

· 综 述 ·

油茶炭疽病抗病机制及抗性育种研究进展

张立莎*, 吴杨, 王璠, 叶思诚, 张艳

九江学院 江西油茶研究中心, 江西 九江 332000

张立莎, 吴杨, 王璠, 叶思诚, 张艳. 油茶炭疽病抗病机制及抗性育种研究进展[J]. 生物工程学报, 2024, 40(10): 3360-3374.

ZHANG Lisha, WU Yang, WANG Fan, YE Sicheng, ZHANG Yan. Progress in the resistance mechanism and breeding of *Camellia oleifera* with resistance to anthracnose[J]. Chinese Journal of Biotechnology, 2024, 40(10): 3360-3374.

摘 要: 油茶(*Camellia oleifera*)是我国重要的木本油料作物, 油茶籽油具有极高的经济价值。炭疽病是油茶最主要的病害之一, 在油茶各产区广泛传播, 使油茶植株的生长发育受到限制, 油茶籽油的产量受到影响。近年来, 随着油茶产业的快速发展, 油茶炭疽病的相关研究也取得了很大进展。本文从油茶抗炭疽病机制、抗病关键基因挖掘及种质资源评价等方面进行了综述, 为油茶炭疽病防治和油茶抗炭疽病种质创新提供了理论依据和参考。

关键词: 油茶; 炭疽病; 抗病; 种质资源

Progress in the resistance mechanism and breeding of *Camellia oleifera* with resistance to anthracnose

ZHANG Lisha*, WU Yang, WANG Fan, YE Sicheng, ZHANG Yan

Institute of Jiangxi Oil-tea Camellia, Jiujiang University, Jiujiang 332000, Jiangxi, China

Abstract: *Camellia oleifera* is an important woody oil crop in China, and its seed oil has a high economic value. Anthracnose, one of the main diseases in *C. oleifera*, occurs in a wide range in the production areas, limiting the growth and development of plants and causing serious losses of oil production. With the rapid development of the *C. oleifera* industry in recent years, great progress has been achieved in the research on anthracnose in *C. oleifera*. This paper summarized the resistance mechanisms, the mining of resistance genes, and the evaluation of resistant germplasm

资助项目: 江西省自然科学基金(20232BAB205053); 江西省林业局一般创新项目(创新专项[2022]4号); 江西省教育厅项目(GJJ2201901)

This work was supported by the Jiangxi Provincial Natural Science Foundation (20232BAB205053), the General Innovation Project of Jiangxi Forestry Bureau (Innovation Special Project [2022] No. 4), and the Science and Technology Project of Education Department of Jiangxi Province (GJJ2201901).

*Corresponding author. E-mail: 4120004@jju.edu.cn

Received: 2024-03-06; Accepted: 2024-05-13; Published online: 2024-05-17

resources, aiming to provide a theoretical basis for the prevention and control of anthracnose and the breeding of *C. oleifera* germplasm with resistance to anthracnose.

Keywords: *Camellia oleifera*; anthracnose; disease resistance; germplasm resources

油茶(*Camellia oleifera*)是我国原产的第一大木本油料作物。油茶籽油中含有丰富的不饱和脂肪酸、多酚等成分,具有极高的营养价值和经济价值^[1]。在种植过程中,油茶炭疽病是危害油茶植株生长和产量的主要病害,在我国各油茶产区普遍发生,可造成不同程度的落蕾、落果、落叶、枯枝等,严重影响茶油的产量和品质,是制约油茶产业持续稳定发展的重要因素^[2-4]。油茶林地地形复杂,使用化学防治方法难度大且容易引发病原菌耐药性增加、生态环境污染等问题,不符合茶油绿色有机生产要求。近年来,科研人员针对油茶炭疽病做了大量研究,并初步筛选了一批抗病品种。本文从油茶抗炭疽病机制、抗病关键基因挖掘与种质资源评价等方面对油茶炭疽病的相关研究进行了综述,并对今后研究方向提出展望,以期为进一步培育油茶抗炭疽病新品种和病害绿色防治提供理论参考。

1 油茶炭疽病概述

油茶炭疽病由炭疽菌属(*Colletotrichum*)真菌侵染引起,根据形态学特征比对和多基因系谱分析,目前从我国油茶发病组织中鉴定到的病原菌主要包括果生炭疽菌(*C. fructicola*)、暹罗炭疽菌(*C. siamense*)、胶胞炭疽菌(*C. gloeosporioides*)、山茶炭疽菌(*C. camelliae*)、睡莲炭疽菌(*C. nymphaeae*)、哈锐炭疽菌(*C. horii*)、喀斯特炭疽菌(*C. karstii*)以及松针炭疽菌(*C. fioriniae*)等,其中 *C. fructicola*、*C. gloeosporioides*、*C. camelliae* 以及 *C. siamense* 是广泛分布在我国

油茶产区的优势致病菌,几乎覆盖所有产区^[5-15]。不同地区油茶炭疽病病原菌分类详见表 1。在病菌群体遗传多样性方面,不同产区存在明显差异;海南地区油茶炭疽菌有 8 个基因型,而湖北地区有 2 个基因型,全国炭疽病菌从湖北和江西中部以分化程度从低到高的趋势向四周辐射扩散^[16]。

油茶炭疽病病原菌具有炭疽菌属真菌的主要特征,即分生孢子盘初期埋于寄主表皮下,成熟后突出寄主表皮并释放出分生孢子,分生孢子为单孢,无色光滑,形状多为近圆、圆柱或长椭圆形,两端对称或一端稍尖^[5-8,17]。油茶炭疽菌可侵染果实、叶片、花蕾等多种组织。果实发病初期常出现黑褐色或棕褐色斑点,之后扩大形成圆形病斑,病斑中央呈灰黑色,边缘呈黑褐色,严重时整个病果面变黑脱落或开裂;叶片发病通常始于叶尖和叶缘,病斑呈黑褐色,半圆或不规则形,伴有轮状波纹,后期病斑中心变为灰白色,上有轮生小黑点,轮纹在叶背部呈褐色隆起;花蕾发病多始于基部鳞片,病斑与叶片相似;枝条病斑多呈现椭圆或梭形,发病初期为黑褐色,后期逐渐变为黑色,严重时枝条枯死;主干被侵染后,可产生溃疡斑,病斑呈轮状,由外向里逐渐下陷,木质部呈灰黑色至黑色^[18-19]。菌丝和分生孢子的最适生长温度为 25-28 °C,因此,全年中 5-9 月是发病高峰期^[18]。就发病率而言,低纬度林地高于高纬度林地,阳坡林高于阴坡林,高密度林高于低密度林,树冠郁闭的成林高于幼林,管理粗放的林分高于精细抚育的林分^[20-21]。

表 1 我国不同地区油茶炭疽病病原菌分类

Table 1 Classification of pathogens of *Camellia oleifera* anthracnose from different areas of China

Sampling location	Classification	Total	References
Yunnan	<i>C. Fructicola</i> , <i>C. gloeosporioides</i> , <i>C. camelliae</i> , <i>C. siamense</i> , <i>C. horri</i> , <i>C. karstii</i> , <i>C. kahawae</i> , <i>C. fiorinia</i>	8	[12,14,16]
Guizhou	<i>C. nymphaeae</i> , <i>C. fructicola</i> , <i>C. gloeosporioides</i> , <i>C. camelliae</i> , <i>C. siamense</i> , <i>C. kahawae</i> , <i>C. horri</i>	7	[10,12,16]
Hunan	<i>C. fructicola</i> , <i>C. gloeosporioides</i> , <i>C. camelliae</i> , <i>C. siamense</i> , <i>C. horri</i> , <i>C. karstii</i>	6	[5,7-9,11,13,16]
Jiangxi	<i>C. fructicola</i> , <i>C. gloeosporioides</i> , <i>C. camelliae</i> , <i>C. Siamense</i> , <i>C. aeschynomenes</i>	4	[5,7,11,16]
Fujian	<i>C. fructicola</i> , <i>C. gloeosporioides</i> , <i>C. camelliae</i> , <i>C. siamense</i>	4	[16]
Henan	<i>C. fructicola</i> , <i>C. gloeosporioides</i> , <i>C. siamense</i>	3	[16]
Hainan	<i>C. camelliae</i> , <i>C. fructicola</i>	2	[5,7,11]
Hubei	<i>C. fructicola</i> , <i>C. gloeosporioides</i>	2	[5,17]
Zhejiang	<i>C. siamense</i> , <i>C. aeschynomenes</i>	2	[16]
Chongqing	<i>C. fructicola</i>	1	[5]
Guangxi	<i>C. gloeosporioides</i>	1	[6]
Guangdong	<i>C. fructicola</i>	1	[11,16]

2 油茶抗炭疽病生理机制研究

2.1 植物解剖结构

炭疽病病原菌分生孢子萌发后先形成附着胞，随后生成侵染钉可直接穿透植物表皮进行入侵，也可由分生孢子的芽管或菌丝通过植物表面的自然孔口或伤口入侵^[22]。相应地，寄主植物通过产生较厚的角质层、蜡质层、细胞壁等表皮组织来抵御病原菌的入侵。对不同抗性品种的油茶叶片结构进行观察分析发现，叶片表面结构对其抗炭疽病能力的强弱有直接的影响。叶片蜡质层厚度、角质层厚度、栅栏组织厚度、栅栏组织细胞密度与抗病性均呈显著的正相关，其中栅栏组织密度与抗病性之间的关系非常密切，栅栏组织细胞径向厚度越小，细胞排列越紧密，抗病性越强。靠近茎基部的叶片拥有较厚的蜡质层和栅栏组织，抗病性也较强^[20]。对于油茶果实，果皮表面结构与炭疽病抗性密切相关，果皮表层细胞排列紧密程度，果皮厚度、蜡质层、角质层和薄壁组织的厚度，果皮气孔开度、密度和单位气孔面积均与抗病

性呈负相关，但气孔大小与炭疽病抗性没有明显相关性^[23-24]。数量多且长的表皮毛可有效阻止炭疽病分生孢子与果实表皮直接接触，从而降低发病率，抗炭疽病型的油茶品种的果实表皮毛长度、粗度和密度均明显大于感病型的品种^[25]。当油茶叶片被侵染后，为隔绝病菌的营养供给，抑制其生长发育，临近胞间菌丝周围的寄主细胞间隙中，可产生大量的电子致密度高的物质沉积，在紧贴细胞壁的地方会形成胞壁沉积，表现出不规则加厚状^[26]。高抗油茶品种通过增加表皮层厚度等结构，构建坚硬的物理屏障，能够有效地阻隔病原体侵入，提高自身抗性(图 1A)。

2.2 ROS 与防御酶系统

当病原菌穿越了寄主植物的物理屏障后，可触发植物的先天免疫系统，如模式分子触发的免疫反应(pattern-triggered immunity, PTI)和效应因子触发的免疫反应(effector-triggered immunity, ETI)，引起一系列的生理生化反应以抵御病原菌侵染，包括活性氧(reactive oxygen species, ROS)

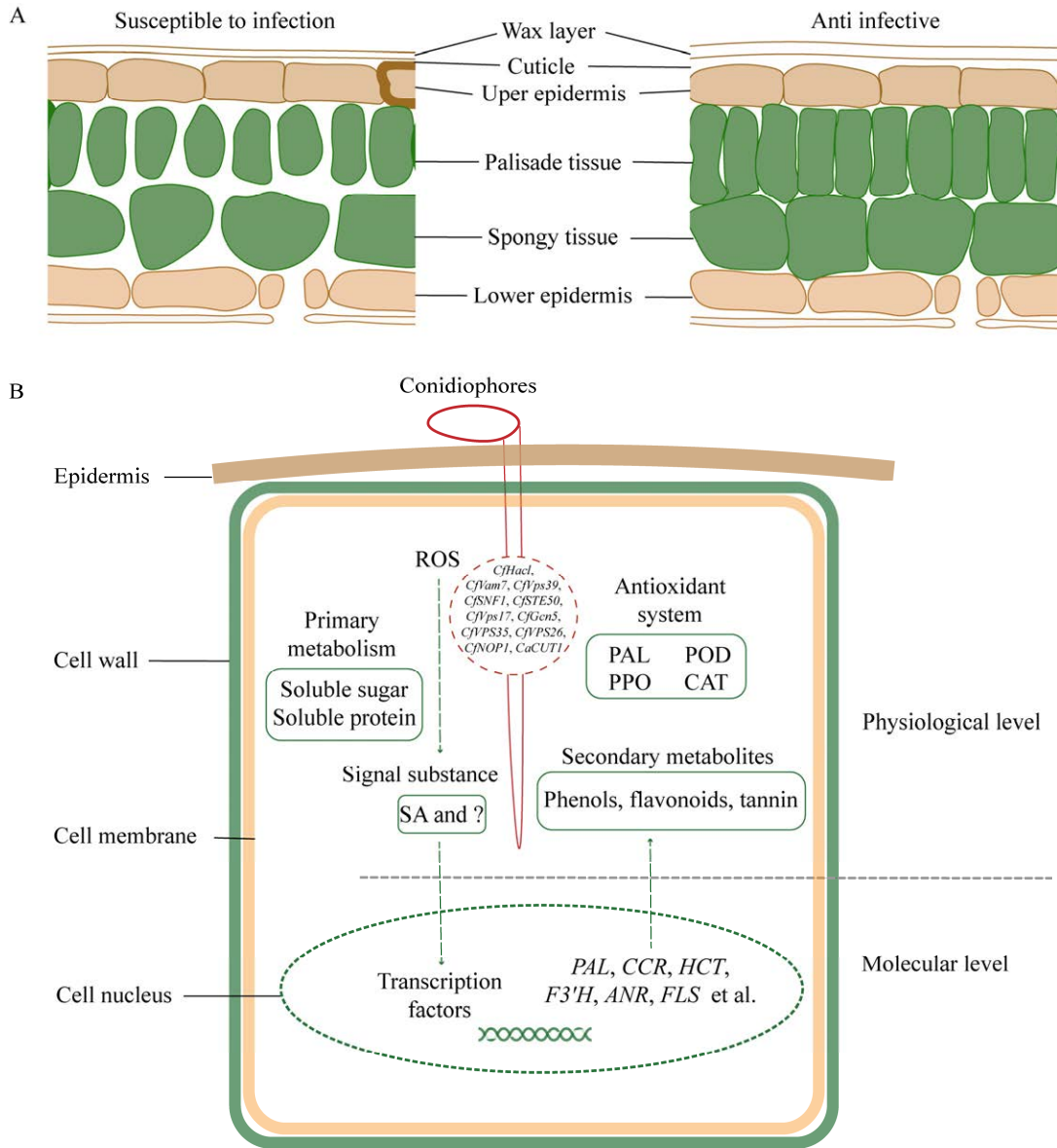


图 1 油茶抗炭疽病机理模型 A: 不同抗性油茶品种叶片结构差异. B: 细胞不同层面对病原菌侵染的响应模式. ROS: 活性氧; PAL: 苯丙氨酸解氨酶; POD: 过氧化物酶; PPO: 多酚氧化酶; CAT: 过氧化氢酶; SA: 水杨酸; PAL: 苯丙氨酸解氨酶基因; CCR: 肉桂酰辅酶 A 还原酶基因; HCT: 莽草酸羟基肉桂酰转移酶基因; F3'H: 类黄酮 3'羧化酶基因; ANR: 花青素还原酶基因; FLS: 黄酮醇合成酶基因

Figure 1 Mechanism model of resistance to anthracnose in *Camellia oleifera*. A: Differences in structure of leaves between different resistant *Camellia oleifera* varieties. B: Response patterns of different levels of cells to pathogen infection. ROS: Reactive oxygen species; PAL: Phenylalanine ammonia lyase; POD: Peroxidase; PPO: Polyphenol oxidase; CAT: Catalase; SA: Salicylic acid; PAL: Gene encoding L-phenylalanine ammonia-lyase; CCR: Gene encoding cinnamoyl-CoA reductase; HCT: Gene encoding shikimate hydroxycinnamoyl transferase; F3'H: Gene encoding flavonoid 3-hydroxylase; ANR: Gene encoding anthocyanidin reductase; FLS: Gene encoding flavonol synthase.

的迸发、植物防御酶系统的变化、病程相关初生和次生代谢产物的积累、植物激素以及植保素的产生等。ROS 主要由局部受侵染细胞中的呼吸暴发氧化酶产生,包括过氧化氢(H_2O_2)、超氧阴离子($O_2^{\cdot-}$)和羟自由基($\cdot OH$)等。ROS 的迅速增加是植物被病原菌侵染的早期防御反应,是 PTI 过程中植物识别病原相关分子模式的最直接表现。PTI 被激发后,质外体允许 ROS 积累到较高水平以杀死病原菌,同时 ROS 可参与植物细胞壁木质化及细胞壁伸展蛋白等糖蛋白的交联,使细胞壁强化,抵御病原菌的入侵^[27-29]。ETI 过程中病原菌分泌的效应子与植物 R 基因(resistance gene)编码的抗性蛋白作用,通常可导致细胞缓慢产生 ROS,诱发感染部位细胞程序性死亡及组织局部坏死,从而抑制病原菌的进一步生长与增殖,促使植物产生抗病性^[30-31]。

油茶受到炭疽病菌侵染后,暴发的 ROS 导致植株体内一系列防御酶活性发生变化,这些酶类主要包括苯丙氨酸解氨酶(phenylalanine ammonia lyase, PAL)、多酚氧化酶(polyphenol oxidase, PPO)、过氧化物酶(peroxidase, POD)、超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)和过氧化氢酶(catalase, CAT)(图 1B)。防御酶系统不仅能够清除植物体内过剩的 ROS,还参与植保素、醌类物质合成,促进碳水化合物转化成木质素,增加细胞壁木质化程度,从而提高植物抗病性^[32]。油茶不同品种(系)的防御酶体系变化规律存在很大差异。在不发病的状态下,不同抗性的油茶品种,植株防御酶活性差异不显著,酶活性与感病指数相关性极弱或基本不相关^[33];自然发病状态下,抗性较强的品种果实 PAL 酶活性增长较快,发病率与 PAL 活性呈负相关,叶片 POD 活性与感病指数呈显著负相关,且在同一种油茶的病叶与病果的 POD 活性也显著高于健康叶和健康果^[34-37];人工接种病

原菌后,感病油茶酶活性与感病指数存在明显相关性,抗性较高的油茶品种感病后, PAL、PPO 和 POD 活性明显增加,表明其可快速响应炭疽病的入侵,且抗病品种的 PAL、PPO 和 POD 酶活的上升速度和幅度更大,酶活性也更高^[26,33,38]。从年生长周期来看,与抗病品种在发病期始终保持防御酶的高活性相反,高感病油茶品种果实和叶片中 PAL、PPO 和 POD 活性在发病的两个高峰期 5 月和 9 月分别表现出升高不明显和下降的趋势^[39-40]。因此, PAL、POD 和 PPO 这 3 种防御酶活性被认为是评价油茶抗炭疽病能力的重要依据。除此之外, CAT 活性与油茶抗炭疽病能力呈正相关,但相关性没有达到显著水平,而 SOD 活性与抗病性则在不同油茶品种中表现出负相关性^[33,36]。

2.3 糖、氨基酸和蛋白质

在植物与病原菌互作的过程中,植物体内糖、氨基酸与蛋白质含量发生一系列变化,这些变化与植物的抗病性密切相关。葡萄糖、蔗糖、果聚糖等糖类和糖醇类化合物(如甘露醇、山梨醇等)可有效调节渗透压,在细胞 ROS 动态平衡中也发挥重要作用^[41]。细菌和真菌病原体激活特定(sugars will eventually be exported transporters, SWEETs)蛋白基因的表达,以促进感染部位细胞分泌糖作为碳源供自身繁殖,植物也通过调控糖代谢,来限制病原菌对碳源的掠夺,并利用糖信号激活一系列抗病反应^[42]。植物还会分泌出一系列水解酶来破坏病原菌的细胞壁,以抵御病原菌的入侵,这一过程也会产生寡糖类物质^[43]。蛋白是植物细胞的重要组分和调控众多生理代谢过程的信号分子。植物通过调控蛋白代谢,如抗氧化酶蛋白、羟脯氨酸糖蛋白以及病程相关蛋白等的合成和积累来响应病原菌的入侵。此外,可溶性蛋白作为重要的渗透调节物质和营养物质,能帮助提高细胞保水能力,

在提高植物抗性方面发挥着重要作用^[44]。

油茶受到不同的炭疽菌侵染后,组织中可溶性总糖含量的增加程度有所不同。金勤^[38]的研究结果表明,接种 *C. gloeosporioides* 的油茶叶片可溶性总糖含量在 3 d 内一直呈较快的上升趋势,直到第 5 天时才开始变得缓慢。而李敏^[26]研究发现,被 *C. fructicola* 侵染的油茶叶片中可溶性总糖含量在 36 h 内呈缓慢上升趋势,之后便开始下降,总体变化幅度不大,这说明油茶叶片对于不同种类的炭疽菌侵染可能存在不同的响应机制。在自然发病季节(5-9 月),随着发病率的上升,油茶叶片和果皮内可溶性总糖含量均呈增加趋势,叶片的变化幅度较果实更大^[45]。对于油茶果实而言,果皮中的还原糖和可溶性总糖含量与油茶抗病性呈正相关关系,抗病品种果皮中的可溶性糖、还原糖含量远高于感病品种^[34,39,45-47]。与可溶性糖的变化相类似,油茶叶片在受到炭疽菌侵染 24 h 后可溶性蛋白含量开始上升,并在 72 h 内保持稳定,明显高于健康叶片^[26]。在对抗炭疽病时,感病油茶品种叶片及果实中的蛋白含量均不断增加,并高于抗病品种^[47]。吴鹏飞^[48]和 Yang 等^[49]利用代谢组学进一步研究发现,普通油茶叶片在未受侵染时主要增加结构物质进行物理防御,当病原菌入侵时,植物体内能量代谢增强,以糖类代谢和氨基酸代谢为主(图 1B)。抗病品种相较于感病品种的差异代谢途径主要包括半乳糖代谢、精氨酸、脯氨酸代谢和酪氨酸代谢途径。油茶叶片受到侵染后,糖和氨基酸代谢产物均明显提高,且抗病品种高于感病品种,其中糖类差异代谢物主要为葡萄糖和海藻糖,在保护细胞膜、诱导植物产生 H_2O_2 、激活抗病基因方面发挥重要作用,氨基酸类差异代谢物主要为精氨酸琥珀酸、酪氨酸等,在参与次生代谢物合成、钝化病原菌释放毒素、降低致病性等方面发挥重

要作用。

2.4 次生代谢产物

植物抵御病害在很大程度上依赖于次生代谢物的合成。次生代谢产物种类繁多,功能各异,不仅可以直接杀死或抑制病原菌,还可以作为信号物质参与植物的抗病反应。其中植保素具有广谱抗菌性,是植物抵御病害的主要化学防御机制^[50]。植保素主要为类黄酮和类萜物质,一般累积在被侵染部位,对病原菌具有高毒性,能直接诱导病原微生物的死亡或生理功能的紊乱^[51]。类黄酮是植物体内重要的酚类化合物,主要分为黄酮类(黄酮、黄酮醇)、黄烷酮、异黄酮、花青素、查尔酮等,其中黄酮醇、黄酮、原花青素和花青素可作为抗氧化剂,清除植物体内的 ROS,黄酮、黄酮醇和花青素能参与植物抵御病原体入侵^[52]。油茶感染炭疽病后,伴随着 PAL 活性的提高,叶片和果皮中的总酚、类黄酮化合物(表儿茶素、丹叶大黄素等)和单宁含量提高,且这些次生代谢物质含量也随着油茶抗病性的增强而提高(图 1B)^[25,47,49,53]。花青素除了赋予植物器官颜色外,还可以帮助植物抵御各种逆境,当植物遭遇病菌侵入时可迅速合成和积累,有效抑制病菌侵入,保护细胞的完整性^[54-55]。油茶果皮颜色与抗炭疽病能力存在显著的相关性。已有研究表明,具有稳定紫色果实类型为抗病类型,而果色有变化的果实类型则属感病类型^[36,56]。随着油茶果实成熟度的增加,果皮中的花青素含量呈明显的递增趋势,抗病性强的红果油茶果皮中的花青素含量显著高于易感病的青果油茶^[25,34,53]。

2.5 植物激素

植物激素是一类内源性小分子物质,主要包括生长素(indole-3-acetic acid, IAA)、细胞分裂素(cytokinin, CK)、赤霉素(gibberellin, GA)、水杨酸(salicylic acid, SA)、茉莉酸(jasmonic acid,

JA)、脱落酸(abscisic acid, ABA)等。激素广泛参与植物对病害的抵抗,可作为信号分子精细调控植物对外界各种环境作出应答,或诱导植物产生免疫力,抑制病害发展蔓延。植物中 PTI 和 ETI 的触发以及发病机制相关(pathogenesis-related, PR)蛋白的累积通常受 SA 和 JA 激素信号途径调控。SA 可调控多种植物对炭疽病的抗性,外源施用 SA 后可起到明显的抗病作用,帮助植物产生系统获得性抗性(systemic acquired resistance, SAR)^[57-59]。SA 处理油茶叶片后,炭疽病分生孢子能够萌发,但是芽管的生长受到了抑制,甚至变形卷曲,SA 诱导产生的局部性抗性可持续 20 d^[60]。SA 作为油茶抗炭疽病激活剂,效果优于芸苔素内酯、茉莉酸甲酯,且 SA 与杀菌剂咪鲜胺混用,可明显提高咪鲜胺对油茶炭疽病的防治效果^[61-62]。

3 油茶抗炭疽病分子机制研究

3.1 油茶炭疽病原菌的致病基因

为更好地利用分子手段来防治油茶炭疽病,研究人员分别从病原菌的致病机理和寄主植物的防御机制两方面进行研究。在致病机理方面,目前已有许多致病基因被鉴定出来,主要包括 *C. fructicola* 的致病基因(bZIP 转录因子编码基因 *CfHac1*)及其所调控的 SNARE 蛋白编码基因 *CfVam7*, 以及与 *CfVam7* 互作的 HOPS 蛋白编码基因 *CfVps39*^[63-66]; 钙离子信号转导的关键转录因子基因 *CfCrz1*^[67]、关键信号转导分子丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶基因 *CfSNF1*^[68]、调控丝裂原活化蛋白激酶(mitogen-activated protein kinases, MAPK)信号的手脚架蛋白基因 *CfSTE50*^[69]、液泡分选蛋白基因 *CfVps17*^[70]、组蛋白乙酰转移酶基因 *CfGcn5*^[71-72]、液泡蛋白分选蛋白基因 *CfVPS35* 和 *CfVPS26*^[73-74]、RNA 结合蛋白基因 *CfNOP12*^[75], 以及 *C. camelliae* 中

鉴定出的角质酶基因 *CaCUTI*^[76](图 1B)。上述基因参与调控炭疽病菌的生长发育、产孢、附着胞形成、外界胁迫应答、细胞自噬和致病力等关键生物学过程,其基因缺失突变体菌丝生长受到显著抑制,对油茶致病力明显减弱,为挖掘潜在的药物靶标提供了依据。

3.2 油茶炭疽病相关基因

除了针对病原菌的致病基因进行研究,挖掘植物本身的抗病基因对于提高抗病性至关重要。随着高通量测序技术的发展应用,油茶抗炭疽病相关基因也先后被报道。杨利利^[47]通过对油茶抗病品种和易感病品种 miRNA 文库测序,共挖掘出了油茶中 93 个家族的 226 个保守 miRNAs 及 54 个新 miRNAs,其中差异表达的 miRNAs 的靶基因多为转录因子,其生物学功能主要是转录调控、逆境抵御、植物超敏反应、内膜运输、能量转换、激素信号转导和蛋白结合,在油茶生长发育及抗病过程中发挥着十分重要的作用。Yang 等^[49]对油茶抗病品种和易感病品种进行了转录组对比分析,发现油茶叶片被炭疽病感染时,与酪氨酸相关的京都基因与基因组百科全书(Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes, KEGG)代谢途径被激活,这些代谢途径会导致 ROS 的过度积累,从而激活 POD 等过氧化物酶系统。黄酮类化合物合成途径相关基因在侵染后均显著上调,在油茶抵御炭疽病中发挥重要作用,其中 PAL、肉桂酰辅酶 A 还原酶(cinnamoyl-CoA reductase, CCR)、莽草酸羟肉桂酰转移酶(hydroxycinnamoyl transferase, HCT)、类黄酮-3'羟化酶(flavonoid 3'-hydroxylase, F3'H)、花青素还原酶(anthocyanidin reductase, ANR)以及黄酮醇合成酶(flavonol synthase, FLS)等酶类的编码基因在抗性品种中的表达量高于易感品种(图 1B)。由于二氢黄酮醇还原酶基因 *CoDFR* 表达量在炭疽病菌侵染后大幅度提高, Yang 等^[77]进一

步对该基因在烟草中进行了异源转化与功能表征,发现过表达 *CoDFR* 后可有效促进黄酮类化合物的积累和 SA 含量的提高,从而增强转基因植株的抗病能力。

4 油茶抗炭疽病种质资源评价

目前防治炭疽病的主要措施仍为使用化学药剂。但对于油茶而言,使用化学药剂不仅会对林地生态造成严重影响还会造成农药残留,影响茶油品质;并且油茶林多为山地,面积大,地形复杂,化学防治极其困难。因此,种植抗病品种是防治油茶炭疽病的最有效策略,研究人员也一直将提高抗病性作为育种的重要目标,并通过抗病性评价,筛选出一系列抗病单株和优良品种。戚英鹤^[78]通过多年林间表现、刺伤接种鉴定和鲜果皮浸渍液孢子萌发试验等方法筛选出 190 和 K48 两个抗病优株。陈彧等^[35]通过多年林间调查和人工接种鉴定出林大 41 和林大 140 两个抗病单株,林大 23 和林大 26 两个中抗单株。张婕^[16]在全国 9 个省份的调查结果表明,在自然条件下,普通油茶炭疽病菌的发病率及病情指数都很高,当前主栽的湘林、长林系列发病率最高,其次是赣无性系、闽系列、鄂油系列。而其他油茶种,如攸县油茶抗病性强,几乎很少受到炭疽病侵害^[79];广宁红花油茶^[80]、腾冲红花油茶^[81]、博白大果油茶^[33]、香花油茶和陆川油茶的抗病性均明显优于普通油茶。这一现象也引起了研究人员的关注,并进一步对普通油茶的抗病性进行了评价。吴鹏飞等^[82]综合评价了浙江省 110 个普通油茶长林系列无性系的抗病性,其中中抗、中感和易感材料分别有 30、65、5 份,但抗病材料只有 10 份(9、27、40 号等),未发现免疫、高抗与高感的材料。黄迪等^[83]对广东省油茶品种(品系)进行田间抗性调查发现,长林系列油茶大部分为中度感病,

少量为高度感病;赣无系列多表现为感病;湘林系列油茶中度抗病、中度感病或高度感病均较多;在所有调查的品种(品系)中,‘湘林 89 号’‘海南 3 号’‘长林 400 号’等 10 个品种(品系)叶片发病率为 0。在湖北省推广应用的油茶中,长林系列无性系品种比鄂油系列更易发生炭疽病^[84]。由此可见,由于不同地区气候条件差异较大,油茶品种抗性也会相应发生改变,因此,根据不同栽培区域筛选和培育优良抗病品种便显得尤为重要(表 2)。

5 总结与展望

目前,对于油茶炭疽病抗性机制的研究主要集中在遗传、生理生化和分子水平上,已经鉴定了一些与油茶炭疽病抗性相关的基因,也有研究揭示了油茶在感染炭疽菌后的生理反应和基因表达变化等方面的信息。油茶的抗炭疽病过程是整个植物体协同作用的结果,随着植物的进化,抗病基因逐渐被保存下来,抗病品种首先倾向于构建坚硬的物理屏障来抵抗病原菌的入侵。当病原菌穿越物理屏障后,植物体便通过 ROS 迸发、基础代谢增加、激素变化等迅速做出反应,利用一系列生理生化的变化作为信号触发抗病基因的表达,将抗病过程从生理层面传送到分子层面,而抗病相关基因的表达又会引起抗氧化酶系统、次生代谢系统的一系列变化,使植物体通过强化细胞壁和细胞膜、释放植保素来抑制病原菌在细胞内的增殖,从而达到抗病的目的(图 1B)。

尽管科研人员在油茶炭疽病原菌的分离鉴定、抗炭疽病品种评价和抗病机制方面进行了大量研究,取得了丰富成果,但由于油茶林地形复杂,炭疽病化学防治困难,以及炭疽病原菌小种的不断变异,获得具有稳定抗性的油茶新品种仍是未来研究工作的重中之重。目前的研究还存在

表 2 油茶优良抗炭疽病种质资源

Table 2 Superior germplasm resources for anthracnose resistance of *Camellia oleifera*

Species	Varieties/individuals/lines	Investigation sites	Resistance level*	References	
<i>Camellia oleifera</i> Abel	Linda 41/140	Hunan	HR	[35]	
	Linda 23/26	Hunan	MR	[35]	
	190	Zhejiang	HR	[78]	
	K48	Zhejiang	R	[78]	
	‘Huizhou-dahong’ ‘Huizhou-xiaohong’	Anhui	R	[79]	
	‘Ruanzhi’ ‘Luohanguo’ ‘Shucheng-dahong’	Anhui	MR	[79]	
	‘Yueshao 77-1’ ‘Tiecheng 1’ ‘Xianglin 1’	Guangdong	MR	[80]	
	Changlin clone No. 9/21/27/40/45/66/150/164/177/219	Zhejiang	R	[82]	
	Changlin clone No. 3/4/15/29/49/53/55/58/63/64/71/72/90/91/95/97/98/100/145/151/152/153/165/175/182/186/212/229/297	Zhejiang	MR	[82]	
	‘Xianglin 89’, Hainan 3, Changlin 400, Cengruan 1/3-12/3-3000, ‘Guiwu 2/3’, Guiwu 11, Jieyang 3	Guangdong	I	[83]	
	Cenruan 3a/3-800/6, ‘Dabieshan 1’, Gaozhouyou1, Gui 14, Hainan 2, Jieyang 5, <i>Camellia oleifera</i> 5/17, ‘Xianglin 69/82’, Xianglin169/350/352	Guangdong	HR	[83]	
	<i>Camellia octopetala</i> Hu	—	Anhui	R	[79]
	<i>Camellia yuhsienensis</i> Hu	—	Anhui	R	[79]
<i>Camellia chekiangoleosa</i> Hu	—	Anhui	MR	[79]	
<i>Camellia semiserrata</i>	—	Guangdong	R	[80-81]	
<i>Camellia reticulata</i> Lindl.	—	Guangdong	R	[81]	
<i>Camellia gauchowensis</i>	No. 1	Guangdong	HR	[83]	
<i>Camellia gauchowensis</i>	No. 4	Guangdong	HR	[83]	
<i>Camellia chekiangoleosa</i>	No. 1	Guangdong	HR	[83]	

*The resistance level is divided into near immune (I), high resistance (HR), disease resistance (R) and medium resistance (MR). The grading standards are detailed in the corresponding references. “—” represents non varieties, individuals or lines.

以下问题亟待解决: (1) 油茶抗炭疽病分子机制的细节仍不清楚, 尚未完全阐明抗性相关基因的功能及其调控网络; (2) 油茶与炭疽菌互作的分子机理的研究多集中在 *C. fruticola*, 而 *C. gloeosporioides* 等其他主要菌种的致病机理仍不明确, 需深入研究; (3) 当前主栽的油茶多为普通油茶, 未来如何利用攸县油茶等抗病种质资源对现有油茶品种进行改良, 在保证原有优良经济性状的前提下提高品种抗性, 尚需进

一步研究。综上所述, 对油茶炭疽病抗性机制的研究是深入挖掘优良抗性基因、揭示抗性调控网络和选育抗病品种的关键, 可从生理特性方面向特异代谢产物挖掘、从单一基因功能研究向多基因调控网络构建、从致病菌或宿主的独立研究向炭疽病菌与宿主相互作用机制等方面发展, 逐步建立多元化抗病调控网络, 以进一步提高油茶抗炭疽病能力, 促进油茶产业的高质量健康发展。

REFERENCES

- [1] QUAN WX, WANG AP, GAO C, LI CC. Applications of Chinese *Camellia oleifera* and its by-products: a review[J]. *Frontiers in Chemistry*, 2022, 10: 921246.
- [2] 舒金平, 滕莹, 刘剑, 张亚波, 王浩杰. 油茶采前落果原因初步分析[J]. *中国植保导刊*, 2013, 33(1): 9-14.
SHU JP, TENG Y, LIU J, ZHANG YB, WANG HJ. Preliminary analysis on the causes of pre-harvest fruit drop in *Camellia oleifera*[J]. *China Plant Protection*, 2013, 33(1): 9-14 (in Chinese).
- [3] LI H, ZHOU GY, LIU JA, XU JP. Population genetic analyses of the fungal pathogen *Colletotrichum fructicola* on tea-oil trees in China[J]. *PLoS One*, 2016, 11(6): e0156841.
- [4] CHEN XG, CHEN XZ, TAN Q, MO XL, LIU JA, ZHOU GY. Recent progress on harm, pathogen classification, control and pathogenic molecular mechanism of anthracnose of oil-tea[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2022, 13: 918339.
- [5] 李河, 周国英, 徐建平, 朱丹雪. 一种油茶新炭疽病原的多基因系统发育分析鉴定[J]. *植物保护学报*, 2014, 41(5): 602-607.
LI H, ZHOU GY, XU JP, ZHU DX. Pathogen identification of a new anthracnose of *Camellia oleifera* in China based on multiple-gene phylogeny[J]. *Journal of Plant Protection*, 2014, 41(5): 602-607 (in Chinese).
- [6] 朱英芝, 廖旺姣, 邹东霞, 吴耀军, 邓艳. 广西油茶炭疽病原菌鉴定及生物学特性[J]. *植物保护学报*, 2015, 42(3): 382-389.
ZHU YZ, LIAO WJ, ZOU DX, WU YJ, DENG Y. Identification and biological characteristics of the pathogen from *Camellia oleifera* anthracnose in Guangxi[J]. *Journal of Plant Protection*, 2015, 42(3): 382-389 (in Chinese).
- [7] 李杨, 李河, 周国英, 刘君昂. 油茶新炭疽病原 *Colletotrichum camelliae* 鉴定及致病性测定[J]. *生物技术通报*, 2016, 32(6): 96-102.
LI Y, LI H, ZHOU GY, LIU JA. Identification of a new anthracnose pathogen *Colletotrichum camelliae* and its pathogenicity test on *Camellia oleifera*[J]. *Biotechnology Bulletin*, 2016, 32(6): 96-102 (in Chinese).
- [8] 李河, 李杨, 蒋仕强, 刘君昂, 周国英. 湖南省油茶炭疽病原菌鉴定[J]. *林业科学*, 2017, 53(8): 43-53.
LI H, LI Y, JIANG SQ, LIU JA, ZHOU GY. Pathogen of oil-tea trees anthracnose caused by *Colletotrichum* spp. in Hunan Province[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2017, 53(8): 43-53 (in Chinese).
- [9] JIANG SQ, LI H. First report of leaf anthracnose caused by *Colletotrichum karstii* on tea-oil trees (*Camellia oleifera*) in China[J]. *Plant Disease*, 2018, 102(3): 674.
- [10] LI SZ, LI H. First report of *Colletotrichum nymphaeae* causing anthracnose on *Camellia oleifera* in China[J]. *Plant Disease*, 2020, 104(6): 1860.
- [11] 李河, 李司政, 王悦辰, 刘君昂, 徐建平, 周国英. 油茶苗圃炭疽病原菌鉴定及抗药性[J]. *林业科学*, 2019, 55(5): 85-94.
LI H, LI SZ, WANG YC, LIU JA, XU JP, ZHOU GY. Identification of the pathogens causing anthracnose of *Camellia oleifera* in nursery and their resistance to fungicides[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2019, 55(5): 85-94 (in Chinese).
- [12] SUN W, LEI TY, YUAN HZ, CHEN SN. First report of anthracnose caused by *Colletotrichum kahawae* and *Colletotrichum horri* on tea-oil tree in China[J]. *Plant Disease*, 2023, 107(6): 1944.
- [13] CHEN XG, LIU CL, LIU JA, ZHOU GY. First report of *Colletotrichum fructicola* causing anthracnose on *Camellia yuhshienensis* in China[J]. *Plant Disease*, 2022, 106(1): 321.
- [14] 陈健鑫, 魏玉倩, 刘丽, 张东华, 马焕成, 伍建榕. 云南油茶炭疽病菌的鉴定及生防菌筛选[J]. *华南农业大学学报*, 2022, 43(5): 43-53.
CHEN JX, WEI YQ, LIU L, ZHANG DH, MA HC, WU JR. Identification of *Camellia oleifera* anthracnose pathogens in Yunnan Province and screening of antagonistic bacteria[J]. *Journal of South China Agricultural University*, 2022, 43(5): 43-53 (in Chinese).
- [15] 叶航, 韦维, 吴波, 苏明声, 王东雪, 江泽鹏. 油茶炭疽病原菌的分离和初步鉴定[J]. *江西农业大学学报*, 2014, 36(2): 314-318.
YE H, WEI W, WU B, SU MS, WANG DX, JIANG ZP. Isolation and primary identification of the pathogen of anthracnose in *Camellia oleifera*[J]. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 2014, 36(2): 314-318 (in Chinese).
- [16] [张婕. 油茶炭疽菌与其寄主协同进化研究[D]. 长沙: 中南林业科技大学硕士学位论文, 2019.
ZHANG J. *Camellia oleifera* anthracnose and its host collaborative evolutionary studies[D]. Changsha: Master's Thesis of Central South University of Forestry & Technology, 2019 (in Chinese).

- [17] 刘伟. 油茶炭疽病的病原学、发病规律及防治技术研究[D]. 武汉: 华中农业大学硕士学位论文, 2012.
LIU W. Studies on etiology, occurrence and control of *Camellia oleifera* anthracnose[D]. Wuhan: Master's Thesis of Huazhong Agricultural University, 2012 (in Chinese).
- [18] 余美杰. 油茶炭疽病的发病规律及其防治措施[J]. 安徽农学通报, 2011, 17(18): 85-86.
YU MJ. Occurrence regularity and control measures of anthracnose in *Camellia oleifera*[J]. Anhui Agricultural Science Bulletin, 2011, 17(18): 85-86 (in Chinese).
- [19] 齐苗, 李曼曼. 油茶炭疽病防治研究进展[J]. 安徽农业科学, 2018, 46(3): 13-14.
QI M, LI MM. Research progress on control of oil tea anthracnose[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2018, 46(3): 13-14 (in Chinese).
- [20] 沈万芳. 油茶炭疽病发生与林分和气候因素的关系及叶片结构抗病机理的研究[D]. 合肥: 安徽农业大学硕士学位论文, 2008.
SHEN WF. Resistance mechanism of leave structure to and the influence of the stand and climatic factors to *Colletotrichum gloeosporioides*[D]. Hefei: Master's Thesis of Anhui Agricultural University, 2008 (in Chinese).
- [21] 吴鹏飞, 姚小华. 种植密度对普通油茶炭疽病病害发生的影响[J]. 中国油料作物学报, 2019, 41(3): 455-460.
WU PF, YAO XH. Effect of planting density on anthracnose occurrence of *Camellia oleifera*[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2019, 41(3): 455-460 (in Chinese).
- [22] 徐红梅, 陈京元, 肖德林. 林木炭疽病研究进展[J]. 湖北林业科技, 2004, 33(4): 40-42.
XU HM, CHEN JY, XIAO DL. Progress in study on anthracnose from forest tree[J]. Hubei Forestry Science and Technology, 2004, 33(4): 40-42 (in Chinese).
- [23] 肖元清, 胡享荣, 黄春元. 衡阳市油茶优良单株抗病性研究[J]. 湖南林业科技, 2005, 32(3): 36-38.
XIAO YQ, HU XR, HUANG CY. Study on disease resistance of excellent *Camellia oleifera* in Hengyang City[J]. Hunan Forestry Science and Technology, 2005, 32(3): 36-38 (in Chinese).
- [24] 沈雅飞, 段文军, 胡娟娟, 崔娜娜, 曹志华, 束庆龙. 油茶果皮解剖结构与炭疽病抗性的关系[J]. 植物保护, 2015, 41(6): 98-102.
SHEN YF, DUAN WJ, HU JJ, CUI NN, CAO ZH, SHU QL. Relationships between peel anatomy structure of *Camellia oleifera* and resistance to *Colletotrichum gloeosporioides*[J]. Plant Protection, 2015, 41(6): 98-102 (in Chinese).
- [25] 沈雅飞, 段文军, 曹志华, 胡娟娟, 吴炜, 汪玲, 束庆龙. 油茶果实形态学性状、生理特性与炭疽病的关系[J]. 福建农林大学学报(自然科学版), 2015, 44(4): 373-378.
SHEN YF, DUAN WJ, CAO ZH, HU JJ, WU W, WANG L, SHU QL. Relationship between morphological characteristics, physiological characteristics and *Colletotrichum gloeosporioides* of *Camellia oleifera* fruit[J]. Journal of Fujian Agriculture and Forestry University (Natural Science Edition), 2015, 44(4): 373-378 (in Chinese).
- [26] 李敏. 果生炭疽菌-油茶互作早期叶片细胞学及其免疫研究[D]. 长沙: 中南林业科技大学硕士学位论文, 2021.
LI M. Studies on leaf cytology and immunity of *Colletotrichum fructicola*-*Camellia oleifera* interaction at early stage[D]. Changsha: Master's Thesis of Central South University of Forestry & Technology, 2021 (in Chinese).
- [27] 张彩霞, 方香玲. 草类植物抗病机制研究进展[J]. 草业学报, 2023, 32(1): 203-215.
ZHANG CX, FANG XL. Research advances in disease resistance mechanism of herbaceous plants[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2023, 32(1): 203-215 (in Chinese).
- [28] PRUITT RN, GUST AA, NÜRNBERGER T. Plant immunity unified[J]. Nature Plants, 2021, 7: 382-383.
- [29] MITTLER R. ROS are good[J]. Trends in Plant Science, 2017, 22(1): 11-19.
- [30] GREENBERG JT, YAO N. The role and regulation of programmed cell death in plant-pathogen interactions[J]. Cellular Microbiology, 2004, 6(3): 201-211.
- [31] 高夕全, 阮辛森, 马亮, 孙亚利. 植物先天性免疫反应中的细胞死亡及其调控[J]. 南京农业大学学报, 2018, 41(6): 971-982.
GAO XQ, RUAN XS, MA L, SUN YL. Regulation of programmed cell death responses in plant innate immunity[J]. Journal of Nanjing Agricultural University, 2018, 41(6): 971-982 (in Chinese).
- [32] 杨舒怡, 陈晓阳, 惠文凯, 任颖, 马玲. 逆境胁迫下植物抗氧化酶系统响应研究进展[J]. 福建农林大学学报(自然科学版), 2016, 45(5): 481-489.
YANG SY, CHEN XY, HUI WK, REN Y, MA L. Progress in responses of antioxidant enzyme systems in plant to environmental stresses[J]. Journal of Fujian

- Agriculture and Forestry University (Natural Science Edition), 2016, 45(5): 481-489 (in Chinese).
- [33] 常明山, 邓艳, 廖旺姣, 苏全, 方小玉, 吴耀军. 油茶不同品种抗炭疽病与相关酶活性关系的研究[J]. 林业科学研究, 2018, 31(2): 141-146.
CHANG MS, DENG Y, LIAO WJ, SU Q, FANG XY, WU YJ. Study on the relationship between enzyme activity and disease resistance of different *Camellia oleifera* varieties to *Colletotrichum gloeosporioides* Penz[J]. Forest Research, 2018, 31(2): 141-146 (in Chinese).
- [34] 杨光道, 段琳, 束庆龙, 黄长春. 油茶果皮花青素、糖含量和 PAL 活性与炭疽病的关系[J]. 林业科学, 2007, 43(6): 100-104.
YANG GD, DUAN L, SHU QL, HUANG CC. Relationship of anthocyanidin content, sugar content, PAL activity and *Colletotrichum gloeosporioides* in peel of oil tea tree[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2007, 43(6): 100-104 (in Chinese).
- [35] 陈彧, 周国英, 宋光桃, 刘君昂, 董晓娜, 苟志辉. 油茶抗炭疽病优良单株筛选及抗病机理研究[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2010, 36(4): 426-429.
CHEN Y, ZHOU GY, SONG GT, LIU JA, DONG XN, GOU ZH. Mechanism of resistance and *Colletotrichum gloeosporioides* in resistant individual trees of *Camellia oleifera*[J]. Journal of Hunan Agricultural University (Natural Sciences Edition), 2010, 36(4): 426-429 (in Chinese).
- [36] 卢丽俐. 不同油茶无性系炭疽病抗性及其主要生理指标分析[J]. 亚热带植物科学, 2021, 50(5): 360-365.
LU LL. Evaluation of resistance of different *Camellia oleifera* clones to anthracnose and main physiological indexes in leaves[J]. Subtropical Plant Science, 2021, 50(5): 360-365 (in Chinese).
- [37] 伍小兵. 不同油茶品种抗炭疽病的生理生化指标比较研究[J]. 现代园艺, 2012(12): 7-8.
WU XB. Comparative study on physiological and biochemical indexes of anthracnose resistance of different *Camellia oleifera* varieties[J]. Modern Horticulture, 2012(12): 7-8 (in Chinese).
- [38] 金勤. 油茶炭疽病菌侵染寄主的细胞及其寄主生理响应机制[D]. 长沙: 中南林业科技大学硕士学位论文, 2017.
JIN Q. The research on cytology of the infection of oil tea by *Colletotrichum gloeosporioides* and physiological response[D]. Changsha: Master's Thesis of Central South University of Forestry & Technology, 2017 (in Chinese).
- [39] 董传媛, 曹志华, 束庆龙, 胡娟娟, 刘洪剑. 油茶炭疽病与果皮中酶活性及糖类含量的关系[J]. 经济林研究, 2013, 31(4): 165-169.
DONG CY, CAO ZH, SHU QL, HU JJ, LIU HJ. Relationship between anthracnose and enzyme activity & sugar content in *Camellia oleifera*[J]. Nonwood Forest Research, 2013, 31(4): 165-169 (in Chinese).
- [40] 曹志华. 不同油茶品种果皮的化学成分与抗炭疽病之间关系的研究[D]. 合肥: 安徽农业大学博士学位论文, 2012.
CAO ZH. Relationship between resistance to *Colletotrichum gloeosporioides* and chemical components of fruit coat of *Camellia oleifera* cultivars[D]. Hefei: Doctoral Dissertation of Anhui Agricultural University, 2012 (in Chinese).
- [41] MATROS A, PESHEV D, PEUKERT M, MOCK HP, van DEN ENDE W. Sugars as hydroxyl radical scavengers proof-of-concept by studying the fate of sucralose in *Arabidopsis*[J]. The Plant Journal, 2015, 82(5): 822-839.
- [42] SINGH J, DAS S, JAGADIS GUPTA K, RANJAN A, FOYER CH, THAKUR JK. Physiological implications of SWEETs in plants and their potential applications in improving source-sink relationships for enhanced yield[J]. Plant Biotechnology Journal, 2023, 21(8): 1528-1541.
- [43] 孙美玲, 黄麟, 叶建仁, 何姣, 王志. 我国用材林主要真菌病害致病机制及内生菌对病害的生防作用[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2022, 46(6): 225-232.
SUN ML, HUANG L, YE JR, HE J, WANG Z. Advances on pathogenic mechanisms and endophytes-employed biological control of fungal diseases on major timber forests in China[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 2022, 46(6): 225-232 (in Chinese).
- [44] 张美祥, 杨超, 刘俊. 植物病原菌效应子[J]. 科学通报, 2023, 68(36): 4895-4917.
ZHANG MX, YANG C, LIU J. Research advances of phytopathogen effectors[J]. Chinese Science Bulletin, 2023, 68(36): 4895-4917 (in Chinese).
- [45] 董传媛. 油茶炭疽病的发生与植株内含物和酶活性的关系研究[D]. 合肥: 安徽农业大学硕士学位论文, 2009.
DONG CY. Relationship between the anthracnose development of oiltea *Camellia* and it's inclusions and enzymatic activity[D]. Hefei: Master's Thesis of Anhui Agricultural University, 2009 (in Chinese).

- [46] 段琳. 红果油茶抗炭疽病机理研究[D]. 合肥: 安徽农业大学硕士学位论文, 2003.
DUAN L. Study on anthracnose resistance mechanism of *Camellia oleifera* Abel.[D]. Hefei: Master's Thesis of Anhui Agricultural University, 2003 (in Chinese).
- [47] 杨利利. 油茶抗炭疽病相关 microRNAs 和靶基因挖掘及果实内含物比较研究[D]. 合肥: 安徽农业大学硕士学位论文, 2018.
YANG LL. Identification of anthracnose resistance-related microRNAs and their target genes in *Camellia oleifera* and comparison of fruit inclusions[D]. Hefei: Master's Thesis of Anhui Agricultural University, 2018 (in Chinese).
- [48] 吴鹏飞. 普通油茶抗炭疽病资源筛选及抗病机制初探[D]. 北京: 中国林业科学研究院硕士学位论文, 2019.
WU PF. Preliminary study on the germplasms selection and resistance mechanism of *Camellia oleifera* Abel. to anthracnose[D]. Beijing: Master's Thesis of Chinese Academy of Forestry, 2019 (in Chinese).
- [49] YANG CC, WU PF, YAO XH, SHENG Y, ZHANG CC, LIN P, WANG KL. Integrated transcriptome and metabolome analysis reveals key metabolites involved in *Camellia oleifera* defense against anthracnose[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(1): 536.
- [50] 郭艳玲, 张鹏英, 郭默然, 陈靠山. 次生代谢产物与植物抗病防御反应[J]. 植物生理学报, 2012, 48(5): 429-434.
GUO YL, ZHANG PY, GUO MR, CHEN KS. Secondary metabolites and plant defence against pathogenic disease[J]. Plant Physiology Journal, 2012, 48(5): 429-434 (in Chinese).
- [51] 覃瀚仪, 李魏, 戴良英. 植物代谢产物在抗病反应中的功能研究进展[J]. 中国农学通报, 2015, 31(18): 256-259.
QIN HY, LI W, DAI LY. Research progress of plant metabolites function on resistant response[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2015, 31(18): 256-259 (in Chinese).
- [52] DONG NQ, LIN HX. Contribution of phenylpropanoid metabolism to plant development and plant-environment interactions[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2021, 63(1): 180-209.
- [53] 董传媛, 曹志华, 束庆龙, 胡娟娟, 刘洪剑. 油茶果皮内含物以及缓冲容量与炭疽病的关系研究[J]. 安徽农业大学学报, 2013, 40(5): 736-739.
DONG CY, CAO ZH, SHU QL, HU JJ, LIU HJ. Relationship between anthracnose and fruit inclusions and buffer capacity of *Camellia oleifera*[J]. Journal of Anhui Agricultural University, 2013, 40(5): 736-739 (in Chinese).
- [54] WINKEL-SHIRLEY B. Molecular genetics and control of anthocyanin expression[J]. Advances in Botanical Research, 2002, 37: 75-94.
- [55] TANAKA Y, SASAKI N, OHMIYA A. Biosynthesis of plant pigments: anthocyanins, betalains and carotenoids[J]. The Plant Journal, 2008, 54(4): 733-749.
- [56] 段琳, 杨光道, 束庆龙, 郑红兵. 油茶果皮颜色对炭疽病的抗性的影响[J]. 经济林研究, 2005, 23(2): 9-12, 20.
DUAN L, YANG GD, SHU QL, ZHENG HB. Relationship of peel color with resistance to anthracnose in oiltea *Camellia*[J]. Economic Forest Researches, 2005, 23(2): 9-12, 20 (in Chinese).
- [57] 侯盼盼, 陈安良, 费莉芬, 马良进. 水杨酸诱导紫楠对炭疽病的抗性[J]. 浙江农林大学学报, 2020, 37(3): 605-610.
HOU PP, CHEN AL, FEI LF, MA LJ. Resistance of *Phoebe sheareri* to anthracnose induced by salicylic acid[J]. Journal of Zhejiang A&F University, 2020, 37(3): 605-610 (in Chinese).
- [58] SANGPUEAK R, PHANSAK P, THUMANU K, SIRIWONG S, WONGKAEW S, BUENSANTEAI N. Effect of salicylic acid formulations on induced plant defense against cassava anthracnose disease[J]. The Plant Pathology Journal, 2021, 37(4): 356-364.
- [59] SUN X, LI AX, MA GJ, ZHAO SY, LIU LJ. Transcriptome analysis provides insights into the bases of salicylic acid-induced resistance to anthracnose in sorghum[J]. Plant Molecular Biology, 2022, 110(1): 69-80.
- [60] 王军, 陈绍红, 黄永芳, 孙思. 水杨酸诱导油茶抗炭疽病的研究[J]. 林业科学研究, 2006, 19(5): 629-632.
WANG J, CHEN SH, HUANG YF, SUN S. Induced resistance to anthracnose of *Camelia oleifera* by salicylic acid[J]. Forest Research, 2006, 19(5): 629-632 (in Chinese).
- [61] 王翠兰, 左璐莹, 张绍勇, 陈安良. 7种杀菌剂和5种植物抗病激活剂对油茶炭疽病菌活性研究[J]. 西北林学院学报, 2022, 37(2): 176-179.
WANG CL, ZUO LY, ZHANG SY, CHEN AL. Activities of 7 fungicides and 5 plant disease elicitors on the pathogen of *Camellia oleifera*[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2022, 37(2): 176-179 (in Chinese).

- [62] 左璐莹, 吴继来, 初楚, 陈欣渝, 陈安良. 水杨酸与咪鲜胺混用对油茶炭疽病的防治效果[J]. 农药学报, 2023, 25(4): 954-959.
ZUO LY, WU JL, CHU C, CHEN XY, CHEN AL. Control efficacy of the mixture of salicylic acid and prochloraz on anthracnose of *Camellia oleifera*[J]. Chinese Journal of Pesticide Science, 2023, 25(4): 954-959 (in Chinese).
- [63] 姚权, 郭源, 魏丰园, 李司政, 张盛培, 李河. bZIP 转录因子 CfHac1 参与调控果生刺盘孢菌的生长发育和致病力[J]. 菌物学报, 2019, 38(10): 1643-1652.
YAO Q, GUO Y, WEI FY, LI SZ, ZHANG SP, LI H. A bZIP-type transcription factor CfHac1 is involved in regulating development and pathogenesis in *Colletotrichum fructicola*[J]. Mycosystema, 2019, 38(10): 1643-1652 (in Chinese).
- [64] 李司政, 姚权, 李河. 果生炭疽菌转录因子 CfHac1 的 BRLZ 结构域生物学功能研究[J]. 北京林业大学学报, 2021, 43(9): 70-76.
LI SZ, YAO Q, LI H. Functional analysis of BRLZ motif of the transcription factor CfHac1 in *Colletotrichum fructicola*[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2021, 43(9): 70-76 (in Chinese).
- [65] LI SZ, ZHANG SP, LI B, LI H. The SNARE protein CfVam7 is required for growth, endoplasmic reticulum stress response, and pathogenicity of *Colletotrichum fructicola*[J]. Frontiers in Microbiology, 2021, 12: 736066.
- [66] LI SZ, ZHANG SP, LI H. A HOPS protein, CfVps39, is required for appressorium formation, environmental stress response and vacuolar fusion of *Colletotrichum fructicola*[J]. Forest Pathology, 2021, 51(4): e12692.
- [67] 马梦婷. 果生刺盘孢对多菌灵和戊唑醇抗性风险评估及抗性基因 *CfCRZI* 功能研究[D]. 长沙: 中南林业科技大学硕士学位论文, 2022.
MA MT. Risk assessment of resistance to carbendazim, tebuconazole and the function of resistance gene *CfCRZI* in *Colletotrichum fructicola*[D]. Changsha: Master's Thesis of Central South University of Forestry & Technology, 2022 (in Chinese).
- [68] ZHANG SP, GUO Y, LI SZ, ZHOU GY, LIU JA, XU JP, LI H. Functional analysis of CfSnf1 in the development and pathogenicity of anthracnose fungus *Colletotrichum fructicola* on tea-oil tree[J]. BMC Genetics, 2019, 20(1): 94.
- [69] CHEN YY, LIU JA, JIANG SQ, LI H, ZHOU GY. *Colletotrichum fructicola* STE50 is required for vegetative growth, asexual reproduction, appressorium formation, pathogenicity and the response to external stress[J]. Journal of Plant Pathology, 2020, 102(2): 335-342.
- [70] 李玲玲, 张盛培, 李河. 液泡分选蛋白 CfVps17 参与调控果生刺盘孢的生长发育和致病力[J]. 菌物学报, 2021, 40(8): 2102-2113.
LI LL, ZHANG SP, LI H. The putative vacuolar sorting protein CfVps17 is involved in regulating development and pathogenicity of *Colletotrichum fructicola*[J]. Mycosystema, 2021, 40(8): 2102-2113 (in Chinese).
- [71] ZHANG SP, GUO Y, CHEN SQ, LI H. The histone acetyltransferase CfGcn5 regulates growth, development, and pathogenicity in the anthracnose fungus *Colletotrichum fructicola* on the tea-oil tree[J]. Frontiers in Microbiology, 2021, 12: 680415.
- [72] ZHANG SP, GUO Y, LI SZ, LI H. Histone acetyltransferase CfGcn5-mediated autophagy governs the pathogenicity of *Colletotrichum fructicola*[J]. mBio, 2022, 13(5): e0195622.
- [73] 李茜雅, 张盛培, 李河. 油茶果生刺盘孢液泡分选蛋白 CfVps26 的功能[J]. 林业科学, 2021, 57(8): 94-101.
LI XY, ZHANG SP, LI H. Function of vacuolar protein sorting CfVps26 in *Colletotrichum fructicola* on *Camellia oleifera*[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2021, 57(8): 94-101 (in Chinese).
- [74] 李茜雅. *CfVPS35* 基因调控果生刺盘孢致病力的分子机制研究[D]. 长沙: 中南林业科技大学硕士学位论文, 2022.
LI XY. Molecular mechanism of *CfVPS35* gene to regulate pathogenicity in *Colletotrichum fructicola*[D]. Changsha: Master's Thesis of Central South University of Forestry & Technology, 2022 (in Chinese).
- [75] 姚权, 李司政, 王成玉, 李河. CfNop12 参与调控果生刺盘孢生长发育、低温胁迫响应和致病力[J]. 菌物学报, 2023, 42(11): 2257-2268.
YAO Q, LI SZ, WANG CY, LI H. CfNop12 regulates the development, cold stress response and pathogenicity of *Colletotrichum fructicola*[J]. Mycosystema, 2023, 42(11): 2257-2268 (in Chinese).
- [76] 王义勋. 油茶炭疽病病原学、病菌遗传多样性及 *CaCUTI* 基因功能分析[D]. 武汉: 华中农业大学博士学位论文, 2019.
WANG YX. Etiology of tea-oil tree anthracnose, analysis of genetic diversity and *CaCUTI* gene function in *Colletotrichum camelliae*[D]. Wuhan: Doctoral Dissertation of Huazhong Agricultural University, 2019 (in Chinese).

- [77] YANG CC, WU PF, CAO YQ, YANG BB, LIU LX, CHEN JJ, ZHUO RY, YAO XH. Overexpression of dihydroflavonol 4-reductase (*CoDFR*) boosts flavonoid production involved in the anthracnose resistance[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 1038467.
- [78] 戚英鹤. 普通油茶抗炭疽病选种[J]. *浙江林业科技*, 1980(1): 7-10.
QI YH. Anthracnose-resistant selection of common *Camellia oleifera*[J]. *Journal of Zhejiang Forestry Science and Technology*, 1980(1): 7-10 (in Chinese).
- [79] 杨光道, 束庆龙, 段琳, 陈超燕, 郑红兵. 主要油茶品种对炭疽病的抗性研究[J]. *安徽农业大学学报*, 2004, 31(4): 480-483.
YANG GD, SHU QL, DUAN L, CHEN CY, ZHENG HB. Resistance of main cultivars of oil tea to *Colletotrichum gloeosporioides*[J]. *Journal of Anhui Agricultural University*, 2004, 31(4): 480-483 (in Chinese).
- [80] 杨华, 赵丹阳, 秦长生, 徐金柱, 揭育泽, 廖仿炎. 不同油茶种和品种对炭疽病的抗性观察[J]. *植物保护*, 2015, 41(2): 195-199.
YANG H, ZHAO DY, QIN CS, XU JZ, JIE YZ, LIAO FY. Resistance of different species and cultivars of oil-tea *Camellia* to *Colletotrichum gloeosporioides*[J]. *Plant Protection*, 2015, 41(2): 195-199 (in Chinese).
- [81] 匡蓉琳, 冯皓, 孙思, 单体江, 黄永芳, 王军. 油茶品种对炭疽病的抗性及其与生理活动的关系[J]. *中国森林病虫*, 2015, 34(3): 1-4.
KUANG RL, FENG H, SUN S, SHAN TJ, HUANG YF, WANG J. Resistance of *Camellia oleifera* varieties to *Colletotrichum gloeosporioides* and its relations with physiological activities[J]. *Forest Pest and Disease*, 2015, 34(3): 1-4 (in Chinese).
- [82] 吴鹏飞, 龚洪恩, 姚小华, 常维霞, 王开良. 普通油茶无性系抗炭疽病评价[J]. *林业科学研究*, 2018, 31(4): 158-163.
WU PF, GONG HE, YAO XH, CHANG WX, WANG KL. Evaluating the resistance of *Camellia oleifera* clones to anthracnose[J]. *Forest Research*, 2018, 31(4): 158-163 (in Chinese).
- [83] 黄迪, 饶筱, 吕嘉妍, 黎勇, 陈园, 黄永芳, 陈祖静. 广东省 149 个油茶品种(系)对炭疽病的抗性及其病原菌鉴定[J]. *植物保护学报*, 2021, 48(3): 652-661.
HUANG D, RAO X, LÜ JY, LI Y, CHEN Y, HUANG YF, CHEN ZJ. Anthracnose resistance of 149 *Camellia oleifera* varieties (lines) and their causal pathogens in Guangdong Province[J]. *Journal of Plant Protection*, 2021, 48(3): 652-661 (in Chinese).
- [84] 杜洋文, 姚小华, 程军勇, 邓先珍, 程一鸣, 魏振宇. 油茶不同无性系品种对炭疽病感病性初步分析[J]. *湖北林业科技*, 2022, 51(3): 14-16, 31.
DU YW, YAO XH, CHENG JY, DENG XZ, CHENG YM, WEI ZY. Pathogenic analysis of anthracnose disease in different clones of *Camellia oleifera*[J]. *Hubei Forestry Science and Technology*, 2022, 51(3): 14-16, 31 (in Chinese).

(本文责编 陈宏宇)