73、12.08、12.00 和 11.52 mg/L,抗性倍数分别为 13.80、21.57、21.43

表 1 抗性菌株对吡菌噁唑的敏感性
Tab. 1 Sensitivity of pyrisoxazole-resistant isolates

菌株 isolate	毒力回归方程 regression equation	相关系数 r^2	EC ₅₀ / (mg·L ⁻¹)	抗性倍数 resistance ratio	抗性水平 resistance level
W-11	$y=5.25+0.86x$	1.00	0.51	0.91	敏感 sensitive
XW-1	$y=4.12+0.99x$	1.00	7.73	13.80	低抗 low resistant
XW-2	$y=3.97+0.95x$	1.00	12.08	21.57	中抗 moderately resistant
XW-3	$y=4.05+0.88x$	0.99	12.00	21.43	中抗 moderately resistant
XW-4	$y=4.16+0.79x$	0.99	11.52	20.57	中抗 moderately resistant

和 20.57，可见，XW-1 菌株属于低抗类型，XW-2、XW-3 和 XW-4 菌株为中抗类型。

2.2 抗性菌株的遗传稳定性

由表 2 可知：在无药培养基上随着培养代数的增加，抗性菌株的 EC₅₀ 变化不大，且各菌株的敏感性变化倍数均大于 0.95。第 0、10 和 20

代低抗菌株 XW-1 的抗性倍数分别为 13.80、14.27 和 13.66，在 20 代时菌株仍处于低抗水平，抗性倍数未发生较大变化；同样，中抗菌株 XW-2、XW-3 和 XW-4 在第 20 代后抗性倍数仍处于中抗水平。可见，抗性菌株对吡菌噁唑的抗性可稳定遗传。

表 2 抗性菌株对吡菌噁唑抗性的遗传稳定性
Tab. 2 Stability of resistance of pyrisoxazole-resistant isolates

菌株 isolate	EC ₅₀ /(mg·L ⁻¹)						抗性倍数 resistance ratio		敏感性变化倍数 ratio of sensitivity change	
	G0	G1	G5	G10	G15	G20	G10	G20	G10	G20
XW-1	7.73	7.03	6.85	7.99	7.94	7.65	14.27	13.66	1.03	0.99
XW-2	12.08	11.97	12.58	12.15	12.30	11.89	21.70	21.23	1.01	0.98
XW-3	12.00	11.72	12.52	11.62	11.29	11.51	20.75	20.55	0.97	0.96
XW-4	11.52	11.98	11.15	12.08	12.21	11.71	21.57	20.91	1.05	1.02

注：G0、G1、G5、G10、G15和G20分别为继代培养第0、1、5、10、15和20代。
Note: G0, G1, G5, G10, G15 and G20 indicates subculture on the 0, 1st, 5th, 10th, 15th and 20th generation, respectively.

2.3 抗性菌株的生长速率

由图 1 可知：不同菌株的菌丝生长速率有所差异，敏感菌株 W-11 的生长速率最快，抗性菌株 XW-1、XW-2、XW-3 和 XW-4 的生长速率显著慢于 W-11 ($P<0.05$)。各菌株第 4 天的生长速率与对应 EC₅₀ 值的线性相关分析 (图 2) 可知：相关系数 $r=0.9063$ ， $r_{0.054}(0.8743)<r<r_{0.014}(0.9373)$ ，在 0.05 水平上显著，说明菌丝生长速率与其 EC₅₀ 值呈显著负相关，即：菌株 EC₅₀ 值越大，对吡菌噁唑的抗性越强，生长速率越慢。

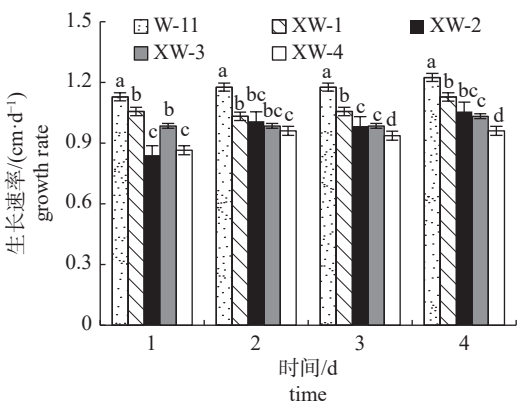
2.4 抗性菌株的产孢量和孢子萌发率

由表 3 可知：敏感菌株 W-11 的产孢量显著低于抗性菌株的产孢量 ($P<0.05$)，但它们之间的孢子萌发率无显著差异 ($P>0.05$)，表明抗性菌株的产孢量虽有所增多，但孢子萌发率未发生变化。

2.5 抗性菌株的孢子竞争力

由图 3 可知：在 C₁~C₄ 组合中，敏感菌株侵

染所致的病斑频率均高于抗性菌株的病斑。在组合 C₁ 中抗性菌株的竞争力最大，达到 40.00%；



注：不同小写字母表示经 Duncan 氏新复极差法检验在 0.05 水平下差异显著。
Note: Different letters indicate significant difference at $P<0.05$ level by Duncan's new multiple range test.

图 1 抗药菌株与敏感菌株菌落生长速率
Fig. 1 Growth rates of pyrisoxazole-resistant and sensitive isolates

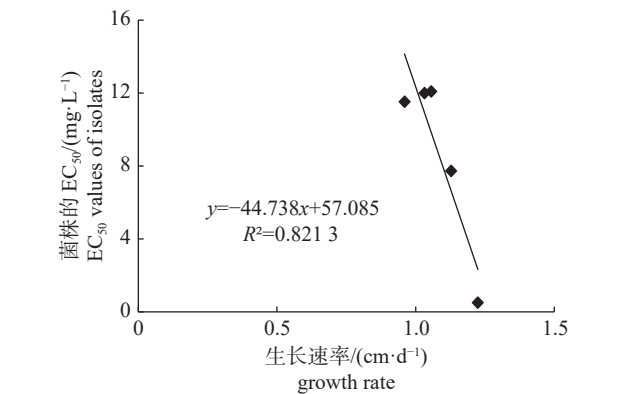


图 2 菌丝生长速率和菌株 EC₅₀ 的相关性

Fig. 2 Linear correlation between EC₅₀ values and growth rates

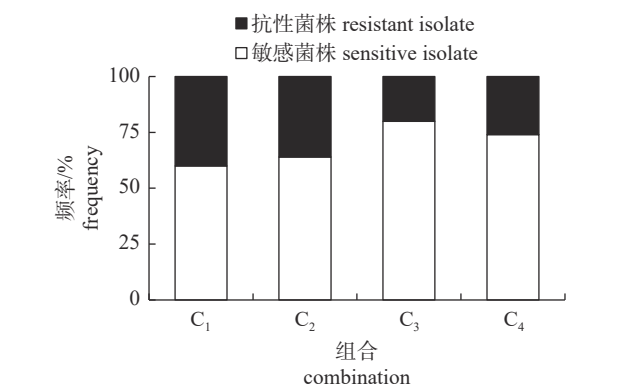
在组合 C₃ 中抗性菌株的竞争力最小, 为 26.00%。说明抗性菌株孢子的竞争力比敏感菌株弱。

表 3 抗性菌株的产孢量、孢子萌发率、致病性及产毒量

Tab. 3 Sporulation, germination rate, pathogenicity, and toxin production of pyrisoxazole-resistant isolates

菌株 isolate	产孢量×10 ⁶ / (个·L ⁻¹) sporulation	萌发率/% germination rate	致病面积/mm ² pathogenicity area		种子萌发抑制中浓度/% EC ₅₀ of inhibited germination
			无药处理 no pyrisoxazole treatment	啉菌噁唑处理 pyrisoxazole treatment	
W-11	1.70±0.60 b	65.91±3.31 a	4.60±0.44 a	0.85±0.10 c	4.89±0.88 d
XW-1	2.73±0.27 a	64.84±2.65 a	3.98±0.31 b	2.35±0.42 b	14.36±2.53 c
XW-2	2.94±0.51 a	64.55±2.94 a	3.65±0.50 bc	3.19±0.49 a	23.22±2.17 a
XW-3	2.91±0.77 a	62.70±1.65 a	3.58±0.45 c	3.27±0.45 a	19.47±1.56 b
XW-4	2.99±0.48 a	62.17±7.90 a	3.31±0.57 c	3.31±0.45 a	16.90±1.85 bc

注: 同列中不同小写字母表示经Duncan氏新复极差法检验在0.05水平下差异显著。
Note: Different lowercase letters in the same column indicate significant differences at $P<0.05$ level by Duncan's new multiple range test.



注/Note: C₁. W-11+XW-1; C₂. W-11+XW-2; C₃. W-11+XW-3; C₄. W-11+XW-4.

图 3 抗、感菌株孢子的竞争力

Fig. 3 Spore competitiveness between pyrisoxazole-resistant isolate and sensitive isolate

3 讨论

在植物病害防治中, 对杀菌剂进行抗性风险

2.6 抗性菌株的致病性

由表 3 还可知: 敏感菌株 W-11 的发病面积为 4.60 mm², 显著大于抗性菌株的发病面积 ($P<0.05$); 在经过啉菌噁唑处理后, 敏感菌株 W-11 的发病面积仅为 0.85 mm², 显著小于抗性菌株的发病面积 ($P<0.05$)。可见, 在无药剂压力下抗性菌株的致病性显著降低, 但当环境中存在啉菌噁唑时则有利于抗性菌株的侵染。

2.7 抗性菌株的产毒量

由表 3 可知: 敏感菌株 W-11 所产毒素的种子萌发抑制中浓度为 4.89%, 抗性菌株所产毒素的种子萌发抑制中浓度介于 14.36%~23.22%, 显著高于敏感菌株 ($P<0.05$), 表明抗性菌株的产毒量均有所下降。

评估有助于针对不同的抗性风险制订杀菌剂施用策略, 以延缓抗药性的发生和发展, 延长杀菌剂的使用寿命^[22]。在抗性风险评估中, 抗性菌株的适合度指标是重要的参数, 如遗传稳定性、致病性和竞争力等^[19]。当对杀菌剂产生抗性后, 病原菌的适合度变化最终会通过群体在田间的反应有所体现。因此, 评估适合度对预测未来整个抗性群体的行为和控制病害具有决定性作用^[23]。本研究从田间获得的野生抗性菌株对啉菌噁唑处于低抗至中抗水平, 且这种抗性可稳定遗传, 但这些抗性菌株的抗性越强, 生长速率越慢, 与 CHEN 等^[16]的报道结果相符。抗性菌株在孢子萌发率不变的情况下, 加大了产孢量, 说明抗性菌株产生的活性孢子量增多, 这可能是其在自然环境中生存的适应性进化, 或许也是抗性菌株在环境中较易被检测的原因。然而, 这些有活性的孢子竞争力和产毒量均下降, 致病性降低, 但在啉菌噁唑

压力下其致病性强于敏感菌株,可推测当番茄早疫病菌对啉菌唑产生抗性后,抗性虽可稳定遗传,但除产孢量和孢子萌发率外,其他适合度指标均下降,生存能力和寄生能力也下降,在与敏感群体的生存竞争中可能会处于劣势;但为了能在竞争中存活,抗性菌株增大产孢量,繁殖能力增强,以期通过数量优势获取更多的生存机会,且当环境中存在啉菌唑时,抗性菌株可借助药剂对敏感群体的压制进而壮大抗性菌群。后续还需加强田间抗性监测,进一步深入探究番茄早疫病菌对啉菌唑的抗性机制,为延缓啉菌唑抗性的发展奠定基础。

4 结论

番茄早疫病菌在对啉菌唑产生抗性后,抗性可稳定遗传,虽然繁殖能力增强,但是孢子的竞争力变弱,菌株用于致病的毒素产量也下降,致病力变弱;当环境中存在啉菌唑压力时,其致病力强于敏感菌株。

[参考文献]

- [1] ALHUSSAN K M. Morphological and physiological characterization of *Alternaria solani* isolated from tomato in Jordan Valley[J]. Research Journal of Biological Sciences, 2012, 7(8): 316. DOI: [10.3923/rjbsci.2012.316.319](https://doi.org/10.3923/rjbsci.2012.316.319).
- [2] SHOAIB A, AWAN Z A. Mineral fertilizers improve defense related responses and reduce early blight disease in tomato (*Solanum lycopersicum* L.)[J]. Journal of Plant Pathology, 2021, 103(1): 217. DOI: [10.1007/s42161-020-00713-0](https://doi.org/10.1007/s42161-020-00713-0).
- [3] 董艳, 陈永福, 张和平. 番茄早疫病微生物防治研究进展[J]. 中国农学通报, 2015, 31(17): 111. DOI: [10.11924/j.issn.1000-6850.casb15010113](https://doi.org/10.11924/j.issn.1000-6850.casb15010113).
- [4] VAN DER WAALS J E, KORSTEN L, AVELINO T A S, et al. Influence of environmental factors of *Alternaria solani* conidia above a South African potato crop[J]. Phytoparasitica, 2003, 31(4): 353. DOI: [10.1007/BF02979806](https://doi.org/10.1007/BF02979806).
- [5] BASU P K. Measuring early blight, its progress and influence on fruit losses in nine tomato cultivars[J]. Canadian Plant Disease Survey, 1974, 54(2): 45.
- [6] DATAR V V, MAYEE C D. Assessment of loss in tomato yield due to early blight[J]. Indian Phytopathology, 1981, 34: 191.
- [7] 董金皋. 农业植物病理学: 北方本[M]. 北京: 中国农业出版社, 2001.
- [8] GRIGOLLI J F J, KUBOTA M M, ALVES D P, et al. Characterization of tomato accessions for resistance to early blight[J]. Crop Breeding and Applied Biotechnology, 2011, 11(2): 174. DOI: [10.1590/S1984-70332011000200010](https://doi.org/10.1590/S1984-70332011000200010).
- [9] 孙一凡, 刘喆, 李海洋, 等. 侧孢芽孢杆菌B113对番茄早疫病防治效果及机制[J]. 应用生态学报, 2021, 32(1): 299. DOI: [10.13287/j.1001-9332.202101.036](https://doi.org/10.13287/j.1001-9332.202101.036).
- [10] 史晓晶, 任璐, 王华杰, 等. 山西省番茄早疫病菌对苯醚甲环唑的敏感性及其抗性突变体的适合度[J]. 植物保护学报, 2019, 46(1): 202. DOI: [10.13802/j.cnki.zwbhxb.2019.2017174](https://doi.org/10.13802/j.cnki.zwbhxb.2019.2017174).
- [11] 史晓晶, 周恩超, 任璐, 等. 番茄早疫病菌对啉菌唑敏感基线建立及药剂作用方式初探[J]. 农药学报, 2016, 18(4): 454. DOI: [10.16801/j.issn.1008-7303.2016.0063](https://doi.org/10.16801/j.issn.1008-7303.2016.0063).
- [12] Fungicide Resistance Action Committee (FRAC). FRAC code list 2022: fungal control agents sorted by cross resistance pattern and mode of action (including coding for FRAC Groups on product labels)[EB/OL]. (2022-03-20) [2022-05-11]. <https://www.frac.info/knowledge-database/downloads>.
- [13] 陈凤平, 韩平, 张真真, 等. 啉菌唑对番茄灰霉病菌的抑菌作用研究[J]. 农药学报, 2010, 12(1): 42. DOI: [10.3969/j.issn.1008-7303.2010.01.06](https://doi.org/10.3969/j.issn.1008-7303.2010.01.06).
- [14] ZHU H, HUANG C T, JI M S. Baseline sensitivity and control efficacy of pyrisoxazole against *Botrytis cinerea*[J]. European Journal of Plant Pathology, 2016, 146(2): 315. DOI: [10.1007/s10658-016-0917-7](https://doi.org/10.1007/s10658-016-0917-7).
- [15] 刘君丽, 司乃国, 陈亮, 等. 创制杀菌剂啉菌唑的生物活性及应用研究(III): 番茄叶霉病[J]. 农药, 2004, 43(3): 103. DOI: [10.16820/j.cnki.1006-0413.2004.03.003](https://doi.org/10.16820/j.cnki.1006-0413.2004.03.003).
- [16] CHEN F P, FAN J R, ZHOU T, et al. Baseline sensitivity of *Monilinia fructicola* from China to the DMI fungicide SYP-Z048 and analysis of DMI-resistant mutants[J]. Plant Disease, 2012, 96(3): 416. DOI: [10.1094/PDIS-06-11-0495](https://doi.org/10.1094/PDIS-06-11-0495).
- [17] DUAN Y B, LI T, XIAO X M, et al. Pharmacological characteristics of the novel fungicide pyrisoxazole against *Sclerotinia sclerotiorum*[J]. Pesticide Biochemistry and Physiology, 2018, 149: 61. DOI: [10.1016/j.pestbp.2018.05.010](https://doi.org/10.1016/j.pestbp.2018.05.010).
- [18] GAO Y Y, LI X X, HE L F, et al. Effect of pyrisoxazole on infection of *Colletotrichum scovillei* and anthracnose on Chili[J]. Plant Disease, 2020, 104(2): 551. DOI: [10.1094/PDIS-06-19-1291-RE](https://doi.org/10.1094/PDIS-06-19-1291-RE).
- [19] ZIOGAS B N, MARKOGLU A N, SPYROPOULOU V. Effect of phenylpyrrole-resistance mutations on ecological fitness of *Botrytis cinerea* and their genetical basis in *Ustilago maydis*[J]. European Journal of Plant Pathology, 2005, 113: 96. DOI: [10.1007/s10658-005-1227-7](https://doi.org/10.1007/s10658-005-1227-7).
- [20] 何磊鸣. 山东地区灰霉病菌对啉菌唑和啉菌胺的抗性及其治理新途径[D]. 泰安: 山东农业大学, 2020.
- [21] 任璐, 史晓晶, 姚众, 等. 苹果斑点落叶病菌对戊唑醇敏感基线建立及抗性突变体适合度[J]. 植物病理学报, 2017, 47(3): 386. DOI: [10.1326/j.cnki.apps.000014](https://doi.org/10.1326/j.cnki.apps.000014).
- [22] SCHERPERS H T A M. Fitness of isolates of *Sphaerotheca fuliginea* resistant or sensitive to fungicides which inhibit ergosterol biosynthesis[J]. Netherlands Journal of Plant Pathology, 1985, 91(2): 67. DOI: [10.1007/BF01974302](https://doi.org/10.1007/BF01974302).
- [23] 史晓晶, 任璐, 陈浩, 等. 番茄早疫病菌抗啉菌胺菌株的适合度及生物学特性[J]. 植物保护学报, 2016, 43(3): 480. DOI: [10.13802/j.cnki.zwbhxb.2016.03.017](https://doi.org/10.13802/j.cnki.zwbhxb.2016.03.017).

责任编辑: 何承刚