

玉米茎腐病研究进展

郭 成^{1,2}, 王宝宝³, 杨 洋³, 王春明¹, 周天旺¹, 李敏权^{1,2}, 段灿星³

(¹ 甘肃省农业科学院植物保护研究所, 兰州 730070; ² 甘肃农业大学草业学院, 兰州 730070; ³ 中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081)

摘要: 茎腐病是国内外玉米生产中的重要病害之一, 近年来, 随着机械收获和籽粒直收, 茎腐病已成为玉米生产中最具威胁性的病害, 利用抗病品种是防治玉米茎腐病最为经济、有效的措施。因此, 本文从茎腐病的发生与为害、病原菌种类、抗茎腐病种质资源筛选、抗性遗传和抗病基因发掘与定位等几个方面阐述了国内外玉米茎腐病的研究进展, 旨在为该病害的综合治理奠定重要的理论基础。

关键词: 玉米; 茎腐病; 抗性遗传; 抗性机制; 抗病基因

Advances in Studies of Maize Stalk Rot

GUO Cheng^{1,2}, WANG Bao-bao³, YANG Yang³, WANG Chun-ming¹,
ZHOU Tian-wang¹, LI Min-quan^{1,2}, DUAN Can-xing³

(¹ Institute of Plant Protection, Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou 730070; ² Pratacultural College, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070; ³ Institute of Crop Science, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081)

Abstract: Maize stalk rot is one of the important diseases, which are occurring in corn cultivating regions of China and abroad. Due to increasing mechanical harvesting and grain direct harvest, stalk rot has become the most threatening disease in maize production. The cultivation of resistant varieties is the most economic and effective measure to control stalk rot. This paper reviews the research progress of stalk rot on aspects of the distributing regions, pathogenic species, resistant germplasm screening, resistance inheritance and disease resistance gene discovery and localization, which will lay an important theoretical foundation for IPM of this disease.

Key words: maize; stalk rot; resistance inheritance; resistance mechanism; resistance genes

玉米 (*Zea mays* L.) 是我国重要的粮食和饲料作物, 也是工业原料和能源植物, 在国民经济和农业生产中占有重要的地位。病虫害是制约玉米高产稳产的重要因素。在我国, 玉米生产中常见病害有 30 余种, 虫害达 250 余种, 其中发生频率高、危害严重的病虫害为 20 余种, 每年都因一些病虫害在局部严重发生或流行而导致玉米产量损失约 1000 万 t^[1]。

玉米茎腐病又称茎基腐病或青枯病, 是世界玉

米产区普遍发生的一种土传病害, 也是我国玉米生产中的主要病害之一, 在各种植区均有发生。玉米茎腐病致病菌比较复杂, 但我国茎腐病的病原主要为镰孢菌 (以禾谷镰孢 *Fusarium graminearum* 为主) 和腐霉菌 (以肿囊腐霉 *Pythium inflatum* 为主) 两大类^[2-3]。近年来, 随着气候变化、秸秆还田和免耕少耕等栽培模式的推广以及品种的更换, 田间病原菌不断积累, 致使我国玉米茎腐病呈加重发生的

收稿日期: 2018-12-23 修回日期: 2019-01-23 网络出版日期: 2019-04-17

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20181223001>

第一作者研究方向为玉米病害及抗性研究, E-mail: gsguoch@126.com

通信作者: 李敏权, 研究方向为植物病理学, E-mail: lmq@gsau.edu.cn

段灿星, 研究方向为玉米病害及抗性, E-mail: duancanxing@caas.cn

基金项目: 甘肃省科技厅青年科技基金计划 (18JR3RA258); 农业部公益性行业 (农业) 科研专项 (201503112); 国家重点研发计划 (2017YFD0201808); 甘肃省现代农业产业体系 (GARS-02-03)

Foundation project: Youth Fund Project of Gansu Provincial Sci. & Tech. Department (18JR3RA258), Special Fund for Agro-Scientific Research in the Public Interest (201503112), National K & D Plan (2017YFD0201808), Technical System of Maize Industry in Gansu Province (GARS-02-03)

趋势^[1]。根据本课题组 2011-2017 年连续调查发现,玉米茎腐病在甘肃及周边地区偏重发生,目前已成为西北地区乃至我国玉米生产上的重大障碍性问题。一般发病年份,茎腐病田间发病率在 5%~10% 之间,在病害重发年份,田间发病率可达 20%~30%,一些高感病品种的发病率达到 40%~100%^[4]。该病害的发生和流行不仅影响产量,而且病菌毒素影响食品安全,对国家玉米产业的安全生产以及国家粮食储备战略构成严重威胁。茎腐病引起玉米植株的水分与养分供应失调,导致果穗的粒数和千粒重下降,发病率每增加 1%,单穗籽粒损失率提高 0.485%,千粒重损失率提高 0.304%,在严重发病地区,可以引起 30% 以上的产量损失^[5]。因此,控制茎腐病的为害对于保障国家粮食战略安全和玉米产业的可持续发展具有重要意义。

1 玉米茎腐病的发生与为害

玉米茎腐病是当今世界上玉米主要茎部病害之一,也是危害性较重的土传病害之一,在世界玉米产区普遍发生,严重影响玉米的生产。据报道在美洲^[6]、亚洲^[7-8]、非洲^[9]、欧洲^[10-11]和澳大利亚^[12]等国家和地区都有发生。中国自 20 世纪 70 年代中期以来,先后在河南、河北、北京、广西、吉林、陕西等 20 多个省区均有报道,大田发病率一般在 10%~15%,严重地块超过 80%,甚至完全枯死^[13-25]。2004 年茎腐病在河南西部地区发生严重,发病率在

26% 以上,严重地块发病率达 100%,植株茎基部腐烂,地上部青枯、萎蔫甚至倒伏,造成严重的产量损失^[26]。本课题组 2015 年的调查结果^[27-28]表明,茎基腐病在甘肃各地区均有发生,病田率和病株率分别为 28.6% 和 3.6%;2017 年调查发现除武威市民勤县未发生外,其他区域均有发生,病田率和病株率分别为 100% 和 31.5%,较 2015 年分别增加 71.4% 和 27.9%,其中在酒泉市肃州区酒泉市农业科学院实验基地和天水市秦安县云山镇 2 个田块发病较重,病株率均超过 65%^[28]。

2 玉米茎腐病病原菌种类

玉米茎腐病病原菌十分复杂,受地理环境及气候条件影响较大。不同的国家、同一国家不同的地区及同一地区不同的年份,由于土壤微生态不同,病原菌可能存在很大的差异^[29]。根据病原菌种类不同,玉米茎腐病可分为 8 种类型,分别为赤霉茎腐病(*Gibberella stalk rot*),其中有性态为玉蜀黍赤霉(*Gibberella zeae*)、无性态为禾谷镰孢(*Fusarium graminearum*);镰孢茎腐病(*Fusarium stalk rot*)、腐霉茎腐病(*Pythium stalk rot*)、炭疽茎腐病(*Anthracoze stalk rot*)、炭腐茎腐病(*Charcoal stalk rot*)、色二孢茎腐病(*Diplodia stalk rot*)、球二孢茎腐病(*Botryodiplodia stalk rot*)和细菌性茎腐病(*Bacterial stalk rot*),对其病原种类及分布进行了归类,详见表 1。

表 1 玉米茎腐病种类与分布
Table 1 Maize stalk rot and its geographic distribution

病害 Disease	病原菌 Pathogens	分布 Distribution
赤霉茎腐病 <i>Gibberella stalk rot</i>	玉蜀黍赤霉 <i>Gibberella zeae</i> (Schw.) Petch	中国: 广泛分布; 国外: 美国 ^[30] 、加拿大 ^[31]
镰孢茎腐病 <i>Fusarium stalk rot</i>	禾谷镰孢 <i>F.graminearum</i> Schwabe	中国: 河南 ^[13, 32-35] 、江苏 ^[16] 、陕西 ^[14] 、吉林 ^[18] 、辽宁 ^[19, 36] 、河北 ^[20] 、云南 ^[37] 、安徽 ^[38] 、山东 ^[39] 、甘肃 ^[40] 、黑龙江 ^[22, 41] ; 国外: 美国 ^[30] 、俄罗斯 ^[42] 、乌克兰 ^[42]
	拟轮枝镰孢 <i>F.verticillioide</i> (Saccardo) Nirenberg	中国: 河南 ^[13, 32-34] 、江苏 ^[16] 、河北 ^[20] 、东北 ^[19, 22, 36] 、云南 ^[37] 、安徽 ^[38] 、甘肃 ^[40] 、广西 ^[17, 43] ; 国外: 美国 ^[30] 、法国 ^[44] 、西欧 ^[45] 、德国 ^[31] 、尼日利亚 ^[46]
	层出镰孢 <i>F.proliferatum</i> (Matsushima) Nirenberg	中国: 河南 ^[33-34] 、云南 ^[37] 、安徽 ^[38] ; 国外: 美国 ^[30]
	胶孢镰孢 <i>F.subglutinans</i> (Wollenweber & Reinking) Nelson, Toussoun & Marasas	中国: 江苏 ^[16] 、辽宁 ^[36] 、山西 ^[47] ; 国外: 美国 ^[30] 、德国 ^[31]
	集团镰孢 <i>F.commune</i> Skovgaard K, Rosendahl, O'Donnel & Hirenberh	中国: 云南 ^[37] ; 国外: 未知
	藤仓镰孢 <i>F.fujikuroi</i> Nirenberg	中国: 云南 ^[37] 、甘肃 ^[48] ; 国外: 未知
	变红镰孢 <i>F.incarnatum</i> Roberge ex Desm	中国: 云南 ^[37] ; 国外: 未知

表 1(续)

病害 Disease	病原菌 Pathogens	分布 Distribution
腐霉茎腐病 <i>Pythium stalk rot</i>	尖孢镰孢 <i>Foxysporum</i> Schlechtendahl emend.Snyder & Hansen	中国: 东北 ^[22] 、云南 ^[37] 、安徽 ^[38] ; 国外: 未知
	厚垣镰孢 <i>Fchlamydosporum</i> Wollenweber & Reinking	中国: 江苏 ^[16] 、云南 ^[37] ; 国外: 未知
	芳香镰孢 <i>F.redolens</i> Wollenweber	中国: 江苏 ^[16] 、云南 ^[37] ; 国外: 未知
	木贼镰孢 <i>F.equiseti</i> (Corda) Saccardo	中国: 东北 ^[19, 22, 36] 、安徽 ^[38] ; 国外: 德国 ^[31]
	黄色镰孢 <i>F.culmorum</i> (W.G.Smith) Saccardo	中国: 甘肃 ^[40] ; 国外: 英国 ^[31] 、德国 ^[31]
	本色镰孢 <i>F.concolor</i> Reink	中国: 广西 ^[17, 43] ; 国外: 未知
	新月镰孢 <i>F.bulbigenum</i> Cooke & Massee	中国: 山西 ^[47] ; 国外: 未知
	半裸镰孢 <i>F.semitectum</i> Berkeley & Ravenel	中国: 江苏 ^[16] 、河南 ^[35] ; 国外: 未知
	中间镰孢 <i>F.intermedium</i> Neish et Leggett	中国: 江苏 ^[16] 、河南 ^[35] ; 国外: 未知
	接骨木镰孢 <i>F.sambucinum</i> Fückel sensu stricto	中国: 江苏 ^[16] ; 国外: 未知
	茄病镰孢 <i>F.solani</i> (Martius) Appel & Wollenweber emend. Snyder & Hansen	中国: 江苏 ^[16] 、东北 ^[22] ; 国外: 未知
	镰状镰孢 <i>F.fusarioides</i> (Frag.exCif.) Booth	中国: 东北 ^[22] ; 国外: 未知
	拟枝孢镰刀 <i>F.sporotrichioides</i> Sherbakoff	中国: 陕西 ^[49] ; 国外: 未知
	肿囊腐霉 <i>Pythium inflatum</i> Matth	中国: 北京 ^[2, 15] 、河北 ^[2] 、辽宁 ^[2] 、吉林 ^[2] 、浙江 ^[2, 15] 、江苏 ^[16] 、山东 ^[2] 、陕西 ^[2] 、甘肃 ^[2] 、新疆 ^[21] 、黑龙江 ^[2, 41] ; 国外: 未知
禾生腐霉 <i>P.graminicola</i>	禾生腐霉 <i>P.graminicola</i> Subram	中国: 北京 ^[2, 15] 、浙江 ^[2, 15] 、江苏 ^[16] 、新疆 ^[21] 、黑龙江 ^[41] ; 国外: 日本 ^[50]
	瓜果腐霉 <i>P.aphanidermatum</i> (Edson) Fitzpatrick	中国: 北京 ^[2] 、陕西 ^[2] 、山东 ^[23] 、吉林 ^[25] 、黑龙江 ^[41] ; 国外: 日本 ^[50]
	强雄腐霉 <i>P.arrhenomanes</i> Drechsler	中国: 北京 ^[2] ; 国外: 未知
	棘腐霉 <i>P.acanthicum</i> Drechsler	中国: 北京 ^[2] ; 国外: 未知
	刺腐霉 <i>P.spinosum</i> Saw.	中国: 广西 ^[17] ; 国外: 未知
	盐腐霉 <i>P.salinum</i> Hohnk	中国: 广西 ^[17] ; 国外: 未知
	直生藏卵腐霉 <i>P.orthogonon</i> Ahrens	中国: 广西 ^[17] ; 国外: 未知
炭疽茎腐病 <i>Anthraco nose stalk rot</i>	禾生炭疽菌 <i>Colletotrichum graminicola</i> (Ces.) Wilson	中国: 不详; 国外: 美国 ^[30, 51-53] 、巴西 ^[54-55] 、法国 ^[56] 、印度 ^[56] 、菲律宾 ^[56]
炭腐茎腐病 <i>Charcoal stalk rot</i>	菜豆壳球孢 <i>Macrophomina phaseolina</i> (Maubl.) Ashby	中国: 未知; 国外: 美国 ^[30] 、尼日利亚 ^[46]
色二孢茎腐病 <i>Diplodia stalk rot</i>	玉蜀黍壳色单隔孢菌 <i>Diplodia maydis</i> (Schw.) Lev	中国: 未知; 国外: 美国 ^[30, 52]
球二孢茎腐病 <i>Botryodiplodia stalk rot</i>	可可球色单隔孢 <i>Botryodiplodia theobromae</i> Pat.	中国: 未知; 国外: 尼日利亚 ^[46]
细菌性茎腐病 <i>Bacterial stalk rot</i>	欧文氏菌 <i>Erwinia carotovora</i> f.sp. <i>zeae</i> (Sabet) Victoria, Arboleda et Munoz) (更名为: 玉米狄克氏菌 <i>Dickeya zeae</i> Samson et al.)	中国: 江苏 ^[57] 、海南 ^[58] 、陕西 ^[49] ; 国外: 美国 ^[30, 59] 、印度、法国、尼泊尔、孟加拉国、菲律宾、泰国、以色列、南非 ^[59] 、希腊等 ^[59]
	假单胞杆菌 <i>Pseudomonas zeae</i> Hsi.et Fang.	中国: 江苏 ^[57] 、陕西 ^[49] ; 国外: 未知
	铜绿假单胞杆菌 <i>Paeruginosa</i> (Schroeter) Minula	中国: 河南 ^[60] ; 国外: 未知
	短小芽孢杆菌 <i>Bacillus pumilus</i> (Meyer and Gottheil)	中国: 陕西 ^[61] ; 国外: 未知
	成团泛菌 <i>Pantoea agglomerans</i> (Ewing and Fife) Gavini et al.	中国: 新疆 ^[62] 、甘肃 ^[62] ; 国外: 未知

3 玉米抗茎腐病种质资源的鉴定与筛选

由于茎腐病是玉米生长后期发生的病害,具有突发性强、防治困难的特点,一旦大发生,将给生产造成严重的损失。目前尚无有效防控措施,但田间病害发生情况调查表明,不同玉米品种或种质资源对茎腐病的抗性存在显著差异,抗病品种具有明显降低病害发生率、减轻产量损失的作用。因此,利用抗病品种是控制茎腐病发生为害的理想方法。近年来,国家玉米抗鉴团队针对国家玉米品种审定试验,东北、黄淮海、东南和西南利用埋根接种禾谷镰孢,西北接种肿囊腐霉的2年4地试验,从中鉴定出一批高抗镰孢茎腐病和腐霉茎腐病品种,通过一票否决淘汰了在生产上具有风险的高感茎腐病品种,这为国家粮食战略安全和玉米产业的可持续发展提供了技术支撑和保障。

优异的抗性种质是进行抗病品种选育的前提和基础。在腐霉病种质资源鉴定筛选方面,王富荣等^[63]结合运用田间自然发病和根际埋菌的人工接种方法,从1550份玉米材料中,筛选出76份对腐霉茎腐病具有稳定抗性的优良自交系和杂交种,如B37Ht、Ek823、KH45、MK061、MV306、SL2169、唐抗1号、烟单16号等。孙淑琴等^[64]采用玉米播种时埋菌接种和成株期伤茎根埋接种相结合的方法,筛选出高抗腐霉茎腐病的品种唐4078和正大22。宋燕春等^[65]对287份重要的玉米自交系进行了抗腐霉茎腐病鉴定,筛选出高抗种质43份,如XZ19、龙抗1、辐842、丹340、钦8-22-1、旅45、龙抗15、Tzi28、Timpunia-1、K36和H114等。近年来,段灿星等^[4,66]运用根际埋菌的方法,人工接种鉴定了国家种质库中的2000余份玉米资源,筛选出高抗腐霉茎腐病的种质400余份;杨洋等^[67]在1213份玉米种质中,鉴定出高抗肿囊腐霉茎腐病的材料207份,占鉴定总数的17.1%。上述数据表明我国玉米种质资源中存在较为丰富的抗性资源,但绝大部分的抗性材料均未得到有效利用。

有关镰孢菌茎腐病的抗性资源的鉴定与筛选,Ledenčan等^[68]和Santiago等^[69]针对镰孢茎腐病进行鉴定,获得了一批抗禾谷镰孢茎腐病的材料,筛选出自交系Os 24-48、Os 438-95、73405和73353等。Afolabi等^[70]在不同环境下对来自国际热带农业研究所的50份自交系通过人工接种和自然发病条件进行多年多点鉴定,最终获得4份高抗镰孢茎腐病的材料。岳辉等^[71]在2016-2017年对辽宁

主栽玉米杂交种的50份亲本自交系通过田间人工接种镰孢菌混合菌种的方法进行了鉴定,从中筛选出高抗茎腐病玉米自交系9份,分别为齐319、沈3336、沈137、DH25、P138、S80、丹3130、X178和丹717,其中丹717是瑞德血缘,其余8份为PN78599血缘。上述抗性资源的获得,将为抗茎腐病基因的发掘和抗病育种提供基础材料。

4 玉米对茎腐病的抗性遗传

了解抗性种质对病害的抗性遗传规律,发掘、定位并克隆其中的抗性基因,对于制定合理的抗病育种计划、尽快将抗性基因导入目标材料、加快培育新的抗病品种具有重要的意义。

关于玉米茎腐病的抗性遗传,不同的亲本遗传材料针对不同的致病菌具有不同的抗性遗传特性。曹如槐等^[72]选用不同的自交系进行了玉米对肿囊腐霉茎腐病的抗性遗传研究,表明玉米对腐霉菌茎腐病的抗性遗传方式因自交系而异,其中7321对茎腐病的抗性表现为质量抗性,由1对显性基因控制,而自交系478、丹340和5003则表现为数量性状遗传,其抗性主要是受加性基因控制。杨典洱等^[73]报道玉米自交系1145对腐霉菌茎腐病的抗性也是由1对显性基因控制,其后,Yang等^[74]的研究也证实了这一结果。宋凤景^[75]利用抗、感腐霉茎腐病的材料构建的F₂分离群体和F_{2:3}家系接种茎腐病菌发现,齐319和X178对腐霉茎腐病菌P85-67的抗性均由显性基因控制。陈永欣^[76]通过正反交试验明确了玉米对腐霉菌茎腐病抗性基因属于核基因控制的数量抗性遗传,加性效应大于显性效应。玉米对禾谷镰孢茎腐病的抗性遗传也存在质量性状和数量性状方式^[73,77-79]。丰光等^[80]以玉米自交系M9916×D472组成的六世代群体为材料,利用六世代数量性状主基因+多基因混合遗传模型多世代联合分析方法,研究发现玉米抗茎腐病性状由1对加-显主基因+加-显-上位性多基因控制。明确上述相关材料对茎腐病的抗性遗传规律,对于开展抗病基因的发掘与定位研究具有重要的促进作用。

5 玉米对茎腐病的 QTL 鉴定

目前,有关玉米抗茎腐病基因定位的研究,国内外仅有少数报道。Pè等^[77]利用自交系B89和33-16的F_{2:3}家系,通过95个RFLP和10个RAPD标记构建的遗传连锁图,定位了5个抗禾谷镰孢茎腐病的QTL,分别位于1、3、4、5、10号染

染色体上。王萍^[81]利用感病自交系 Y331 为母本,抗病自交系 1145 为父本构建的 F₂ 分离群体,将腐霉茎腐病的抗性基因 *Rpi1* 定位在第 4 染色体上,与 RAPD 标记 OPZ19₁₅₀₀ 连锁。应用 RAPD 校正的 DNA 对玉米肿囊腐霉抗性基因的分子标记进行筛选,获得一个与抗性基因呈反向连锁的分子标记 OPB17800,其遗传距离为 8.1 cM^[82]。Yang 等^[74]利用该组合的 F₁、F₂ 和 BC₁F₁ 群体将 *Rpi1* 进一步定位在第 4 染色体上的 SSR 标记 bnlg1937 和 agr286 之间,与 2 个标记之间的遗传距离分别为 1.6 cM 和 4.1 cM。利用 Y331 × 1145 的 F₂ 和 BC₁F₁ 群体与 S3 × Mo17 的 RIL F₇ 群体, Yang 等^[83]将抗镰孢茎腐病的显性基因 *Rfg1* 定位于玉米第 6 染色体上的 SSR 标记 mmc0241 和 RFLP 标记 bnl3.03 之间,与二者的遗传距离分别为 3.0 cM 和 2.0 cM。Yang 等^[79]以自交系 Y331 为母本、1145 为父本获得的 BC₆F₁ 群体,将抗禾谷镰孢茎腐病的主效 QTL 位点 *qRfg1* 精细定位于物理距离为 500 kb 的 2 个标记 SSR334 和 SSR58 之间。在此基础上,利用

BC₈F₁ 群体,将抗禾谷镰孢茎腐病的微效 QTL 位点 *qRfg2* 定位于物理距离为 300 kb 的标记 SSRZ319 和 CAPSZ459 之间^[84]。Ma 等^[85]利用感镰孢茎腐病自交系昌 7-2 与抗病材料 H127 构建的 RIL 群体,将抗镰孢茎腐病的隐性基因 *qRfg3* 精细定位于玉米第 3 染色体上 350 kb 区间,可使病害严重程度指数降低约 26.6%。Song 等^[86]利用感腐霉茎腐病自交系掖 107 与抗病材料齐 319 构建的 F₂ 群体和 F_{2:3} 家系,将抗腐霉茎腐病菌 P85-67 的显性基因 *RpiQI319-1* 精细定位于玉米第 1 染色体上的标记 SSRZ33 和 SSRZ47 之间,遗传距离分别是 0.2 cM 和 0.5 cM,物理距离约为 500 kb。Duan 等^[87]将抗腐霉茎腐病基因 *RpiX178-1* 精细定位于玉米第 1 染色体上的分子标记 SSRZ8 和 IDP2347 之间,物理距离约为 700 kb。上述基因的发掘与定位,为进一步开展分子标记辅助选择研究和基因图位克隆奠定基础。Jung 等^[88]利用 DE811ASR × DE811 和 DE811ASR × LH132 的两个分离群体,在 4 号染色体上定位到一个主效抗炭疽菌茎腐病 QTL (表 2)。

表 2 玉米茎腐病抗性位点统计

Table 2 The identified loci conferring resistance to maize stalk rot

编号 Number	致病菌 Pathogen	试验材料 Material	试验结果 Result
1	<i>F.graminearum</i> Schwabe	B89 × 33-16, F _{2:3} 家系	chr.1、chr.3、chr.4、chr.5、chr.10
2	<i>P.inflatum</i> Matth	1145 × Y331, F ₂	chr.4
3	<i>F.graminearum</i> Schwabe	1145 × Y331, F ₁ 、BC 群体、DH 群体和自交群体	chr.1、chr.10
4	<i>P.inflatum</i> Matth	1145 × Y331, F ₁ 、F ₂ 和 BC ₁ F ₁ 群体	chr.4
5	<i>F.graminearum</i> Schwabe	Y331 × 1145, F ₂ 和 BC ₁ F ₁ 群体, S3 × Mo17, RIL F ₇ 群体	chr.6
6	<i>P.inflatum</i> Matth	齐 319 × 掖 107, F ₂ 群体和 F _{2:3} 家系	chr.1
7	<i>P.inflatum</i> Matth	X178 × 掖 107, F ₂ 和 F _{2:3} 群体	chr.1
8	<i>F.graminearum</i> Schwabe	H127R × 昌 7-2, RIL 群体	chr.3
9	<i>C.graminicola</i> (Ces.) Wilson	DE811ASR × DE811, DE811ASR × LH132, F ₁ 、F ₂ 、F ₃ 、BCP1、BCP2	chr.4

6 玉米抗茎腐病基因的克隆和功能

抗性基因的克隆和功能分析是充分利用该基因的重要途径,将大大加速其在育种上的应用。目前,有关玉米抗病基因克隆的报道尚不多见。玉米上第一个被克隆的抗病基因是玉米抗圆斑病基因 *hm1*,该基因是利用转座子示踪方法从抗病基因位点 *hm1* 上克隆到的,编码产物为病原物毒素的解毒酶^[89]。同样, Collins 等^[90]将玉米抗锈病基因 Rpl-D 利用转座子标签技术克隆得到,与 Pi37 基因同属一个基因家族,位于第 10 条染色体的短臂上,

编码一个含有 1292 个氨基酸的蛋白, LRR 区域包括 24 个重复。Zhu 等^[91]克隆了玉米弯孢叶斑病抗性相关的基因 ZmDIP。随着玉米自交系 B73 基因组序列的公布及 Mo17 和昌 7-2 等骨干自交系基因组的重测序,将极大地促进玉米中控制各种重要性状基因的克隆。张东峰等^[92]鉴于重组个体后代的连续精细定位方法对 QTL-qRfg 2 进行了精细定位和克隆,克隆到具有与抗病相关的基因 ZmZho,通过苗期近等基因系接种禾谷镰孢检测候选基因在不同时间点的表达变化,发现该基因在接种病原菌后受到诱导,并且在接菌后 9h 抗、感等位基因间表

达差异最显著。王超^[93]通过转基因手段将抗病自交系 1145 来源的基因导入到感病的 Hill 受体中,对 4 个独立转基因事件的 T₂、T₄ 及 T₆ 进行田间抗性鉴定,结果显示转基因阳性植株比非转基因对照抗病率提高 8.2%~37.5%。对 2 个独立的 RNAi 干扰转基因事件的 T₂BC₂ 进行田间抗性鉴定,结果表明阳性转基因植株比非转基因对照抗病率降低 17.35%~18.51%。转基因功能互补和 RNAi 干扰试验证实了 ZmCCT 是 QTL-qRfg1 抗病基因,调控玉米禾谷镰孢菌茎腐病的抗性。

7 玉米对茎腐病的抗性机制

关于玉米抗茎腐病机制方面,表现在以下两个方面:一是抗侵入能力;二是抗扩展能力。抗性品种往往叶面积较大,植株干物质积累多,低茎节密度偏高,主根和茎基皮层细胞壁及中柱维管束的细胞壁厚、大导管数量多、筛管细胞粗短,茎秆较硬,根系拔力较大,髓组织密度较大。研究表明,玉米茎秆中葡萄糖和果糖等可溶性糖对纤维素酶和 β -葡萄糖苷酶的活性具有较强的抑制作用,抗性品种接种后通过提高茎秆组织内含糖量、防御酶系酶活性,诱导新的同工酶、木质素和酚类物质的合成来提高玉米对茎腐病的抗性^[94-99],这与 DeTurk 等^[100]通过比较不同杂交种发现,感病杂交种茎中总含糖量要比抗病杂交种低结果相一致。纪明山等^[101]接种腐霉菌后,抗病品种木质素、可溶性糖、游离脯氨酸含量均高于感病品种。龙书生等^[102]研究结果表明,原生木质素与植株的抗性无关,而诱导木质素与植株的抗性密切相关。钾素能通过稳定玉米组织的细胞结构,防止细胞间隙的扩大,加固细胞壁,以降低病原菌侵入的机率;通过形成位于胞间及胞内的闭塞物来限制病原物在寄主细胞的进一步发展^[103]。陈捷等^[104]研究禾谷镰孢菌和腐霉菌产生的毒素和细胞壁降解酶对寄主细胞在电解质外渗方面的作用机理基本一致,但毒素对寄主细胞线粒体结构的影响较为显著。Dodd^[105]提出了光合作用胁迫与转移平衡的概念,强调当光合作用微弱,碳水化合物不足致使根系不能健康生长时,就会引起玉米根茎细胞组织衰老,从而极易感染茎腐病。Ye 等^[98]利用近等基因系从细胞学和转录组学水平揭示了玉米对禾谷镰孢茎腐病抗性的分子机制,发现病菌生物量与病害严重程度有关,引起严重的病害症状;病菌在根内定殖,破坏根系的亚细胞细胞器;同时发现木质素和酚酸在玉米抗茎腐病中起主要作用;转录组测序

也揭示了 QTL-qrfg1 编码转录调节剂所赋予的全面的转录重编程和多种防御信号通路的调控,特别是在 R-NIL 转录组中富集了苯丙氨酸和生物碱的生物合成途径。Ye 等^[106]研究发现生长素调节蛋白 ZmAuxRP1 对病原菌的侵染反应迅速,抑制了根系生长,但增强了对赤霉茎腐病和镰孢穗腐病的抗性。该蛋白被证明可以促进吲哚乙酸的生物合成,同时抑制苯并恶噁类防御化合物的形成。IAA 与苯并恶噁类化合物协同作用,能够及时有效地调节植物生长防御平衡,提高植株抗性。

8 玉米对茎腐病的抗病育种

选育抗病品种是预防茎腐病发生最经济、有效的措施。王振华^[31]依据玉米对茎腐病的抗性机制,提出对于对某些病原菌的抗性表现为质量性状的,可将某一自交系和优良抗源进行杂交,然后再与这个自交系回交可改进其抗性,也可采用交替自交和回交的方法,应将其放在综合表现中测定,防止抗病与产量呈负相关。苏俊等^[107]研究发现杂交种 F₁ 对茎腐病的抗病指数一般表现出优于其双亲平均抗病值,杂交种 F₁ 对其抗感性多趋向于母本的抗感性。丰光等^[80]研究发现,利用回交手段对少数主基因控制的数量性状进行改良,选择高抗茎腐病材料作为抗病基因供体的非轮回亲本,以 D472 作为轮回亲本进行回交转育,在一定数量群体内,通过 3~4 次回交,选育出目标抗性材料的概率很大。黎东亮等^[108]对黄淮海地区 5 个主推玉米杂交种浚单 0898、浚单 20、郑单 958、鲁单 9814 和先玉 335 的茎腐病抗性分析发现,前 4 个品种的父本塘四平头类群及先玉 335 的父本 4CV 均不抗茎腐病,因此,其抗病机理与亲本的遗传基础有关,浚单 0898 的母本浚 5872 对茎腐病表现高抗,田间接种试验表明,浚单 0898 表现高抗茎腐病,这与苏俊等^[107]关于杂交种 F₁ 对茎腐病的抗感类型多趋向于母本的抗感类型的结论相一致。

9 展望

综上所述,尽管我国在玉米茎腐病研究方面取得了重要的进展,今后仍需关注 3 个问题:第一,玉米茎腐病抗病机制比较复杂,其抗病性不仅与自身的一些物理性质相关,还与玉米植株体内一些代谢调控途径和通路有关,需要进一步从分子机制去进行研究和验证。第二,应搜集、挖掘和鉴定玉米种质资源,拓展抗性种质,加大其利用途径,为抗病育种

提供新的抗源。同时,避免现有抗性种质资源比较丰富,而育种相对不足的状况。第三,将挖掘到的抗病基因,特别是多抗基因通过转基因技术转入到感病自交系或品种中进行基因改造,为选育抗病品种奠定材料基础。

参考文献

- [1] 王晓鸣,石洁,晋齐鸣,李晓,孙世贤.玉米病虫害田间手册.北京:中国农业科学技术出版社,2010
Wang X M, Shi J, Jin Q M, Li X, Sun S X. Field handbook of corn disease and insects. Beijing: Chinese Agricultural Science Technology Press, 2010
- [2] 王晓鸣,吴全安,刘晓娟,马国忠.寄生玉米的6种腐霉及其致病性研究.植物病理学报,1994,24(4):343-346
Wang X M, Wu Q A, Liu X J, Ma G Z. Identification and pathogenicity of *pythium* spp. Isolated from maize. Acta Phytopathologica Sinica, 1994, 24(4): 343-346
- [3] 陈捷.我国玉米穗、茎腐病病害研究现状与展望.沈阳农业大学学报,2000,31(5):393-401
Chen J. Status and perspective on research of ear rot and stalk rot in maize. Journal of Shenyang Agricultural University, 2000, 31(5): 393-401
- [4] 段灿星,王晓鸣,武小菲,杨知还,宋凤景,赵立萍,孙素丽,朱振东.玉米种质和新品种对腐霉茎腐病和镰孢穗腐病的抗性分析.植物遗传资源学报,2015,16(5):948-955
Duan C X, Wang X M, Wu X F, Yang Z H, Song F J, Zhao L P, Sun S L, Zhu Z D. Analysis of maize accessions resistance to *pythium* stalk rot and *Fusarium* ear rot. Journal of Plant Genetic Resources, 2015, 16(5): 948-955
- [5] Khokhar M K, Hooda K S, Sharma S S, Singh V. Post flowering stalk rot complex of maize-present status and future prospects. Maydica, 2014, 59: 226-242
- [6] Koehler B. Corn stalk rots in Illinois. Bulletin of the Agricultural Experiment Station, Nebraska, 1960(3): 658
- [7] Younis S E A, Dahab M K A, Mallah G S. Genetics studies of the resistance to *Fusarium* stalk rot in maize. Indian Journal of Genetics and Plant Breeding, 1969, 29(3): 418-425
- [8] Lal S, Singh I S. Breeding for resistance to downy mildews and stalk rots in maize. Theoretical and Applied Genetics, 1984, 69(2): 111-119
- [9] Chambers K R. Effect of time of inoculation on *Diplodia* stalk and ear rot of maize in South Africa. Plant Disease, 1988, 72(6): 529-531
- [10] Cook R J. The incidence of stalk rot (*Fusarium* spp.) on maize hybrids and its effect on yield of maize in Britain. Annals of Applied Biology, 1978, 88(1): 23-30
- [11] Ledecan T, Sumic D, Brkic I, Jambrovic A, Zdunic Z. Resistance of maize inbreds and their hybrids to *Fusarium* stalk rot. Czech Journal of Genetics and Plant Breeding, 2003, 39(1): 15-20
- [12] Francis R, Burgess L. Surveys of *Fusaria* and other fungi associated with stalk rot of maize in Eastern Australia. Australian Journal of Agricultural Research, 1975, 26(5): 801-807
- [13] 崔小伟.河南省玉米茎腐病研究.杨凌:西北农林科技大学,2013
Cui X W. Study on corn stalk in Henan Province. Yangling: Northwest Agriculture and Forestry University, 2013
- [14] 马秉元,李亚玲,段双科.陕西省关中地区玉米青枯病病原菌及其致病性的研究.植物病理学报,1985,15(3):150-152
Ma B Y, Li Y L, Duan S K. Study on pathogen of corn stalk rot and its pathogenicity in middle Shaanxi. Acta Phytopathologica Sinica, 1985, 15(3): 150-152
- [15] 吴全安,梁克恭,朱小阳,王晓鸣,金加同,王桂跃.北京和浙江地区玉米青枯病病原菌的分离与鉴定.中国农业科学,1989,22(5):71-75
Wu Q A, Liang K G, Zhu X Y, Wang X M, Jin J T, Wang G Y. Isolation and identification of the pathogen of corn stalk rot in Beijing and Zhejiang. Scientia Agricultura Sinica, 1989, 22(5): 71-75
- [16] 朱华,梁继农,王彰明,陈厚德,奚京平,仇宝华,王全领.江苏省玉米茎腐病菌种类鉴定.植物保护学报,1997,24(1):49-54
Zhu H, Liang J N, Wang Z M, Chen H D, Xi J P, Chou B H, Wang Q L. Identification of pathogens causing maize stalk rot in Jiangsu Province. Acta Phytophylacica Sinica, 1997, 24(1): 49-54
- [17] 张培坤,吴全安,李石初.玉米青枯病发生调查与病原鉴定初报.广西植保,1996(3):14
Zhang P K, Wu Q A, Li S C. Investigation and preliminary study on identification of pathogens of maize stalk rot. Guangxi Plant Protection, 1996(3): 14
- [18] 晋齐鸣,潘顺法,姜晶春,卢宗志.玉米茎基腐病病原菌致病性及侵染规律的研究.玉米科学,1995,3(2):74-78
Jin Q M, Pan S F, Jiang J C, Lu Z Z. Study on regularity of infection and pathogenicities of pathogenic fungi of corn stalk rot. Journal of Maize Sciences, 1995, 3(2): 74-78
- [19] 宋佐衡,陈捷,刘伟成,王崇仁,陶福琛,许宝民,张立志.辽宁省玉米茎腐病病原菌组成及优势种研究.玉米科学,1995(S1):40-42
Song Z H, Chen J, Liu W C, Wang C R, Tao F C, Xu B M, Zhang L Z. On pathogen components and dominants of corn stalk rot in Liaoning Province. Journal of Maize Sciences, 1995(S1): 40-42
- [20] 石洁.玉米镰刀菌型茎腐、穗腐、苗期根腐病的相互关系及防治.保定:河北农业大学,2002
Shi J. Relationship and control of *Fusarium* stalk rot, ear rot and seedling root rot in maize. Baoding: Hebei Agricultural University, 2002
- [21] 杨岫,郝彦俊,邱荣芳,王晓鸣,吴全安.新疆玉米青枯病病原菌分离和鉴定.新疆农业大学学报,1997,20(2):29-36
Yang S, Hao Y J, Qiu R F, Wang X M, Wu Q A. Etiology of corn stalk rot in Xinjiang. Journal of Xinjiang Agricultural University, 1997, 20(2): 29-36
- [22] 白金铠,尹志,胡吉成.东北玉米茎腐病病原的研究.植物保护学报,1988,15(2):93-98
Bai J K, Yin Z, Hu J C. Studies on pathogenic fungus of stalk rot of corn in the northeastern China. Acta Phytophylacica Sinica, 1988, 15(2): 93-98
- [23] 徐作珽,张传模.山东玉米茎基腐病病原菌的初步研究.植物病理学报,1985,15(2):103-108
Xu Z T, Zhang Z M. On the causal organism of root and basal stalk root of corn in Shandong province. Acta Phytopathologica Sinica, 1985, 15(2): 103-108

- [24] 任金平, 吴新兰, 孙秀华. 吉林省玉米镰刀菌穗腐病和茎腐病原菌传染循环研究. 玉米科学, 1995, 3 (S1): 25-28
Ren J P, Wu X L, Sun X H. A study on infection cycle of pathogen of corn ear rot and stalk rot in Jinn Province. Journal of Maize Sciences, 1995, 3 (S1): 25-28
- [25] 孙秀华, 张春山, 孙亚杰. 吉林省玉米茎腐病危害损失及优势病原菌种类研究. 吉林农业科学, 1992 (2): 43-46
Sun X H, Zhang C S, Sun Y J. Studies on damage, yield loss and dominant pathogens of corn stalk rot in Jilin. Jilin Agricultural Sciences, 1992 (2): 43-46
- [26] 王波, 汪光前, 张倩倩, 薛韦婷. 玉米新组合对茎腐病抗性及其产量损失研究. 安徽科技学院学报, 2013, 27 (3): 15-19
Wang B, Wang G L, Zhang Q Q, Xue W T. Study on the yield loss and resistance of corn stalk rot in different combinations. Journal of Anhui Science and Technology University, 2013, 27 (3): 15-19
- [27] 郭成, 徐生军, 金社林. 2015 年甘肃玉米病虫害发生情况调查报告. 甘肃农业科技, 2016 (4): 1-3
Guo C, Xu S J, Jin S L. Report on the occurrence of maize diseases and pests in Gansu in 2015. Gansu Agricultural Science and Technology, 2016 (4): 1-3
- [28] 郭成, 周天旺, 王春明. 2017 年甘肃 9 市 (州) 玉米主要病虫害调查. 甘肃农业科技, 2018 (2): 18-20
Guo C, Zhou T W, Wang C M. Investigation of corn diseases and pests in nine cities of Gansu in 2017. Gansu Agricultural Science and Technology, 2018 (2): 18-20
- [29] 梅丽艳. 玉米青枯病病原菌研究现状. 黑龙江农业科学, 2003 (5): 35-37
Mei L Y. Current situation in research of pathogenic fungi of corn stalk rot. Heilongjiang Agricultural Science, 2003 (5): 35-37
- [30] Jackson-Ziems T A, Rees J M, Harveson R M. Common stalk rot diseases of corn. (2009-09-23) [2018-12-20]. <http://extensionpubs.unl.edu/publication/9000016366986/common-stalk-rot-diseases-of-corn/>
- [31] 王振华. 玉米茎腐病与品种抗性的研究进展. 种子, 1997 (4): 41-44
Wang Z H. Advances in studies on stalk rot and resistance of maize varieties. Seed, 1997 (4): 41-44
- [32] 袁虹霞, 闵营辉, 张丹丹, 邢小萍, 李洪连, 雷彩艳. 河南省玉米茎腐病病原菌分离与致病性测定. 玉米科学, 2011, 19 (6): 122-124, 128
Yuan H X, Min Y H, Zhang D D, Xing X P, Li H L, Lei C Y. Isolation and pathogenicity determination of pathogen for corn stalk rot in Henan Province. Journal of Maize Sciences, 2011, 19 (6): 122-124, 128
- [33] 孙静, 谢淑娜, 刘佳中, 刘京宝, 郝俊杰, 邓士政. 河南省玉米茎基部镰刀菌的形态和分子鉴定. 植物病理学报, 2014, 44 (1): 8-16
Sun J, Xie S N, Liu J Z, Liu J B, Hao J J, Deng S Z. Morphological and molecular identification of *Fusarium* isolated from basal stalks of maize in Henan Province. Acta Phytopathologica Sinica, 2014, 44 (1): 8-16
- [34] 范志业, 崔小伟, 施艳, 陈琦, 刘迪, 侯艳红, 李世民, 闫海霞, 袁刘正, 孙虎. 河南省玉米茎基部腐病主要病原菌鉴定及主栽玉米品种的抗性分析. 河南农业科学, 2014, 43 (12): 87-90
Fan Z Y, Cui X W, Shi Y, Chen Q, Liu D, Hou Y H, Li S M, Yan H X, Yuan L Z, Sun H. Identification of pathogens causing corn stalk rot and resistance test of main cultivars in Henan province. Journal of Henan Agricultural Sciences, 2014, 43 (12): 87-90
- [35] 张明智, 王守正, 王振跃, 周挺. 河南省玉米青枯病原菌初步研究. 河南农业大学学报, 1988, 22 (2): 135-148
Zhang M Z, Wang S Z, Wang Z Y, Zhou T. A preliminary study on bacterial wilt pathogen of maize in Henan province. Journal of Henan Agricultural University, 1988, 22 (2): 135-148
- [36] 刘可杰, 徐秀德, 董怀玉. 辽宁省玉米茎基腐致病菌种群及其与早衰的关系研究. 辽宁农业科学, 2014 (2): 32-34
Liu K J, Xu X D, Dong H Y. Study on the pathogens population of maize stalk rot and its relationship with premature senility in Liaoning Province. Liaoning Agricultural Sciences, 2014 (2): 32-34
- [37] 贺娟, 何鹏飞, 赵正龙, 吴毅歆, 康志钰, 何月秋. 云南省玉米茎基腐病原菌镰孢菌的种群结构研究. 玉米科学, 2017, 25 (4): 135-143
He J, He P F, Zhao Z L, Wu Y X, Kang Z Y, He Y Q. Population structure of *Fusarium* pathogen of corn stalk rot in Yunnan Province. Journal of Maize Sciences, 2017, 25 (4): 135-143
- [38] 许大凤, 张海珊, 李廷春, 杨华应, 周本国, 周应兵. 安徽凤阳玉米茎基腐病主要病原菌鉴定及玉米新种质 (自交系) 的抗性分析. 安徽农业大学学报, 2018, 45 (2): 327-332
Xu D F, Zhang H S, Li T C, Yang H Y, Zhou B G, Zhou Y B. Identification of pathogens causing corn stalk rot and the resistance in corn new germplasms (selfing line) in Fengyang, Anhui Province. Journal of Anhui Agricultural University, 2018, 45 (2): 327-332
- [39] 山东省农科院植保所. 玉米青枯病原菌的鉴定. 山东农业科学, 1974 (2): 19-25
Institute of Plant Protection, Shandong Academy of Agricultural Sciences. Identification of pathogens of stalk rot in maize. Shandong Agricultural Science, 1974 (2): 19-25
- [40] 郭满库, 王晓鸣, 何苏琴, 刘永刚, 金社林, 曹世勤, 魏宏玉. 2009 年甘肃省玉米穗腐病、茎基腐病的发生危害. 植物保护, 2011, 37 (4): 134-137
Guo M K, Wang X M, He S Q, Liu Y G, Jin S L, Cao S Q, Wei H Y. Occurrence of maize kernel rot and corn stalk rot in Gansu in 2009. Plant Protection, 2011, 37 (4): 134-137
- [41] 韩庆新, 梅丽艳, 李莫然. 黑龙江玉米茎腐病严重. 植物保护, 1989 (5): 60
Han Q X, Mei L Y, Li M R. Maize stalk rot is serious in Heilongjiang Province. Plant Protection, 1989 (5): 60
- [42] Ivashchenko V. Maize colonization by stalk-rot pathogens in south Ukraine. Mycology and Phytopathology, 1989, 23: 572-576
- [43] 张超冲, 李锦茂. 广西玉米青枯病调查研究初报. 广西农业科学, 1983 (2): 36-39
Zhang C C, Li J M. Preliminary report on investigation and study of maize stalk rot in Guangxi. Guangxi Agricultural Science, 1983 (2): 36-39
- [44] 吴之涛, 杨克泽, 马金慧, 张英英, 任宝仓. 玉米茎基腐病研究进展. 安徽农业科学, 2018, 46 (22): 5-7
Wu Z T, Yang K Z, Ma J H, Zhang Y Y, Ren B C. Research progress on stalk rot of maize. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2018, 46 (22): 5-7

- [45] 温瑞, 黄梧芳, 康绍兰, 董金皋, 王景合. 玉米茎腐病研究进展. 河北农业大学学报, 2000, 23(1): 53-56
Wen R, Huang W F, Kang S L, Dong J G, Wang J H. Advances in research on corn stalk rot. Journal of Agricultural University, 2000, 23(1): 53-56
- [46] Christensen J J, Wilcoxson R. Stalk rot of corn. St Paul Minnesota, USA: American Phytopathological Society, 1966: 91-95
- [47] 高卫东. 玉米茎腐病研究初报. 山西农业大学学报, 1983, 3(2): 88-91
Gao W D. A preliminary study of corn stalk rot. Journal of Shanxi Agricultural University, 1983, 3(2): 88-91
- [48] 崔凌霄, 杨成德, 田有辉, 张收霞, 张莉, 薛莉, 任宝仓. 甘肃省玉米镰孢茎腐病原鉴定及其生物学特性. 草业科学, 2018, 35(10): 2373-2380
Cui L X, Yang C D, Tian Y H, Zhang S X, Zhang L, Xue L, Ren B C. Identification of *Fusarium fujikuroi*, and its biological characteristics in maize stalk rot disease. Pratacultural Science, 2018, 35(10): 2373-2380
- [49] 龙书生, 李亚玲, 李多川, 王兴林, 马秉元. 陕西省玉米茎节腐烂病原菌及其致病性研究. 山东农业大学学报: 自然科学版, 1998, 29(1): 105-108
Long S S, Li Y L, Li D C, Wang X L, Ma B Y. Studies on pathogenes and pathogenicity of corn stalk node rot in Shanxi. Journal of Shandong Agricultural University: Natural Sciences, 1998, 29(1): 105-108
- [50] 赵廷昌, 冯凌云. 玉米茎腐病研究进展概述. 辽宁农业科学, 1992(3): 12-15
Zhao T C, Feng L Y. An overview of research of corn stalk rot. Journal of Liaoning Agricultural Sciences, 1992(3): 12-15
- [51] Wheeler H, Politis D J, Poneleit C G. Pathogenicity, host range, and distribution of *Colletotrichum graminicola* on corn. Phytopathology, 1974, 64: 293-296
- [52] Lipps P E. Survival of *Colletotrichum graminicola* in infested corn residues in Ohio. Plant Disease, 1983, 67(1): 102-104
- [53] Toman J, White D G. Inheritance of resistance to antracnose stalk rot of corn. Phytopathology, 1993, 83(9): 981-986
- [54] Cota L V, Costa R V, Silva D D, Casela C R, Parreira D F. Quantification of yield losses due to antracnose stalk rot on corn in Brazilian conditions. Journal of Phytopathology, 2012, 160: 680-684
- [55] Costa R V, Cota L V, Silva D D, Parreira D F, Casela C R, Landau E C, Figueiredo J E F. Races of *Colletotrichum graminicola* pathogenic to maize in Brazil. Crop Protection, 2014, 56: 44-49
- [56] Shurtleff M C. Compendium of corn diseases. 3rd. St Paul Minnesota, USA: American Phytopathological Society, 1980: 11-13
- [57] 夏锦洪, 方中达. 玉米细菌性茎腐病原菌的研究. 植物保护学报, 1962, 1(1): 1-14
Xia J H, Fang Z D. Studies on pathogens of bacterial stalk rot in maize. Chinese Journal of Plant Protection, 1962, 1(1): 1-14
- [58] 牛艺诺, 林宝英, 刘全凤, 刘永震, 吴金山, 戎伟, 梅双双. 海南南繁基地玉米茎腐病原菌的分离及鉴定. 华中师范大学学报: 自然科学版, 2017, 51(3): 345-348
Niu Y N, Lin B Y, Liu Q F, Liu Y Z, Wu J S, Rong W, Mei S S. The isolation and identification of maize stalk rot pathogen in Hainan Southern Fan Base. Journal of Central China Normal University: Natural Sciences, 2017, 51(3): 345-348
- [59] Lal S, Singh I S. Breeding for resistance to downy mildews and stalk rots in maize. Theoretical and Applied Genetics, 1984, 69: 111-119
- [60] 杨丽萍, 杨根华, 李枝林, 谢华, 马荣才. 玉米细菌性茎腐病组织中一株新的铜绿假单胞杆菌的分离鉴定. 中国农业科技导报, 2014, 16(1): 65-70
Yang L P, Yang G H, Li Z L, Xie H, Ma R C. Isolation and characterization of a new *Pseudomonas aeruginosa* strain from bacterial stalk rotted maize. Journal of Agricultural Science and Technology, 2014, 16(1): 65-70
- [61] 王满强, 陈光华, 郑小惠, 林伟锋, 张顺京, 张明珍. 玉米细菌性茎基腐病发生与防治. 陕西农业科学, 2016, 62(11): 7-9
Wang M Q, Chen G H, Zheng X H, Lin W F, Zhang S J, Zhang M Z. Occurrence and control of bacterial stalk rot in maize. Shaanxi Journal of Agricultural Sciences, 2016, 62(11): 7-9
- [62] 曹慧英, 王晓鸣, 肖明纲. 玉米细菌干茎腐病的病原鉴定. 中国植物病理学会 2008 年学术年会论文集, 2008: 321-323
Cao H Y, Wang X M, Xiao M G. Identification of pathogen of bacterial dry stalk rot in maize. Proceedings of the 2008 Annual Meeting of the Chinese Society for Plant Pathology, 2008: 321-323
- [63] 王富荣, 石秀清. 玉米品种抗茎腐病鉴定. 植物保护学报, 2000, 27(1): 59-62
Wang F R, Shi X Q. Identification for resistance of maize cultivars to stalk rot. Acta Phytophylacica Sinica, 2000, 27(1): 59-62
- [64] 孙淑琴, 杨秀荣, 田涛. 玉米茎腐病抗性鉴定接种方法研究. 天津农业科学, 2012, 18(4): 160-162
Sun S Q, Yang X R, Tian T. Study on inoculation method of corn stalk rot resistance identification. Tianjin Agricultural Sciences, 2012, 18(4): 160-162
- [65] 宋燕春, 裴二芹, 石云素, 王天宇, 黎裕. 玉米重要自交系的肿瘤腐茎腐病抗性鉴定与评价. 植物遗传资源学报, 2012, 13(5): 798-802
Song Y C, Pei E Q, Shi Y S, Wang T Y, Li Y. Identification and evaluation of resistance to stalk rot (*Pythium inflatum* Matthews) in important inbred lines of maize. Journal of Plant Genetic Resources, 2012, 13(5): 798-802
- [66] 段灿星, 朱振东, 武小菲, 杨知还, 王晓鸣. 玉米种质资源对六种重要病虫害的抗性鉴定与评价. 植物遗传资源学报, 2012, 13(2): 169-174
Duan C X, Zhu Z D, Wu X F, Yang Z H, Wang X M. Screening and evaluation of maize germplasm for resistance to five diseases and Asian corn borer. Journal of Plant Genetic Resources, 2012, 13(2): 169-174
- [67] 杨洋, 陈国康, 郭成, 张炜, 孙素丽, 王晓鸣, 朱振东, 段灿星. 玉米种质资源抗腐霉茎腐病鉴定. 作物学报, 2018, 44(8): 1256-1260
Yang Y, Chen G K, Guo C, Zhang W, Sun S L, Wang X M, Zhu Z D, Duan C X. Identification of maize germplasm for resistance to *Pythium* stalk rot. Acta Agronomica Sinica, 2018, 44(8): 1256-1260
- [68] Ledenčan T, Šimić D, Brkić I, Jambrović A, Zdunić Z. Resistance of maize inbreds and their hybrids to *Fusarium*

- stalk rot. Czech Journal of Genetics and Plant Breeding, 2003, 39(1): 15-20
- [69] Santiago R, Reid L M, Zhu X, Butro'n A, Malvar R A. *Gibberella* stalk rot (*Fusarium graminearum*) resistance of maize inbreds and their F₁ hybrids and their potential for use in resistance breeding programs. Plant Breeding, 2010, 129: 454-456
- [70] Afolabi C G, Ojiambo P S, Ekpo E J A, Menkir A, Bandyopadhyay R. Novel sources of resistance to *Fusarium* stalk rot of maize in tropical Africa. Plant Disease, 2008, 92(5): 772-780
- [71] 岳辉, 陈晓旭, 王作英, 陈丽, 鲁俊田, 杨海龙, 付俊. 辽宁省抗玉米茎腐病骨干自交系的筛选与评价. 农业科技通讯, 2018(10): 142-144
- Yue H, Chen X X, Wang Z Y, Chen L, Lu J T, Yang H L, Fu J. Selection and evaluation of key inbred lines resistant to maize stalk rot in Liaoning province. Agricultural Science and Technology Newsletter, 2018(10): 142-144
- [72] 曹如槐, 王富荣, 王晓玲, 傅玉红, 陈永欣, 任建华, 王志, 马沛卿. 玉米对青枯病抗性遗传规律的研究. 遗传, 1996, 18(2): 4-6
- Cao R H, Wang F R, Wang X L, Fu Y H, Chen Y X, Ren J H, Wang Z, Ma P Q. Study on the genetic resistance of maize to *Pythium inflatum* Matthews. Hereditas, 1996, 18(2): 4-6
- [73] 杨典洱, 陈绍江, 王岳光, 张承亮, 李社荣, 王斌. 玉米抗青枯病基因的遗传分析. 植物病理学报, 2001, 31(4): 315-318
- Yang D E, Chen S J, Wang Y G, Zhang C L, Li S R, Wang B. Genetic analysis of maize stalk rot (*Pythium inflatum* Matthews) resistance gene. Acta Phytopathologica Sinica, 2001, 31(4): 315-318
- [74] Yang D E, Jin D M, Wang B, Zhang D S, Nguyen H T, Zhang C L, Chen S J. Characterization and mapping of Rp1l, a gene that confers dominant resistance to stalk rot in maize. Molecular Genetics and Genomics, 2005, 274: 229-234
- [75] 宋凤景. 玉米对腐霉茎腐病抗病性研究. 北京: 中国农业科学院, 2015
- Song F J. Resistance of maize to *Pythium* stalk rot. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2015
- [76] 陈永欣. 玉米对茎腐病的抗性遗传研究. 植物保护学报, 1996, 23(1): 93-94
- Chen Y X. Studies on the inheritance of resistance to stalk rot in maize. Acta Phytophylacica Sinica, 1996, 23(1): 93-94
- [77] Pè M E, Gianfranceschi L, Taramino G, Tarchini R, Angelini P, Dani M, Binelli G. Mapping quantitative trait loci (QTLs) for resistance to *Gibberella zea* infection in maize. MGG Molecular & General Genetics, 1993, 241: 11-16
- [78] 陈绍江, 宋同明. 玉米青枯病抗病性: 一对基因控制的简单遗传. 中国农业大学学报, 1999, 4(1): 56
- Chen S J, Song T M. Maize stalk rot resistance: a simple inheritance controlled by a pair of genes. Journal of China Agricultural University, 1999, 4(1): 56
- [79] Yang Q, Yin G, Guo Y, Zhang D, Chen S, Xu M. A major QTL for resistance to *Gibberella* stalk rot in maize. Theoretical and Applied Genetics, 2010, 121(4): 673-687
- [80] 丰光, 王孝杰, 吕春波, 那明慧, 刘永涛, 孙义. 玉米组合 M9916 × D472 抗镰孢茎腐病的六世代联合数量遗传研究. 玉米科学, 2018, 26(3): 50-55
- Feng G, Wang X J, Lv C B, Na M H, Liu Y S, Sun Y. Quantitative genetic study on stalk rot resistance of maize combination M9916 × D472. Journal of Maize Sciences, 2018, 26(3): 50-55
- [81] 王萍. 玉米肿囊霉茎基腐病抗性基因的分子标记研究及其初步定位. 北京: 中国农业科学院, 2000
- Wang P. Tagging and mapping of maize (*Zea mays* L.) stalk rot resistance gene (caused by *Pythium inflatum* Matthews) with molecular markers. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2000
- [82] 董五辈, 王国英. RAPD 校正及玉米肿囊霉抗性基因的分子标记. 农业生物技术学报, 2001, 9(2): 129-131
- Dong W B, Wang G Y. RAPD correction and identification of RAPD markers linked to resistance gene of maize against corn stalk rot caused by *Pythium inflatum*. Journal of Agricultural Biotechnology, 2001, 9(2): 129-131
- [83] Yang D E, Zhang C L, Zhang D S, Jin D M, Weng M L, Chen S J, Nguyen H, Wang B. Genetic analysis and molecular mapping of maize (*Zea mays* L.) stalk rot resistant gene Rfg1. Theoretical and Applied Genetics, 2004, 108(4): 706-711
- [84] Zhang D, Liu Y, Guo Y, Yang Q, Ye J, Chen S, Xu M. Fine-mapping of qRfg2, a QTL for resistance to *Gibberella* stalk rot in maize. Theoretical and Applied Genetics, 2012, 124(3): 585-596
- [85] Ma C Y, Ma X N, Yao L S, Liu Y J, Du F L, Yang X H, Xu M L. qRfg3, a novel quantitative resistance locus against *Gibberella* stalk rot in maize. Theoretical and Applied Genetics, 2017, 130: 1723-1734
- [86] Song F J, Xiao M G, Duan C X, Li H J, Zhu Z D, Liu B T, Sun S L, Wu X F, Wang X M. Two genes conferring resistance to *Pythium* stalk rot in maize inbred line Qi319. Molecular Genetics and Genomics, 2015, 290(4): 1543-1549
- [87] Duan C X, Song F J, Sun S L, Guo C, Zhu Z D, Wang X M. Characterization and molecular mapping of two novel genes resistance to *Pythium* stalk rot in maize. Phytopathology, 2019, 109(5): 804-809
- [88] Jung M, Weldekidan T, Schaff D, Paterson A, Tingey S, Hawk J. Generation-means analysis and quantitative trait locus mapping of anthracnose stalk rot genes in maize. Theoretical and Applied Genetics, 1994, 89(4): 413-418
- [89] Johal G S, Briggs S P. Reductase activity encoded by the HM1 disease resistance gene in maize. Science, 1992, 258(5084): 985-987
- [90] Collins N, Drake J, Ayliffe M, Sun Q, Ellis J, Hulbert S, Pryor T. Molecular characterization of the maize Rp1-D rust resistance haplotype and its mutants. Plant Cell, 1999, 11(7): 1365-1376
- [91] Zhu J, Huang X, Liu T, Gao S, Chen J. Cloning and function analysis of a drought-inducible gene associated with resistance to *Curvularia* leaf spot in maize. Molecular Biology Reports, 2012, 39(8): 7919-7926
- [92] 张东峰, 刘永杰, 郭延玲, 杨琴, 钟涛, 徐明良. 玉米抗茎腐病微效 QTL-qRfg2 的克隆和功能研究. 2012 年全国玉米遗传育种学术研讨会暨新品种展示观摩会论文及摘要集, 2012: 98
- Zhang D F, Liu Y J, Guo Y L, Yang Q, Zhong T, Xu M L. Cloning and functional study of maize low effect QTL-qRfg2 against stalk rot. 2012 National Symposium on Maize Genetics and Breeding and Exhibition of New Varieties Papers and Abstract Collection, 2012: 98
- [93] 王超. 玉米抗禾谷镰刀菌茎腐病主效 QTL 基因 ZmCCT 的

- 克隆、功能分析及表观调控研究. 北京: 中国农业大学, 2017
- Wang C. Cloning, functional analysis and study for epigenetic regulation of ZmCCT, a major QTL gene conferring resistance to *Gibberella* stalk rot in maize. Beijing: China Agricultural University, 2017
- [94] 高增贵, 陈捷, 高洪敏, 唐朝荣, 宋佐衡, 薛春生. 玉米茎腐病菌产生的细胞壁降解酶种类及其活性分析. 植物病理学报, 2000, 30(2): 148-152
- Gao Z G, Chen J, Gao H M, Tang C R, Song Z H, Xue C S. The kinds and activity of cell wall degrading enzymes produced from corn stalk rot pathogens. Acta Phytopathologica Sinica, 2000, 30(2): 148-152
- [95] 刘晓燕, 金继运, 何萍, 高伟, 李文娟. 氯化钾对玉米木质素代谢的影响及其与茎腐病抗性的关系. 中国农业科学, 2007, 40(12): 2780-2787
- Liu X Y, Jin J Y, He P, Gao W, Li W J. Effect of potassium chloride on lignin metabolism and its relation to resistance of corn to stalk rot. Scientia Agricultura Sinica, 2007, 40(12): 2780-2787
- [96] Chen X, Steed A, Travella S, Keller B, Nicholson P. *Fusarium graminearum* exploits ethylene signalling to colonize dicotyledonous and monocotyledonous plants. New Phytologist, 2009, 182: 975-983
- [97] Santiago R, Malvar R A. Role of dehydrodiferulates in maize resistance to pests and diseases. International Journal of Molecular Sciences, 2010, 11(2): 691-703
- [98] Ye J, Guo Y, Zhang D, Zhang N, Wang C, Xu M. Cytological and molecular characterization of quantitative trait locus qRfg1, which confers resistance to *Gibberella* stalk rot in maize. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2013, 26(12): 1417-1428
- [99] 冯芬芬, 孙秀华, 姜晶春, 胡吉成. 玉米种质对茎腐病的抗病性和抗病资源筛选研究. 玉米科学, 1995(S1): 55-58
- Feng F F, Sun X H, Jiang J C, Hu J C. Study on corn resistance to corn stalk rot and screening of resistance resource. Journal of Maize Sciences, 1995(S1): 55-58
- [100] DeTurk E E, Earley E B, Holbert J R. Chemistry, disease and cold injury of corn related: A year's progress in solving farm problems in Illinois. Urbana: Illinois Agricultural Experiment Station, 1939: 62-64
- [101] 纪明山, 陈捷. 玉米腐霉菌茎腐病抗性机制研究. 植物病理学报, 2001, 31(4): 374-375
- Ji M S, Chen J. Studies on the resistant mechanism of *Pythium* stalk rot in maize. Acta Phytopathologica Sinica, 2001, 31(4): 374-375
- [102] 龙书生, 李亚玲, 段双科, 张宇宏, 李强, 王炜, 李武高. 玉米苯丙烷类次生代谢物与玉米对茎腐病抗性的关系. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2004, 32(9): 93-96
- Long S S, Li Y L, Duan S K, Zhang Y H, Li Q, Wang W, Li W G. Relationship between metabolites of phenylpropanoid metabolism and resistance of corn to stalk rot. Journal of Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry: Natural Science Edition, 2004, 32(9): 93-96
- [103] 李文娟, 何萍, 金继运. 钾素对玉米茎髓和幼根超微结构的影响及其与茎腐病抗性的关系. 中国农业科学, 2010, 43(4): 729-736
- Li W J, He P, Jin J Y. Effect of potassium on ultrastructure of maize stalk pith and young root and their relation to resistance to stalk rot. Scientia Agricultura Sinica, 2010, 43(4): 729-736
- [104] 陈捷, 高洪敏, 宋佐衡. 玉米茎腐病菌毒素对寄主幼苗胚根超微结构的影响. 植物病理学报, 1997, 27(3): 242
- Chen J, Gao H M, Song Z H. Effects of stalk rot pathogen-toxins on ultrastructure of host seedling radicle cell. Acta Phytopathologica Sinica, 1997, 27(3): 242
- [105] Dodd J L A. Photosynthesis stress-translocation balance concept of corn stalk rot. Proceedings of 32nd Annual Corn and Sorghum Research Conference, 1997: 122-130
- [106] Ye J R, Zhong T, Zhang D F, Ma C Y, Wang L N, Yao L S, Zhang Q Q, Zhu M, Xu M L. The auxin-regulated protein zmAuxRPI coordinates the balance between root growth and stalk rot disease resistance in maize. Molecular Plant, 2018, DOI: 10.1016/j.molp.2018.10.005
- [107] 苏俊, 张瑞英, 张坪, 钟占贵, 李春霞, 龚世琛, 宋锡章. 玉米自交系和杂交种抗茎腐病鉴定及其抗性遗传关系的研究. 玉米科学, 1994, 2(4): 60-63
- Su J, Zhang R Y, Zhang P, Zhong Z G, Li C X, Gong S C, Song X Z. Study on stalk rot resistance identification and inheritance laws between inbred lines and hybrids of maize. Journal of Maize Sciences, 1994, 2(4): 60-63
- [108] 黎东亮, 鹿红卫, 李保峰, 马洪波, 赵树政. 豫北地区主推玉米品种抗茎基腐病分析. 安徽农业科学, 2015, 43(5): 146-147
- Li D L, Lu H W, Li B F, Ma H B, Zhao S Z. Analysis on the resistance of maize varieties to base rot disease in north Henan. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2015, 43(5): 146-147