



植物遗传资源学报

Journal of Plant Genetic Resources

ISSN 1672-1810, CN 11-4996/S

《植物遗传资源学报》网络首发论文

题目：玉米抗镰孢和腐霉茎腐病研究进展
作者：张宇航，李帅，武文琦，孙素丽，朱振东，段灿星
DOI：10.13430/j.cnki.jpgr.20240812002
收稿日期：2024-08-12
网络首发日期：2025-01-07
引用格式：张宇航，李帅，武文琦，孙素丽，朱振东，段灿星. 玉米抗镰孢和腐霉茎腐病研究进展[J/OL]. 植物遗传资源学报.
<https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20240812002>



网络首发：在编辑部工作流程中，稿件从录用到出版要经历录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿等阶段。录用定稿指内容已经确定，且通过同行评议、主编终审同意刊用的稿件。排版定稿指录用定稿按照期刊特定版式（包括网络呈现版式）排版后的稿件，可暂不确定出版年、卷、期和页码。整期汇编定稿指出版年、卷、期、页码均已确定的印刷或数字出版的整期汇编稿件。录用定稿网络首发稿件内容必须符合《出版管理条例》和《期刊出版管理规定》的有关规定；学术研究成果具有创新性、科学性和先进性，符合编辑部对刊文的录用要求，不存在学术不端行为及其他侵权行为；稿件内容应基本符合国家有关书刊编辑、出版的技术标准，正确使用和统一规范语言文字、符号、数字、外文字母、法定计量单位及地图标注等。为确保录用定稿网络首发的严肃性，录用定稿一经发布，不得修改论文题目、作者、机构名称和学术内容，只可基于编辑规范进行少量文字的修改。

出版确认：纸质期刊编辑部通过与《中国学术期刊（光盘版）》电子杂志社有限公司签约，在《中国学术期刊（网络版）》出版传播平台上创办与纸质期刊内容一致的网络版，以单篇或整期出版形式，在印刷出版之前刊发论文的录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿。因为《中国学术期刊（网络版）》是国家新闻出版广电总局批准的网络连续型出版物（ISSN 2096-4188，CN 11-6037/Z），所以签约期刊的网络版上网络首发论文视为正式出版。

玉米抗镰孢和腐霉茎腐病研究进展

张宇航, 李帅, 武文琦, 孙素丽, 朱振东, 段灿星

(中国农业科学院作物科学研究所/农业农村部粮食作物基因资源评价利用重点实验室, 北京 100081)

摘要: 玉米是世界上最重要的作物之一, 我国玉米总产量占全国粮食总产量的 41.5%。茎腐病严重危害玉米安全生产, 降低玉米的产量和品质, 增加机械化收获的难度, 其致病菌产生毒素污染粗饲料, 威胁牲畜安全。目前, 国内外分离出了 30 余种茎腐病的真菌致病菌, 其中镰孢菌和腐霉菌是我国最主要的致病菌类型。土壤法、伤根法、注射法和牙签法是进行玉米抗茎腐病鉴定较为常用的接种方法, 从数千份玉米资源中鉴定出了一批具有优异抗性的种质。针对部分抗病材料进行了抗性遗传分析和基因定位研究, 鉴定出了 46 个茎腐病抗性的位点。克隆出了 *ZmCCT* 和 *ZmAuxRPI* 两个与茎腐病抗性相关的基因并进行了机制解析。尽管如此, 抗性研究用于生产实践的实例仍很少, 生产上缺乏高产优质的抗茎腐病玉米品种。本文从玉米茎腐病致病菌的复杂性及地域分布特征、茎腐病毒素、抗茎腐病种质资源的鉴定与筛选、玉米对茎腐病的抗性遗传、抗性基因、克隆与机制解析等相关研究进行了总结, 提出了一些当前面临的问题和对未来研究的展望, 以期为玉米抗茎腐病研究提供参考。

关键词: 玉米; 茎腐病; 抗性

Research Progress on Maize Resistance to Stalk Rot Caused by *Fusarium* spp. and *Pythium* spp.

ZHANG Yuhang, LI Shuai, WU Wenqi, SUN Suli, ZHU Zhendong, DUAN Canxing

(Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences / Key Laboratory of Grain Crop Genetic Resources Evaluation and Utilization of Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Beijing 100081)

Abstract: Maize is one of the most important crops in the world. The maize yield accounts for 41.5% of gross grain yields in China. Stalk rot seriously harms maize production, reducing the yield and quality and increasing the difficulty in mechanized corn harvesting. Furthermore, the pathogens causing stalk rot produces mycotoxins that contaminate roughage forage and hazard the safety of livestock. Up to date, more than 30 kinds of fungi causing maize stalk rot have been isolated and identified, among which *Fusarium* spp. and *Pythium* spp. are the main pathogenic fungi in China. Soil inoculation, root injury method, drilling inoculation and toothpick method are the commonly used methods to identify maize resistance to stalk rot. Some maize germplasm with excellent stalk rot resistance have been identified from thousands of resources. Resistance genetic analysis and gene mining were carried out in some materials, and 46 loci with stalk rot resistance were mapped. Two genes, *ZmCCT* and *ZmAuxRPI*, were cloned and the mechanism was explored. Even so, there are still few cases of resistant maize varieties with high yield and quality cultivated widely in production practice. In this paper, the advances in maize stalk rot resistance were summarized from the aspects, including diverse pathogens and regional distribution, mycotoxins, identification and screening of resistant maize germplasm resources, resistance genetics, resistance gene mining and cloning, and mechanism exploring. Some current problems and future prospects were put forward. The main aim is to provide reference for the research on maize resistance to stalk rot.

收稿日期: 2024-08-12

第一作者研究方向为玉米抗病鉴定与抗性基因挖掘, E-mail: 15037780271@163.com

通信作者: 段灿星, 研究方向为玉米抗病性与病害控制, E-mail: duancanxing@caas.com

基金项目: 国家重点研发计划 (2021YFD1200700); 中国农业科学院农业科技创新工程项目(01-ICS-02)

Foundation projects: the National Key R&D Program of China (2021YFD1200700); Agricultural Science and Technology Innovation Program of the Chinese Academy of Agricultural Sciences (01-ICS-02)

Key words: maize; stalk rot; resistance

玉米 (*Zea mays* L.) 是全球种植面积最大、产量最高的粮食作物之一(<https://www.fao.org/>), 对于保障世界粮食安全发挥了重要作用^[1]。同时, 玉米作为能源植物、饲料作物和工业原料在多个领域具有关键的作用^[2-3]。中国是世界上仅次于美国的第二大玉米生产国, 玉米在国民经济和农业生产中占有非常重要的地位^[4]。自 2012 年以来, 玉米产量首次超过水稻成为我国第一大粮食作物, 到 2023 年总产量已达到 28884.2 万吨, 种植面积达 44218.9 千公顷, 占粮食总产量高达 41.5% (<https://www.stats.gov.cn/sj/ndsjs/2023/indexch.htm>)。由此可见玉米在我国粮食作物中的重要地位, 以及保障玉米生产安全对我国粮食安全及其延伸产业的重要意义。

玉米茎腐病又称青枯病或茎基腐病^[4], 是世界玉米产区普遍发生的一种重要病害。1914 年, 该病害最早在美洲地区报道^[5]。随后相继在非洲、欧洲、澳大利亚等地出现^[6]。中国在上世纪 20 年代就有发生^[7], 自 70 年代以来在全国普遍发生, 成为玉米主要病害。茎腐病属于土传病害, 病原菌复杂。一般年份发病率 10%~20%, 严重年份可达 50%~60%, 减产约 25%, 重者甚至绝收^[8]。玉米茎腐病在玉米灌浆末期开始发病, 乳熟末期至蜡熟期为发病高峰期。从开始发现病叶到整株显症, 一般经历 5~8 天。病菌主要侵染玉米根和根上部 10 cm 左右茎秆, 后期植株易倒伏, 影响机械化收割。叶部症状一般呈现青灰色干枯, 通常伴随有玉米穗下垂, 穗柄柔韧较软, 不易掰离。病害造成籽粒果穗小, 穗轴心干缩, 子粒干瘪不饱满, 千粒重显著下降, 脱粒困难, 造成严重减产^[9]。发生茎腐病的玉米植株秸秆中产生大量毒素, 对以玉米秸秆为原料的粗饲料带来重大隐患。因此, 控制玉米茎腐病的发生与为害具有重大意义。

由于茎腐病致病菌较为复杂、气候对其发病影响较大以及发病阶段较晚等特点, 目前并没有理想的化学药剂来进行茎腐病的防治。所以筛选优异的抗性种质资源和选育抗性品种是控制茎腐病的最经济有效的策略。由于茎腐病危害的严重性, 国内外进行了关于致病病原菌、毒素、种质资源的鉴定与筛选、抗性遗传规律、基因挖掘和机制分析等一系列研究, 并且取得了一定的进展。

1 茎腐病致病菌的复杂性及主要致病菌的地域分布特征

玉米茎腐病的病原菌种类繁多, 大多是由多种病原菌复合侵染造成的^[10], 在不同地区其病原菌的种类有很大差异, 玉米茎腐病的致病菌种群结构和数量比较复杂, 多达 30 余种, 根据致病菌在属一级层面上的分类地位, 可归纳成 8 种主要类型^[11]。其中真菌有禾谷镰孢 (*Fusarium graminearum*)、层出镰孢 (*F. proliferatum*)、拟轮枝镰孢 (*F. verticillioides*)、厚垣镰孢 (*F. chlamydosporum*)、亚粘团镰孢 (*F. subglutinans*)、尖镰孢 (*F. oxysporum*)、黄色镰孢 (*F. culmorum*)、藤仓镰孢 (*F. fujikuroi*)、变红镰孢 (*F. incarnatum*)、木贼镰孢 (*F. equiseti*)、茄镰孢 (*F. solani*)^[12]、镰状镰孢 (*F. fusarioidis*)^[13]、半裸镰孢 (*F. semitectum*)^[14]、亚粘团镰孢 (*F. subglutinans*)^[15]、同色镰孢 (*F. concolor*)^[16]、棘腐霉 (*Pythium acanthicum*)、瓜果腐霉 (*P. aphanidermatum*)、强雄腐霉 (*P. arrhenomanes*)、禾生腐霉 (*P. graminicola*)、肿囊腐霉 (*P. inflatum*)、寡雄腐霉 (*P. oligandrum*)^[17]、禾生炭疽菌 (*Colletotrichum graminicola*)^[18]和茶壳球孢菌 (*Macrophomina phaseolina*)^[19]等, 细菌有成团泛菌 (*P. agglomerans*)^[20]、玉米狄克氏菌 (*Dickeya zae Samson*)^[21]、短小芽孢杆菌 (*Bacillus pumilus* Meyer and Gottheil)^[22]和铜绿假单胞杆菌 (*Pseudomonas aeruginosa*)^[23]等。

中国地域辽阔, 不同地区的病原菌种类差别很大, 甚至在同一地点不同年份均有所不同, 但主要致病

菌为镰孢菌 (*Fusarium spp.*) 和腐霉菌 (*Pythium spp.*) [23-26]。黄淮海夏玉米区茎腐病的主要病原为镰孢菌和腐霉菌, 优势种为拟轮枝镰孢、禾谷镰孢复合种、层出镰孢和芒孢腐霉; 各省主要病原菌在年度间的检出率呈现动态变化, 任何一种病原菌均有可能上升为当地的优势种; 单样本中可以同时检测出多种病原菌, 以镰孢菌和腐霉菌、镰孢菌和镰孢菌的共存模式为主[12]。在东北, 禾谷镰孢、拟轮枝镰孢、茄镰孢是主要的致病菌[27]。山西主要的病原菌有拟轮枝镰孢、禾谷镰孢菌, 胶孢镰孢和德氏腐霉菌[28]。甘肃主要的病原菌为禾谷镰孢菌复合种、拟轮枝镰孢、木贼镰孢和胶孢镰孢[29]。浙江省主要的病原菌为肿囊腐霉和禾生腐霉 [30-31]。在云南, 禾谷镰孢菌主要分布于昆明及其以东的地区, 拟轮枝镰孢主要分布于昆明及其以西的地区[32]。在新疆主要病原菌包含拟轮枝镰孢、层出镰孢、禾谷镰孢、尖孢镰孢、茄镰孢[33]。可以看出, 拟轮枝镰孢和禾谷镰孢是我国玉米茎腐病镰孢属致病菌中最主要的两种, 且分布地区很相似。腐霉属致病菌在不同地区的优势种较为多样, 不同地区优势种分布不尽相同。我国关于玉米茎腐病病原菌的研究很多, 但结果差异较大, 表明我国茎腐病致病菌复杂多变, 可能是我国各地自然地理、气候条件和耕作制度不同所致[31]。

国外关于玉米茎腐病致病菌的报道有很多, 不同国家的优势致病菌差异很大。普遍认为拟轮枝镰孢、禾谷镰孢和干腐病菌是美国玉米茎腐病主要致病菌。腐霉菌主要危害苗期和散粉前的玉米植株[34]。热带地区最常见的致病菌是蜀黍霜指霉、菲律宾霜指霉和甘蔗霜指霉。在菲律宾、印度尼西亚、泰国、印度、西非、委内瑞拉、日本、澳大利亚、欧洲、北美和世界其他地区, 这些病原菌对玉米造成严重损失[35]。在俄罗斯、乌克兰以禾谷镰孢为主。西欧多以玉米穗粒干腐菌和拟轮枝镰孢为主[36]。日本的病原菌主要为瓜果腐霉和禾生腐霉[37]。

2 玉米茎腐病毒素

玉米秸秆作为粗饲料的主要成分, 镰孢茎腐病产生的毒素对牲畜饲料具有一定的威胁, 但由于相对于穗腐病来说对人畜影响较小, 所以针对于玉米茎腐病毒素的研究很少。Mirocha 等[38]首次报道了引起茎腐病的镰孢菌产生了 T-2 毒素 (T-2 toxin), 呕吐毒素 (Vomitoxin) 和玉米赤霉烯酮 (Zearalenone)。Bottalico 等[39]报道了引起茎腐病的镰孢菌会产生两种玉米赤霉烯醇 (Zearalenol)。关于玉米镰孢茎腐病病原菌所产生的毒素类型的研究 [40-43], 具体见表 1。

表 1 玉米茎腐病镰孢菌产生的主要毒素类型

Table 1 Main types of toxins produced by maize stalk rot fungi

病原真菌 Pathogenic fungus	真菌毒素 Mycotoxin
拟轮枝镰孢 <i>F. verticillioides</i>	伏马菌素 A ₁ 、白僵菌毒素、镰刀菌酸、镰菌素 C、赤霉菌素、串珠镰刀菌素
禾谷镰孢 <i>F. graminearum</i>	玉米赤霉烯酮、呕吐毒素、雪腐镰刀菌醇、DON 乙酰化衍生物
层出镰孢 <i>F. proliferatum</i>	伏马菌素 B ₄ 、白僵菌毒素、串珠镰刀菌素、比卡菌素、镰刀菌酸、扶桑酚素
串珠镰孢 <i>F. moniliforme</i>	比卡菌素、恩镰孢菌素 B ₁ 、伏马菌素 B ₁ 、伏马菌素 B ₂ 、镰菌素
尖孢镰孢 <i>F. oxysporum</i>	伏马菌素 B ₃ 、白僵菌毒素、串珠镰刀菌素、恩镰孢菌素 B ₂ 、比卡菌素
茄镰孢 <i>F. solani</i>	镰刀菌素

3 玉米抗茎腐病种质资源的鉴定与筛选

优异抗病种质是培育优质抗病品种和进行抗病遗传研究的基础。开展玉米种质抗茎腐病鉴定评价, 较为常用的接种鉴定方法有: 1.茎基部牙签法: 将牙签和病原菌一同在培养基中培养, 于玉米吐丝期在茎基

部第二节打孔插入牙签^[44]。2.土埋伤根法：玉米 10 叶期，垂直刨开根系一侧土壤后在露出的根部接种病原培养物^[45-46]。3.茎基部注射法：玉米散粉后 3-5 天，于第二茎节钻孔后注射。以上方法接种后都需要灌溉保持湿度。茎腐病抗病性鉴定还有其他方法可以作为参考，包括连续注射接种法：在 V6 期，用连续接种注射器将孢子悬浮液注射入茎秆中，20 天后进行评价，此方法较为简便^[47]。苗期鉴定法：选取 12-14 天的幼苗，在茎部打孔滴入菌液，3 天后进行评价，此法简便快速，受环境影响小^[48]。但这两种方法目前只有针对镰孢菌的报道。菌土覆盖法：提前制备菌土，在播种时将菌土覆盖在种子上进行接种，此法操作简单，但发病程度可能会较重^[49]。最近有关于拉曼光谱应用于茎腐病早期鉴定的报道。运用这种技术可以在病菌感染早期非侵入性的进行鉴定，但是不同品种的玉米存在特异性，所以需要开发特异性的程序，还要攻克大田环境的影响，但是由于其优越性，发展潜力很大^[50]。对于茎腐病抗性等级的划分有很多不同的标准，最常用的一种标准是：茎节明显变褐或用手捏近地表茎节感到变软的植株，即为发病株，分别记载调查总株数和发病株数，计算发病株率。病株率 0~5.0%，高抗（HR）；病株率 5.1%~10.0%，抗病（R）；病株率 10.1%~30.0%，中抗（MR）；病株率 30.1%~40.0%，感病（S）；病株率 40.1%~100%，高感（HS）^[51]，该标准适用于品种和资源的大批量抗性鉴定评价。对于精准鉴定，通常采用多年多点结合玉米茎秆截面的病变面积调查进行综合判断，包括 6 分法^[45]和 9 分法^[52]。

我国有关玉米抗茎腐病种质资源鉴定评价的报道很多，主要针对镰孢茎腐病和腐霉茎腐病，筛选出一批优异的抗性种质。段灿星等^[53]在 2006-2009 年期间鉴定了 836 份玉米自交系对腐霉茎腐病的抗性，共筛选出 264 份高抗种质，其中重要的育种亲本 X178、黄 C、旅 28、沈 137、沈 135 等对腐霉茎腐病表现出较为稳定的抗性。2006—2012 年，对来自全国各地和其他 13 个不同国家的 1647 份玉米种质进行了抗茎腐病鉴定，筛选出高抗肿囊腐霉茎腐病的材料 564 份，发现我国玉米种质中存在较为丰富的抗腐霉茎腐病资源^[54]。2013—2016 年，对 1213 份玉米种质资源进行了抗肿囊腐霉茎腐病的鉴定与评价，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%^[55]。2016—2019 年间，在黄淮海和东华北地区，首次对 2000 份玉米种质资源进行了田间自然发生条件下的抗病性鉴定，发现共有 440 份种质表现出稳定的抗性^[56]。2016—2018 年，对 2004 份玉米种质进行多年多点的自然发病抗性鉴定，鉴定出 508 份种质对茎腐病表现出较稳定的抗性，分别进行了多年多点的抗肿囊腐霉和禾谷镰孢茎腐病的抗性鉴定，筛选出具有稳定抗性的种质各 24 和 5 份^[53]。随着对国外种质资源引进和利用的重视，近些年有一些对国外引进资源的抗茎腐病鉴定的报道，肖明纲等^[57]对 43 份来自美国、法国、俄罗斯和德国的玉米资源进行抗禾谷镰孢茎腐病鉴定，筛选到高抗玉米材料 14 份。金柳艳等^[58]评价了 149 个美国自交系对分别由禾谷镰孢、拟轮枝镰孢、层出镰孢和芒孢腐霉 4 种病原菌引起的茎腐病的抗性表现，结果表明，对 4 种茎腐病表现中抗及以上抗性的自交系分别为 62、44、41 和 54 个，其中对 4 种茎腐病均表现高抗的自交系 23 个，明确了外引美国自交系对不同病原菌引起的玉米茎腐病的抗性差异。国外也有一些关于抗茎腐病种质资源的鉴定，Afolabi 等^[59]运用牙签接种法，鉴定了 50 个自交系对以拟轮枝镰孢茎腐病的抗性，其中 02C14609、02C14643、02C14654 和 02C14678 在不同地点均表现为高抗或抗性。对茎腐病有良好抗性的种质资源有一些共有特征：在对肿囊腐霉有良好抗性的种质资源中，自交系较农家中更丰富^[54-55]。热带玉米种质对茎腐病的抗病能力强于其他血缘玉米种质^[60]。晚熟品种对茎腐病抗性普遍较早熟品种较强^[61-62]。不同遗传类群玉米种质资源的抗病性各异，旅大红骨群中的自交系和 Lancaster、Reid 及 P 群中来自美国等国外杂交种种质的选系材料中具有丰富的茎腐病抗源，而以黄早四为代表的塘四平头种质群中茎腐病抗源相对缺乏，多为感病类型。近年来一些黄改系如昌 7-2，由于引入了抗病基因，茎腐病抗性得到明显提高^[58,63]。抗性水平与地理来源也有关，如高抗肿囊腐霉茎腐病的材料主要由源自中国的内蒙古、云南、山西和美国等地的种质构成

4 玉米对茎腐病的抗性遗传与抗性基因挖掘

由于病原菌类型、环境条件和植物生长状况等多种因素都会影响茎腐病症状的发展，玉米对茎腐病的抗性遗传表现为质量性状和数量性状两种类型。Toman^[63]通过对单株进行单一病原接种，首次提出玉米茎腐病可能是由显性单基因控制。Yang 等^[64]利用自交系 1145 和 Y331 构建遗传群体，接种后显示 F₂ 群体的抗感比为 3:1，BC₁F₁ 群体的抗感比为 1:1，表明对肿囊腐霉的抗性受单一显性基因控制。杨典洱等^[65]利用自交系 1145 和 Y331 构建了 F₂ 群体，接种禾谷镰孢菌后结果显示其抗性基因是显性单基因。Yang 等^[66]的试验也证实了这个观点。肖明纲等^[57]通过对 14 份高抗材料进行禾谷镰孢茎腐病抗性遗传分析，鉴定出了其中 10 个自交系是由 1 对显性基因控制的。席章营等^[67]对由腐霉菌引起的玉米茎腐病的抗性遗传研究表明，玉米对茎腐病的抗性表现为数量性状遗传，且以加性基因效应为主。宋风景等^[68]利用自交系掖 107 和齐 319 组合的 673 株 F₂ 群体和 662 个 F_{2:3} 家系进行抗性遗传分析，发现齐 319 对腐霉菌菌株 P85-67 的抗性受两个独立的显性基因控制，抗性基因加性效应比显性效应重要，对茎腐病的抗性为不完全显性。曹如槐等^[69]选用 6 个抗性不同的自交系，按完全双列杂交设计，进行了玉米对肿囊腐霉茎腐病的抗性遗传研究。结果表明玉米对肿囊腐霉茎腐病的遗传方式因自交系而异，有的自交系具数量性状遗传特点，有的则具质量性状遗传特点，属于数量性状遗传的自交系，其抗性主要是受加性基因控制。因此，不同品种对茎腐病的抗性遗传规律具有特异性，明确不同品种对各种茎腐病的抗性遗传规律，对抗性基因挖掘和定位具有重要意义。

有关玉米抗茎腐病基因定位的研究，从上世纪九十年代以来持续有报道，定位一般针对于单一种类的病原菌引起的茎腐病，主要集中在肿囊腐霉、拟轮枝镰孢和禾谷镰孢茎腐病方面。郭成等^[11]总结了 2019 年前报道的抗性位点，主要分布在第 1、3、4、5、6、10 号染色体上，其中抗镰孢茎腐病的位点包括 Pe^[70]定位到的 5 个 QTL、*Rfg1*^[66]、*qRfg1*、*qRfg2*^[45]、*qRfg3*^[71]；抗腐霉茎腐病的位点包括 *Rpi1*^[72]、*RpiQ1319-1*^[73]、*RpiX178-1*^[74]；Jung 等^[75]定位到一个抗炭疽茎腐病的主效 QTL。近些年关于茎腐病抗性基因定位的报道有很多，基于测序技术的基因定位方法被用于抗茎腐病的基因定位研究中。Chen 等^[76]采用 QTL-seq 的方法，利用 18327×S72356 的 F₂ 和 BC₁F₁ 群体将禾谷镰孢穗腐病的 QTL 位点 *Rgsr8.1* 定位在第 8 染色体 161.001-170.6 Mb 之间，基于 SSR 标记、单核苷酸多态性(SNP)标记和重组检测，将 *Rgsr8.1* 抗性定位范围缩小至 2.04 Mb。Rashid 等^[77]在全基因组关联分析(GWAS)中使用了来自 CAAM 群的 396 个自交系，共鉴定出 19 个与炭疽菌茎腐病抗性相关的 SNP，其中几个与之前报道的抗禾谷镰孢茎腐病的 QTL 重合，可能具有广谱抗性。构建了两个群体进行连锁作图对其结果进行了验证，发现了第 6 号染色体上的一个 QTL 区间与一个 SNP 共定位。Rashid 等^[78]利用 CAAM 群的 342 个自交系对拟轮枝镰孢茎腐病的抗性位点进行了 GWAS 分析，共鉴定出与茎腐病抗性显著相关的 7 个 SNP，后续进行的连锁作图验证表明位于 6 号染色体上的位点附近的区域是抗病关键区域。Liu 等^[79]以 165 个自交系为材料进行了 GWAS 分析，发现了 34 个与玉米茎腐病显著相关的 SNP。然后进行连锁作图来验证表明 *GRMZM2G096904* 和 *GRMZM2G010912* 为玉米茎腐病的候选抗性基因。Hou 等^[80]对 295 份自交系进行 GWAS 分析，鉴定出 39 个与芒孢腐霉茎腐病抗性相关的 SNP，包括 69 个潜在的抗性基因，*Zm00001d051313* 最终被评估为在宿主对芒孢腐霉感染的防御反应中起作用。通过病毒诱导基因沉默(VIGS)验证和生理指标测定，发现 *Zm00001d051313* 基因的短暂沉默促进了芒孢腐霉的感染，表明该基因在玉米抗真菌防御机制中具有正向调控作用。Zhang^[81]进行了多组学分析，结果表明 *Zm00001d051313* 在感染拟轮枝镰孢后表达差异，表明该基因可能对引起茎腐病的多种病原菌具有广谱抗性。Song 等^[82]利用 CML 群和 DTMA 群的 562 个自交系进行抗拟轮枝镰孢茎腐病的

GWAS 分析，检测到 1 号染色体上约 250 Mb 的区域是抗病的关键区域，在该区域鉴定了 12 个可能的候选基因。Bocianowski 等^[83]利用来自 F2, EP1, BSSS, ID 群的 122 个玉米杂交种进行了抗拟轮枝镰孢茎腐病的 GWAS 分析，利用新一代测序技术(NGS)筛选出了 10 个重要的标记，在 2 号和 5 号染色体上筛选出了两个候选基因。Song 等^[84]利用 219 个自交系对苗枯病抗性进行 GWAS 分析，鉴定到玉米苗期拟轮枝镰孢菌抗性显著相关的候选基因 *ZmSBR1*，对该基因的 EMS 突变体株系表型分析表明在成株期，*ZmSBR1* 也能够赋予玉米对禾谷镰孢引起的茎腐病的抗性。玉米茎腐病抗性位点统计见表 2。

以上研究运用了各种不同的方法，挖掘到了很多抗性位点，但都是针对一种病原菌进行的，虽然部分研究结果发现定位到的位点与其他对不同病原菌的研究中定位到的位点有重合，但没有专门针对多种病原菌的广谱抗性的基因挖掘，这与实际生产上的侵染发病情况不符，因此挖掘具有广谱抗性的抗茎腐病基因是接下来的重要方向。

表 2 玉米茎腐病抗性位点统计

Table 2 The identified loci conferring resistance to maize stalk rot

致病菌 Pathogen	方法 method	试验材料 Material	实验结果 Result
禾谷镰孢 <i>F. graminearum</i>	连锁作图	B89×33-16,F _{2,3} 群体	UMC23,UMC42 NBL15.45,NBL5.71 PIO15-0033
禾谷镰孢 <i>F. graminearum</i>	连锁作图	Y331×I145,F ₂ 和 BC ₁ F ₁ 群体,S3×Mo17, RIL F ₇ 群体	<i>Rfg1</i>
禾谷镰孢 <i>F. graminearum</i>	连锁作图	1145×Y331,RIL 群体	<i>qRfg1</i> 、 <i>qRfg2</i>
禾谷镰孢 <i>F. graminearum</i>	连锁作图	H127×RC7-2,RIL 群体	<i>qRfg3</i>
肿囊腐霉 <i>P. inflatum</i>	连锁作图	1145×Y331,F ₁ 、F ₂ 和 BC ₁ F ₁ 群体	<i>Rpi1</i>
肿囊腐霉 <i>P. inflatum</i>	连锁作图	齐 319×掖 107,F ₂ 群体和 F _{2,3} 群体	<i>RpiQI319-1</i>
肿囊腐霉 <i>P. inflatum</i>	连锁作图	X178×掖 107,F ₂ 和 F _{2,3} 群体	<i>RpiX178-1</i>
禾生炭疽菌 <i>C. graminicola</i>	连锁作图	DE811ASR×DE811,DE811ASR×LH132, F ₁ 、F ₂ 、F ₃ 、BCP ₁ 、BCP ₂ 群体	UMC15 和 UMC66 之间
禾谷镰孢 <i>F. graminearum</i>	QTL-seq、连锁作图	18327×S72356,F ₂ 和 BC ₁ F ₁ 群体	<i>Rgsr8.1</i>
茶壳球孢菌 <i>M. phaseolina</i>	GWAS、连锁作图	CAAM panel,CML495×CML474, CML578×CML474,F _{2,3} 群体	<i>qMSR6</i> 、 <i>qFMSR6</i>
拟轮枝镰孢 <i>F. verticillioides</i>	GWAS、连锁作图	CAAM panel,CML495×CML474, CML329/MBRc2amF14-2-B*7×CML474,F _{2,3} 群体	<i>qFSR6</i> 、 <i>qFSR6-1</i>
禾谷镰孢 <i>F. graminearum</i>	GWAS、连锁作图	165 个自交系,CDMA66×黄早 4 号,F ₂ 群体	<i>GRMZM2G096904</i> 、 <i>GRMZM2G010912</i>
芒孢腐霉 <i>P. aristosporum</i>	GWAS	295 份自交系	<i>Zm00001d051313</i>
拟轮枝镰孢 <i>F. verticillioides</i>	GWAS	CML 群和 DTMA 群的 562 个自交系	<i>GRMZM2G364069</i> 、 <i>GRMZM2G457357</i> <i>GRMZM2G157470</i> 、 <i>GRMZM2G318671</i> <i>GRMZM5G829103</i> 、 <i>AC213890.4</i> <i>FG004</i> <i>AC213890.4</i> <i>FG004</i> 、 <i>GRMZM2G127546</i> <i>GRMZM2G162931</i> 、 <i>GRMZM2G065498</i> <i>GRMZM2G038988</i> 、 <i>GRMZM2G070323</i>

拟轮枝镰孢 <i>F. verticillioides</i>	GWAS	F2、EP1、BSSS、ID 群的 122 个杂交种	serine/threonine-protein kinase bsk3 gene histidine kinase 1 gene
拟轮枝镰孢 <i>F. verticillioides</i>	GWAS	219 份自交系	<i>ZmSBR1</i>
禾谷镰孢 <i>F. graminearum</i>	转录组学、代谢组学	自交系 K09(抗)和 A08(感)	<i>ZmHIR3</i>
禾谷镰孢 <i>F. graminearum</i>	转录组学	自交系 B73	<i>ZmJAZ15</i>
禾谷镰孢 <i>F. graminearum</i>	蛋白质组学	自交系 B73	<i>ZmWRKY83</i>
层出镰孢 <i>F. proliferatum</i>	转录组学、蛋白质组学	自交系 ZC17(抗)和 CH72(感)	<i>Zm00001d048736 (NAAT2)</i> <i>Zm00001d010190(GOT5)</i> <i>Zm00001d042685 (GOT4)</i> <i>Zm00001d016198 (GOT3)</i> <i>Zm00001d043382(GOT1)</i>
拟轮枝镰孢 <i>F. verticillioides</i>	转录组学、蛋白质组学	自交系 Chang7-2	<i>ZmCTA1,ZmWIP1,ZmLOX2</i>

5 抗茎腐病基因的克隆和机制解析

克隆玉米茎腐病抗性基因并解析其作用机制，对于该基因的育种应用、加速抗茎腐病品种的选育具有重要意义。然而，目前克隆的玉米抗茎腐病基因很少，对其作用机制的研究也十分匮乏。Yang 等^[45]在利用自交系 1145 和 Y331 构建的近等基因系，定位了抗禾谷镰孢茎腐病的主效 QTL 位点 *qRfg1* 和微效 QTL 位点 *qRfg2*。Wang 等^[85]采用图位克隆的方法克隆了 *qRfg1* 位点的抗性基因，含有 CCT 结构域的基因 *ZmCCT* 是 *qRfg1* 位点上的功能基因，而位于 *ZmCCT* 上游 2.4 kb 的多态 CACTA 转座元件(TE1)是等位基因变异的遗传决定因素。在病原体侵染后，这种非 TE1 插入的 *ZmCCT* 等位基因被迅速诱导，H3K27me3/H3K9me3 迅速而短暂地减少，H3K4me3 逐渐减少，诱导玉米产生抗性。TE1 插入的 *ZmCCT* 等位基因中，导致 H3K4me3 的选择性缺失和甲基化 GC 的富集，从而抑制 *ZmCCT* 表达，致使寄主表现感病。大多数改变的甲基胞嘧啶位于高度保守的顺式元件上，可能是病原体诱导的顺式反应中 *ZmCCT* 变化的原因。*ZmCCT* 参与调控开花时间的光周期途径，Li 等^[86]将 9 种不含有 TE1 插入的 *ZmCCT* 单倍型导入了 7 个自交系，发现非 TE1 插入的 *ZmCCT* 单倍型引起的光周期敏感性强烈依赖于遗传背景。在 A5302 遗传背景中的 9 个转化系在 LD 条件下表现出茎秆抗性增强，但没有显著的花期延迟。Du 等^[87]构建了 2 个除 *ZmCCT10* 位点外遗传背景相同的 F₂ 群体，经过定位在 3 号染色体上发现了 QTL 位点 *qPss3*，在长日照条件下抑制 *ZmCCT10* 的光周期敏感性，使花期提前 2~4 天。*ZmCCT9* 与 *qPss3* 的互作对开花时间具有显著影响，表明 *qPss3* 是由编码 CCT 结构域蛋白的基因引起的光周期敏感性的抑制因子。*qPss3* 不影响其他农艺性状，抗病性和开花时间无显著相关性，*qPss3* 和 *ZmCCT10* 位点的 F₁ 杂合体构成了最佳等位基因组合，对茎腐病表现出较高的抗性，且开花时间没有明显延迟。Ku 等^[88]通过对光周期敏感基因的定位鉴定到了同一区域内的 *ZmCCT*，通过对近等基因系的转录组分析，含有 *ZmCCT* 群体的差异表达基因具有更高的耐旱性、耐热性和更强的抗病性。*ZmCCT* 和其中一个生物钟核心基因 *ZmCCA1* 是长日照条件下连接光周期与胁迫耐受反应的重要节点。上述研究表明 *ZmCCT* 基因功能很复杂，可以同时调控对多种胁迫的影响。Tang 等^[89]对含有抗性基因 *ZmCCT* 的感病(Y331)和抗病(Y331-ΔTE)近等基因系进行转录组学和蛋白质组学分析，转录组检测到快速反应，在接种后 1-3 h 触发免疫 (PTI) 反应对禾谷镰孢茎腐病产生抗性。在接种后 6 h，程序性细胞死亡相关基因和一些代谢途径的激活可能是防止进一步定植的重要因素。耐药介导的基因表达重编程表现出接种后 3 至 6 h 的动态模式。进一步的代谢组学分析显示，在与苯丙素生物合成和苯丙氨酸代谢

相关的途径中，许多化合物的数量发生了改变，可能是赋予禾谷镰孢茎腐病抗性的关键作用。Zhang 等^[90]将 *qRfg2* 位点缩小到 300 kb。Ye 等^[91]通过图位克隆的方法证明了 *ZmAuxRP1* 是 *qRfg2* 位点上的致病基因，它编码一种质体基质定位的生长素调节蛋白。*ZmAuxRP1* 对病原菌的攻击反应迅速，表达量快速而短暂地降低，导致根系生长受阻，但增强了对禾谷镰孢茎腐病和穗腐病的抗性。转录组学和代谢组学分析发现，相较于正常植株，转基因植株的转录因子(NAC、WRKY 和 TIFY)和 JA/SA 代谢相关蛋白的转录物丰度显著降低，与其他组学分析的研究结果相符。最终提出了 *ZmAuxRP1* 介导的生长素 (IAA) 和苯并恶唑类物质生物合成平衡模型：在正常生长条件下，*ZmAuxRP1* 等位基因在年轻组织均有表达，从而分配更多的 IGP/吲哚用于 IAA 的生物合成。在病原体侵染后，*ZmAuxRP1* 抗病等位基因的表达迅速而短暂地减少，植物暂时将更多的 IGP/吲哚用于苯并恶唑类生物合成，从而增强了防御能力。*ZmAuxRP1* 可能是 IAA 和苯并恶唑类物质生物合成之间资源再分配的调节器，可快速有效地调节植物生长与防御之间的平衡，优化植物的适应性。

多组学分析是近些年的热门领域，推动了抗茎腐病基因挖掘及其抗病机制的研究。Sun 等^[92]采用比较转录组学和代谢组学的方法，对 2 个具有禾谷镰孢茎腐病抗性差异的自交系 K09 (抗) 和 A08 (感) 进行了联合分析，确定了可能与禾谷镰孢茎穗腐病抗性相关的多个枢纽基因，其中 *ZmHIR3* 较为关键，与花青素 (*pme3391*) 在感染后期高度相关，其突变体更易发病。*COI1-JAZ-MYC2* 是茉莉酸 (JA) 信号通路中发现的第一个作用模块，Ma 等^[93]通过 RNA-seq 分析和蛋白质互作实验证明了 *ZmJAZ15* 在玉米对禾谷镰孢茎腐病的免疫中起关键作用，而 *ZmCO1a* 和内源 JA 本身可能是易感因子。Bai 等^[94]用蛋白质组学发现了与苯丙素、类黄酮和萜类生物合成相关的蛋白表达在禾谷镰孢侵染时上调，并发现了 WRKY 转录因子基因 *ZmWRKY83* 可以提高植物对病原体的抗性。Sun 等^[95]对自交系 ZC17 (抗) 和 CH72 (感) 进行了对层出镰孢茎腐病的转录组学和代谢组学分析，结果表明苯丙氨酸代谢和苯丙氨酸、酪氨酸和色氨酸的生物合成途径发挥了关键作用，接种后 MYB、bHLH、NAC 和 WRKY 等几个 TF 家族被显著激活，并发现了与抗性相关的 5 个关键基因。Zhang 等^[96]对自交系 Chang7-2 进行了对拟轮枝镰孢茎腐病的蛋白质组学和转录组学的分析，鉴定出了与防御相关基因 *ZmCTA1*、*ZmWIP1* 和 *ZmLOX2*，后续验证实验表明 *ZmLOX2* 通过水杨酸(SA)触发的防御途径调节玉米对拟轮枝镰孢感染的反应。

对 *ZmCCT* 和 *ZmAuxRP1* 抗病机制的解析表明，抗茎腐病基因的功能比较复杂，可以同时调控多种生命活动，抗茎腐病基因和其他的生命活动的协调机制也是接下来研究的重点。利用多组学分析挖掘到的基因和抗性机制通路往往缺少相关验证，大部分基因的下游通路和抗病机制均没有得到很好的解析，目前较为完整的对茎腐病的抗病基因机制研究的报道很少。

6 问题与展望

引起玉米茎腐病的病原菌种类繁多，不同地区的优势致病菌有所不同。单一菌种侵染或多菌种复合侵染都可以引起茎腐病，不同菌种之间是否有相互作用仍然未知。在我国不断发现了新的致病菌种类，虽然大部分还未对生产产生较大威胁，但是也要引起重视，尽量防止其扩散造成大规模的流行。细菌性茎腐病从上世纪 50 年代就传入了中国^[20]，在较大范围内造成了损失，现在对其一些病原菌进行了分离^[98-99]，但对其研究还是较少，缺乏对其抗性基因的挖掘和机制的解析。小麦玉米轮作是中国很多地区的耕作制度，小麦赤霉病和玉米茎腐病的主要致病菌都是镰孢菌，所以研究两种病害的关系对防治两种病害具有重要意义^[102]。

玉米秸秆是目前反刍动物养殖业中常用的粗饲料，茎腐病产生的毒素会对粗饲料安全造成一定的威胁，但目前对茎腐病致病菌产生的毒素的相关研究较少，茎腐病产生的毒素难以清除且很难防治，最有效且经济的方法就是从基因入手，培育出优异的抗病品种来减轻危害。

茎腐病的鉴定结果受环境影响很大，同样的材料在不同环境下可能表现出不同的抗性水平，因此，多年多环境的精准表型鉴定具有重要意义，是筛选具有稳定抗性材料和挖掘对环境敏感的抗性基因位点的基础。不同的鉴定方法都有其优势和劣势，所以不断开发出更可靠、快速、受环境影响小的鉴定方法具有重要意义。不同类群的品种抗性有较大差异，富含抗病资源的类群，接下来的研究可以重点利用，缺乏抗病资源的类群，可以通过引入抗病基因来进行改良。

多组学分析表明，JA、SA 途径是抗茎腐病的重要通路，MYB、bHLH、NAC 和 WRKY 等转录因子在抗病中发挥了重要作用，花青素等与植物防御有关的代谢物发生了显著的变化，可作为接下来研究的重点方向。

通过连锁作图、全基因组关联分析和多组学分析等方法挖掘了很多抗性位点，但没有关于针对多种病原菌的广谱抗性的基因挖掘，并且大部分挖掘出来的基因都没有进行后续的验证和抗性机制的解析，进行精细定位和克隆的抗病基因很少，挖掘出的优良基因大多都没有进行实际的应用。

参考文献

- [1] 李明. 世界玉米生产回顾和展望. 玉米科学, 2010, 18 (3): 165-169
- Li M. Review and prospect of maize production in the world. Journal of Maize Science, 2010, 18 (3): 165-169
- [2] 国锦华. 不同自然地理环境条件下玉米饲料营养成分比较分析. 农业与技术, 2023, 43(23): 22-25
- Guo J H. Comparative analysis of dietary nutrients in maize under different physical and geographical conditions. Agriculture & Technology, 2023,43(23): 22-25
- [3] 姜新春, 区镜深, 李凡, 周宏才, 佟毅, 庄新妹. 玉米燃料乙醇低能耗工业生产新工艺. 生物质化学工程, 2021, 55(4): 7-13
- Jiang X C, Qu J S, Li F, Zhou H C, Tong Y, Zhuang X Z. Low-energy consumption technology for industrial production of corn fuel ethanol. Biomass Chemical Engineering, 2021, 55(4): 7-13
- [4] 崔爱民, 张久刚, 张虎, 单皓, 陈伟. 我国玉米生产现状及发展变革. 中国农业科技导报, 2020, 22 (7): 10-19
- Cui A M, Zhang J G, Zhang H, Dan H, Chen W. Preliminary exploration on current situation and development of maize production in China. journal of Agricultural Science and Technology , 2020, 22 (7): 10-19
- [5] Koehler B. Cornstalk rots in illinois. Urbana: University of Illinois Agricultural Experiment Station, 1960: 111
- [6] 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
- [7] 吕国忠, 陈捷, 刘伟成, 周永力, 赵延昌, 梁景颐, 白金铠. 玉米茎腐病的病原菌与品种抗性. 玉米科学, 1995(S1): 47-51
- Lü G Z, Chen J, Liu W C, Zhou Y L, Zhao Y C, Liang J Y, Bai J K. The pathogens of corn stalk rot and variety resistance. Journal of Maize Science, 1995 (S1): 47-51
- [8] 李红, 晋齐鸣. 东北北春玉米区主栽品种对玉米茎腐病的抗性评价//郭泽建, 吴元华. 2014 年中国植物保护学会学术年会论文集. 北京: 中国植物保护学会, 2014: 65-66
- Li H, Jin Q M. Evaluation of resistance of main cultivars to maize stem rot in spring maize region of East and North China// Guo Z J, Wu Y H. Proceedings of the annual conference of Chinese Society for Plant Protection in 2014. : Beijing: Chinese Society for Plant Protection, 2014: 65-66
- [9] 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 rot in Henan Province. Yangling:Northwest A&F University, 2013
- [10] 盖晓彤. 玉米茎腐病与穗腐病致病镰孢菌感染途径及其致病力差异研究. 沈阳: 沈阳农业大学, 2018
- Gai X T. Studies on the infection pathway and pathogenic difference of *Fusarium* from stalk rot and ear rot on maize. Shenyang:Shenyang Agricultural University, 2018
- [11] 郭成, 王宝宝, 杨洋, 王春明, 周天旺, 李敏权, 段灿星. 玉米茎腐病研究进展. 植物遗传资源学报, 2019, 20(5): 1118-1128
- Guo C, Wang B B, Yang Y, Wang C M, Zhou T W, Li M Q, Duan C X. Advances in studies of maize stalk rot. Journal of Plant Genetic Resources, 2019, 20(5):1118-1128
- [12] 刘树森, 马红霞, 郭宁, 石洁, 张海剑, 孙华, 金戈. 黄淮海夏玉米主产区茎腐病主要病原菌及优势种分析. 中国农业科学, 2019, 52(2): 262-272.
- Liu S L, Ma H X, Guo N, Shi J, Zhang H J, Sun H, Jin G. Analysis of main pathogens and dominant species of maize stalk rot in the main summer maize producing areas of Huang-Huai-Hai. Scientia Agricultura Sinica, 2019, 52(2): 262-272
- [13] 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 (2): 93-98
- Bai J K, Yin Z, Hu J C. Studies on pathogenic of stalk rot in the Northeast China. Journal of Plant Protection, 1988 (2): 93-98

- [14] 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 (2): 135-148
Zhang M Z, Wang S Z, Wang Z Y, Zhou T. Preliminary study on pathogenic fungi of the *Fusarium* wilt (*Fusarium* spp.) of corn in Henan province. Journal of Henan Agricultural University, 1988(2): 135-148
- [15] 高卫东, 鲍金草, 赵晋荣. 山西玉米茎腐病原种类及其复合侵染的研究. 山西农业大学学报, 1987 (2): 199-207
Gao W D, Bao J C, Zhao J R. Studies on pathogens and their complex infection of corn stalk rot in Shanxi Province. Journal of Shanxi Agricultural University, 1978(2): 199-207
- [16] 张超冲, 贤振华, 韦继光, 陈超美, 周筱兰. 玉米青枯病菌的侵染及发病规律研究. 广西农学院学报, 1983 (1): 53-62, 99
Zhang C C, Xian Z H, Wei J G, Chen C M, Zhou Y L. Study on infection and pathogenesis of maize bacterial wilt. Journal of Guangxi Agriculture, 1983(1): 53-62, 99
- [17] 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(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 (4): 343-346
- [18] Rog ério F, Taati A, Garc ía-Rodr íguez P, Baroncelli R, Thon MR, Santiago R, Revilla P, Sukno SA. First report of *Colletotrichum graminicola* causing maize anthracnose in Galicia, Northwestern Spain. Plant Disease, 2023, 107(9): 2871
- [19] Ramos AM, Gally M, Szapiro G, Itzcovich T, Carabajal M, Levin L. In vitro growth and cell wall degrading enzyme production by Argentinean isolates of *Macrophomina phaseolina*, the causative agent of charcoal rot in corn. Revista Argentina De Microbiologia, 2016, 48(4): 267-273
- [20] 曹慧英, 王晓鸣, 肖明纲. 玉米细菌干茎腐病的病原鉴定//彭友良, 康振生. 中国植物病理学会 2008 年学术年会论文集. 北京: 中国植物病理学会, 2008: 345-347
Cao H Y, Wang X M, Xiao M G. Pathogen identification of bacterial dry stem rot in maize// Peng Y L, Kang Z S. Proceedings of 2008 annual conference of chinese society for plant pathology. Beijing: Chinese Society for Plant Pathology, 2008: 345-347
- [21] Lal S, Singh IS. Breeding for resistance to downy mildews and stalk rots in maize. Theoretical And Applied Genetics, 1984, 69(2): 111-119
- [22] 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 stem base rot of maize. Shanxi Agricultural Sciences, 2016, 62(11): 7-9
- [23] 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 X, 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
- [24] 吴全安, 徐作, 刘克明, 宋佐衡. 我国玉米青枯病原菌的分离和主要玉米品种抗病性的田间评价. 中国农业科学, 1993 (4):88-89
WU Q A, XU Z, LIU K M, SONG Z H. Isolation of the pathogen of maize stalk rot and field evaluation of resistance of major maize varieties in China. Scientia Agricultura Sinica, 1993(4): 88-89
- [25] 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 Science, 2011, 19(6): 122-124, 128
- [26] 刘春来. 中国玉米茎腐病研究进展. 中国农学通报, 2017, 33(30): 130-134

- Liu C L. Research process of maize stem rot in China. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2017, 33(30): 130-134
- [27] 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 (2): 93-98
- Bai J K, Yin Z, Hu J C. Studies on pathogenic fungus of stalk rot of corn in the Northeastern China. *Journal of Plant Protection*, 1988(2): 93-98
- [28] 高卫东, 鲍金草, 赵晋荣. 山西玉米茎腐病病原种类及其复合侵染的研究. *山西农业大学学报*, 1987 (2): 199-207
- Gao W D, Bao J C, Zhao J R. Studies on pathogens and their complex infection of corn stalk rot in Shanxi Province. *Journal of Shanxi Agricultural University*, 1987 (2): 199-207
- [29] 郭成, 王宝宝, 王春明, 张小杰, 陈晓霞, 周天旺, 李敏权, 段灿星. 甘肃玉米镰孢茎腐病病原菌种群多样性分析. *核农学报*, 2021, 35(11): 2521-2527
- Guo C, Wang B B, Wang C M, Zhang X J, Chen X X, Zhou T W, Li M Q, Duan C X. Analysis on the population diversity of pathogens from maize *Fusarium* stalk rot in Gansu Province. *Journal of Nuclear Agriculture sciences*, 2019, 35(11): 2521-2527
- [30] 金加同, 王桂跃. 浙江省玉米茎基腐病病原菌的分离与鉴定. *浙江农业学报*, 1989 (1): 44-46
- Jin J T, Wang G Y. Isolation and identification of pathogenic fungus causing basal stalk rot of corn in Zhejiang Province. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 1989 (1): 44-46
- [31] 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(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 pathogenic bacteria of maize bacterial wilt in Beijing and Zhejiang. *Scientia Agricultura Sinica*, 1989, (5):71-75
- [32] 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病原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 Y, Kang Z Y, He Y Q. Study on population structure of the pathogen *Fusarium* of maize stem rot in Yunnan Province. *Journal of Maize Science*, 2017, 25(4): 135-143
- [33] 宋子硕. 新疆玉米茎基腐病病原菌鉴定及抗性种质资源筛选与评价. 石河子: 石河子大学, 2022
- Song Z S. Identification of pathogens of maize stalk rot and evaluation of resistant germplasm resources in Xinjiang. Shihezi: Shihezi University, 2022
- [34] 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, 2003 (5): 35-37
- [35] Bonde, M. R. Epidemiology of downy mildew diseases of maize, sorghum and pearl millet. *Tropical Pest Management*, 2008, 28(1):49-60
- [36] 温瑞, 黄梧芳, 康绍兰, 董金泉, 王景合. 玉米茎腐病研究进展. *河北农业大学学报*, 2000, 23(5): 53-56
- Wen R, Huang W F, Kang S L, Dong J A, Wang J H. The advances in the research of corn stalk rot. *Journal of Hebei Agricultural University*, 2000, 23 (5): 53-56
- [37] 赵廷昌, 冯凌云. 玉米茎腐病研究进展概述. *辽宁农业科学*, 1992(5): 12-15
- Zhao T C, Feng L Y. Research progress of maize stem rot. *Liaoning Agricultural Sciences*, 1992(5): 12-15
- [38] Mirocha CJ, Schauerhamer B, Christensen CM, Kommedahl T. Zearalenone, deoxynivalenol, and T-2 toxin associated with stalk rot in corn. *Applied And Environmental Microbiology*, 1979, 38(3): 557-558
- [39] Bottalico A, Visconti A, Logrieco A, Solfrizzo M, Mirocha CJ. Occurrence of zearalenols (diastereomeric mixture) in corn stalk rot and their production by associated *Fusarium* species. *Applied And Environmental Microbiology*, 1985, 49(3): 547-551
- [40] Bryła M, Pierzgałski A, Zapaśnik A, Uwineza PA, Ksieniewicz-Woźniak E, Modrzewska M, Waśkiewicz A. Recent research on *Fusarium* mycotoxins in maize-a review. *Foods*, 2022, 11(21): 3465

- [41] Ekwomadu TI, Akinola SA, Mwanza M. *Fusarium* Mycotoxins, their metabolites (free, emerging, and masked), food safety concerns, and health impacts. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 2021, 18(22): 11741
- [42] Toxins derived from *Fusarium moniliforme*: fumonisins B1 and B2 and fusarin C. *IARC Monographs Evaluation Carcinogenic Risks to Humans*, 1993, 56: 445-66
- [43] Lin C, Huang R, Liu J, Li H, Zhu L, Huang X, Ding B, Liu L, Huang H, Tao Y. Antibacterial polyketides isolated from the marine-derived fungus *Fusarium solani* 8388. *Journal of Fungi*, 2023, 9(9): 875
- [44] 孙秀华, 冯芬芬, 姜晶春, 尹志, 胡吉成. 玉米品种抗茎腐病鉴定方法研究. *玉米科学*, 1995(S1): 52-54
Sun X H, Feng F F, Jiang J C, Yin Z, Hu J C. A study on evaluation methods of corn resistance to corn stalk rot. *Journal of Maize Science*, 1995(S1): 52-54
- [45] 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
- [46] 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 (4): 59-63.
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 Science*, 1994 (4): 59-63
- [47] Jiang W, Han W, Wang R, Li Y, Hu G, Yang J, Jiang D, Han W, Wang M, Li G. Development of an inoculation technique for rapidly evaluating maize inbred lines for resistance to stalk rot caused by *Fusarium* spp. in the field. *Plant Disease*, 2020, 105(9): 2306-2313
- [48] 王丽娟, 董怀玉, 董智, 张明会, 刘可杰, 杨蕾. 以菌土覆盖法鉴定玉米品种对茎腐病抗性的研究. *中国植保导刊*, 2023, 43(3): 5-8
WANG L J, DONG H Y, DONG Z, ZHANG M H, LIU K J, YANG L. Identification of resistance of maize cultivars to *Fusarium* stalk rot by soil mulching method. *China Plant Protection*, 2019, 43(3): 5-8
- [49] Sun Y, Ruan X, Ma L, Wang F, Gao X. Rapid screening and evaluation of maize seedling resistance to stalk rot caused by *Fusarium* spp. *Bio-Protocol Journal*, 2018, 8(10): e2859
- [50] Farber C, Bennett JS, Dou T, Abugalyon Y, Humpal D, Sanchez L, Toomey K, Kolomiets M, Kurouski D. Raman-based diagnostics of stalk rot disease of maize caused by *Colletotrichum graminicola*. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 722898
- [51] 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. The Field manual of maize diseases and pests. Beijing: China Agriculture Science and Technology Press, 2010
- [52] 段灿星, 曹言勇, 董怀玉, 夏玉生, 李红, 胡清玉, 杨知还, 王晓鸣. 玉米种质资源抗腐霉茎腐病和镰孢茎腐病精准鉴定. *中国农业科学*, 2022, 55(2): 265-279
DUAN C X, CAO Y Y, DONG H Y, XIA Y S, LI H, HU Q Y, YANG Z H, WANG X M. Precise characterization of maize germplasm for resistance to *Pythium* stalk rot and *Gibberella* stalk rot. *Scientia Agricultura Sinica*, 2022, 55(2): 265-279
- [53] 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
- [54] 段灿星, 王晓鸣, 武小菲, 宋风景, 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): 947-954

- Duan C X, Wang X M, Wu X F, 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): 947-954
- [55] 杨洋, 陈国康, 郭成, 张炜, 孙素丽, 王晓鸣, 朱振东, 段灿星. 玉米种质资源抗霉菌茎腐病鉴定. *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
- [56] 段灿星, 董怀玉, 李晓, 李春辉, 孙素丽, 朱振东, 王晓鸣. 玉米种质资源大规模多年多点多病害的自然发病抗性鉴定. *作物学报*, 2020, 46(8): 1135-1145
- Duan C X, Dong H Y, Li X, Li C H, Sun S L, Zhu Z D, Wang X M. A large-scale screening of maize germplasm for resistance to multiple diseases in multi-plot demonstration for several years under natural condition. *Acta Agronomica Sinica*, 2019, 46(8): 1135-1145
- [57] 肖明纲, 张攀, 赵北平, 郑福余, 王玉杰. 外引玉米自交系禾谷镰孢茎腐病抗性鉴定及抗性遗传初步分. *江苏农业科学*, 2020, 48(21): 123-127
- Xiao M G, Zhang Q, Zhao B P, Zheng F Y, Wang Y J. Identification and genetic analysis of resistance to stem rot of grain *Fusarium* in imported maize inbred lines. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2020, 48(21): 123-127
- [58] 金柳艳, 李明顺, 王志伟, 石洁, 郭宁, 刘树森, 张海剑. 美国玉米自交系对 4 种病原茎腐病的抗性鉴定及遗传多样性分析. *植物遗传资源学报*, 2019, 20(6): 1428-1437
- Jin L Y, Li M S, Wang Z W, Shi J, Guo N, Liu S S, Zhang H J. Resistance identification and genetic diversity analysis of American maize inbred lines to four pathogenic stalk rot diseases. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2019, 20(6): 1428-1437
- [59] Afolabi CG, Ojiambo PS, Ekpo EJA, Menkir A, Bandyopadhyay R. Novel sources of resistance to *Fusarium* stalk rot of maize in tropical Africa. *Plant Disease*, 2008, 92(5): 772-780
- [60] 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. Screening and evaluation of backbone inbred lines resistant to maize stalk rot in Liaoning Province. *Bulletin of Agricultural Science and Technology*, 2018 (10): 142-144
- [61] 贾曦, 王璐, 刘振林, 穆春华, 丁照华, 殷复伟. 玉米杂交种和自交系抗茎腐病鉴定. *山东农业科学*, 2017, 49 (1): 114-116
- Jia X, Wang L, Liu Z l, Mu C h, Ding Z h, Yin F w. Resistance identification of maize hybrids and inbred lines to stalk Rot. *Shandong Agricultural Sciences*. 2017, 49 (1): 114-116
- [62] 宋燕春, 裴二芹, 石云素, 王天宇, 黎裕. 玉米重要自交系的肿囊霉菌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
- [63] Toman J, White D G. Inheritance of resistance to anthracnose stalk rot of corn. *Phytopathology*, 1993, 83(9): 981-986
- [64] Yang D E, Jin D M, Wang B, Zhang D S, Nguyen H T, Zhang C L, Chen S J. Characterization and mapping of *Rpi1*, a gene that confers dominant resistance to stalk rot in maize. *Molecular Genetics And Genomics*, 2005, 274(3): 229-234
- [65] 杨典洱, 张承亮, 陈翠霞, 王岳光, 王斌, 张超良, 陈绍江. 禾谷镰孢菌引起玉米青枯病的抗性基因遗传分析. *作物学报*, 2002, 28(3): 389-392
- Yang D E, Zhang C L, Chen C X, Wang Y G, Wang B, Zhang C L, Chen S J. Genetic analysis of gene resistant to pathogen *Fusarium graminearum* in maize. *Acta Agronomica Sinica*, 2002, 28(3): 389-392
- [66] 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

- [67] 席章营, 任和平. 玉米对青枯病的抗性遗传研究. 华北农学报, 1992(3): 76-80
- Xi Z Y, Ren H P. Studies on the inheritance of resistance to green leaf blight in corn. Journal of North China Agronomy, 1992(3): 76-80
- [68] 宋风景. 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
- [69] 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 (2): 4-6
- Cao R H, Wang F R, Wang X L, Fu H Y, Chen Y X, Ren J H, Wang Z, Ma P Q. Study on the genetic resistance of maize to *Pythium inflatum* matthews. Genetics, 1996(2): 4-6
- [70] PèM E, Gianfranceschi L, Taramino G, Tarchini R, Angelini P, Dani M, Binelli G. Mapping quantitative trait loci (QTLs) for resistance to *Gibberella zeae* infection in maize. *MGG Molecular & General Genetics*, 1993, 241: 11-16
- [71] 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
- [72] 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
- [73] 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
- [74] 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
- [75] Jung M, Weldekidan T, Schaff D, Paterson A, Tingey S, Hawk J. Generation-means analysis and quantitative trait locus mapping of *Anthraco* stalk rot genes in maize. *Theoretical and Applied Genetics*, 1994, 89(4): 413-418
- [76] Chen Q, Song J, Du WP, Xu LY, Jiang Y, Zhang J, Xiang XL, Yu GR. Identification, mapping, and molecular marker development for *Rgsr8.1*: A new quantitative trait locus conferring resistance to *Gibberella* stalk rot in maize (*Zea mays* L.). *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1355
- [77] Rashid Z, Kaur H, Babu V, Singh P K, Harlapur S I, Nair S K. Identification and validation of genomic regions associated with *Charcoal* rot resistance in tropical maize by genome-wide association and linkage mapping. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12:726767
- [78] Rashid Z, Babu V, Sharma S S, Singh P K, Nair S K. Identification and validation of a key genomic region on chromosome 6 for resistance to *Fusarium* stalk rot in tropical maize. *Theoretical and Applied Genetics*, 2022, 135(12):4549-4563
- [79] Liu S S, Fu J X, Shang Z G, Song X Y, Zhao M M. Combination of genome-wide association study and QTL mapping reveals the genetic architecture of *Fusarium* stalk rot in maize. *Frontiers in Agronomy*, 2021, 2:590374
- [80] Hou M, Cao Y, Zhang X, Zhang S, Jia T, Yang J, Han S, Wang L, Li J, Wang H, Zhang L, Wu X, Duan C, Li H. Genome-wide association study of maize resistance to *Pythium aristosporum* stalk rot. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1239635
- [81] Zhang L, Hou M, Zhang X, Cao Y, Sun S, Zhu Z, Han S, Chen Y, Ku L, Duan C. Integrative transcriptome and proteome analysis reveals maize responses to *Fusarium verticillioides* infection inside the stalks. *Molecular plant Pathology*, 2023, 24(7): 693-710
- [82] Song J, Liu Y, Guo R, Pacheco A, Muñoz-Zavala C, Song W, Wang H, Cao S, Hu G, Zheng H, Dhliwayo T, San Vicente F, Prasanna B M, Wang C, Zhang

- X. Exploiting genomic tools for genetic dissection and improving the resistance to *Fusarium* stalk rot in tropical maize. *Theoretical and Applied Genetics*, 2024,137(5): 109
- [83] Bocianowski J. Using NGS technology and association mapping to identify candidate genes associated with *Fusarium* stalk rot resistance. *Genes (Basel)*, 2024, 15(1): 106
- [84] Song Y, Ma p, Gao j, Dong c, Wang z, Luan y, Chen j, Sun d, Jing p, Zhang x, Song w, Zhou z, Wu j. Natural variation in maize gene *ZmSBRI* confers seedling resistance to *Fusarium verticillioides*. *The Crop Journal*, 2024, 12(3):836-844
- [85] Wang C, Yang Q, Wang W, Li Y, Guo Y, Zhang D, Ma X, Song W, Zhao J, Xu M. A transposon-directed epigenetic change in *ZmCCT* underlies quantitative resistance to *Gibberella* stalk rot in maize. *new phytologist*, 2017, 215(4): 1503-1515
- [86] Li Y, Tong L, Deng L, Liu Q, Xing Y, Wang C, Liu B, Yang X, Xu M. Evaluation of *ZmCCT* haplotypes for genetic improvement of maize hybrids. *Theoretical and Applied Genetics*, 2017, 130(12): 2587-2600
- [87] Du F, Tao Y, Ma C, Zhu M, Guo C, Xu M. Effects of the quantitative trait locus *qPss3* on inhibition of photoperiod sensitivity and resistance to stalk rot disease in maize. *Theoretical and Applied Genetics*, 2023, 136(6): 126
- [88] Ku L, Tian L, Su H, Wang C, Wang X, Wu L, Shi Y, Li G, Wang Z, Wang H, Song X, Dou D, Ren Z, Chen Y. Dual functions of the *ZmCCT*-associated quantitative trait locus in flowering and stress responses under long-day conditions. *BMC Plant Biology*, 2016, 16(1): 239
- [89] Tang B, Zhang Z, Zhao X, Xu Y, Wang L, Chen XL, Wang W. Multi-Omics analysis reveals a regulatory network of *ZmCCT* during maize resistance to *Gibberella* stalk rot at the early stage. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 917493
- [90] 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): 585-96
- [91] Ye J, Zhong T, Zhang D, Ma C, Wang L, Yao L, Zhang Q, Zhu M, Xu M. The auxin-regulated protein *ZmAuxRP1* coordinates the balance between root growth and stalk rot disease resistance in maize. *Molecular Plant*, 12(3): 360-373
- [92] Sun Y, Ruan X, Wang Q, Zhou Y, Wang F, Ma L, Wang Z, Gao X. Integrated gene co-expression analysis and metabolites profiling highlight the important role of *ZmHIR3* in maize resistance to *Gibberella* stalk rot. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 664733
- [93] Ma L, Sun Y, Ruan X, Huang PC, Wang S, Li S, Zhou Y, Wang F, Cao Y, Wang Q, Wang Z, Kolomiets M V, Gao X. Genome-Wide characterization of jasmonates signaling components reveals the essential role of ZmCOI1a-ZmJAZ15 action module in regulating maize immunity to *Gibberella* stalk rot. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22(2): 870
- [94] Bai H, Si H, Zang J, Pang X, Yu L, Cao H, Xing J, Zhang K, Dong J. Comparative proteomic analysis of the defense response to *Gibberella* stalk rot in maize and reveals that *ZmWRKY83* is involved in plant disease resistance. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 694973
- [95] Sun J, Wang Y, Zhang X, Cheng Z, Song Y, Li H, Wang N, Liu S, Cao Z, Li H, Zheng W, Duan C, Cao Y. Transcriptomic and metabolomic analyses reveal the role of phenylalanine metabolism in the maize response to stalk rot caused by *Fusarium proliferatum*. *International Journal of Molecular Sciences*, 2024, 25(3): 1492
- [96] Zhang L, Hou M, Zhang X, Cao Y, Sun S, Zhu Z, Han S, Chen Y, Ku L, Duan C. Integrative transcriptome and proteome analysis reveals maize responses to *Fusarium verticillioides* infection inside the stalks. *molecular plant pathology*, 2023, 24(7): 693-710
- [97] 陈斌, 韩海亮, 侯俊峰, 谭禾平, 王桂跃, 赵福成. 玉米细菌性茎腐病研究进展. *中国植保导刊*, 2021, 41(8): 25-29, 65
- Chen B, Han H L, Hou J F, Tan H P, Wang G Y, Zhao F C. Research progress on bacterial stalk rot of maize. *China Plant Protection*, 2021, 41(8): 25-29,

[98]姚秀英,代真林,魏兰芳,张晋豪,姬广海.一株新的引起玉米细菌性茎腐病病原细菌的分离鉴定.植物病理学报,2021,51(5): 822-827

Yao X Y, Dai Z L, Wei L F, Zhang J H, Ji G H. isolation and identification of a new pathogenic bacterium causing bacterial stalk rot of maize. Acta
Phytopathologica Sinica, 2021, 51(5): 822-827

[99]魏荐邨.四川省小麦赤霉病与玉米茎腐病相互关系的研究.雅安:四川农业大学,2015

WEI J L. Study on the relationship between wheat scab and corn stalk rot in Sichuan Province. Yaan:Sichuan Agricultural University, 2015

