

章慧敏,宋旭东,周广飞,等. 玉米纹枯病研究进展[J]. 江苏农业科学,2022,50(2):8-14.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2022.02.002

玉米纹枯病研究进展

章慧敏¹, 宋旭东¹, 周广飞¹, 张振良¹, 冒宇翔¹, 陈国清^{1,2}, 陆虎华¹, 石明亮¹, 黄小兰¹, 薛林^{1,2}, 郝德荣¹

(1. 江苏沿江地区农业科学研究所,江苏如皋 226541; 2. 江苏省现代作物生产协同创新中心,江苏南京 210095)

摘要:玉米是全球三大粮食作物之一,具有重要的战略地位。玉米纹枯病是一种由立枯丝核菌(*Rhizoctonia solani*)侵染玉米引起的真菌性病害,在世界范围内广泛发生,每年造成的产量损失超过 10%。由于缺少免疫和高抗材料,且玉米对纹枯病的抗性为多基因控制的数量性状,易受环境影响,导致玉米纹枯病的抗性遗传和育种应用研究进展缓慢。对玉米纹枯病致病菌与致病机制、抗病种质资源筛选、抗性及相关数量性状座位(QTL)定位、抗性机制和防治方法的研究进展进行综述,以期开展玉米纹枯病抗性研究和应用提供新思路。

关键词:玉米纹枯病;育种;抗病种质资源;数量性状座位(QTL)

中图分类号:S435.131.4⁺9

文献标志码:A

文章编号:1002-1302(2022)02-0008-07

玉米是世界上重要的粮食作物之一,也是我国的重要粮食作物,然而由于病虫害的频繁发生与流行,致使玉米产量与品质严重受损。玉米纹枯病是玉米上的病害之一,在世界范围内均可发生,其为立枯丝核菌(*Rhizoctonia solani*)引起的真菌性病害^[1]。由于近年来玉米密植、玉米主产区的多年连作及缺少优质高抗玉米品种的应用,导致玉米纹枯病发病呈加快的趋势,一般年份发病率达 40%,严

重时发病率达 100%,使得玉米产量与品质快速下降^[2-4]。因此,研究并有效地控制纹枯病病害对玉米产业的发展和粮食安全具有重要价值。

1 玉米纹枯病致病病菌与致病机制

1.1 玉米纹枯病菌的分类

迄今,立枯丝核菌菌丝融合种群数量已经达到 14 个,Ogoshi 在融合群的基础上划分亚群,发现了 18 个立枯丝核菌亚群^[5-7]。玉米纹枯病在全世界范围内均有发生,但各发生地病原的种类存在一定差异。研究者发现,在拉丁美洲、菲律宾只有 AG1-IA^[8-9],而在土耳其的玉米上则分离到了 AG-4、AG-5、AG-10、AG-Ba 和 WAG-Z^[10],在印度发现了 AG-1-IA、AG-1-IB 和 AG-3^[11]。

我国各地区玉米纹枯病病菌的融合群也不尽相同。目前已经在东北地区鉴定出 AG1-IA、AG1-IB、AG1-IC、AG4-HG-I、AG4-HG-III、

收稿日期:2021-04-28

基金项目:南通市科技项目(编号:JC2020102);江苏沿江地区农科所青年科技基金[编号:YJ(2020)001];江苏现代农业产业技术体系建设专项资金;江苏省第十四批“六大人才高峰”高层次人才选拔培养资助项目(编号:NY-138)。

作者简介:章慧敏(1993—),女,安徽铜陵人,硕士,研究实习员,研究方向为玉米遗传育种。E-mail:hmzhang@qq.com。

通信作者:郝德荣,博士,研究员,研究方向为玉米遗传育种。E-mail:deronghao@jaas.ac.cn。

[79] 马佳妮,张超,吕雅慧,等. 基于长时间序列遥感数据反演 NPP 的耕地质量评价[J]. 农业机械学报,2019,50(1):202-208.

[80] Wu M Q, Zhang X Y, Huang W J, et al. Reconstruction of daily 30 m data from HJ CCD, GF-1 WFV, Landsat, and MODIS data for crop monitoring[J]. Remote Sensing, 2015, 7(12): 16293-16314.

[81] 和海霞,杨思全,陈伟涛,等. 环境减灾卫星高光谱数据在减灾中的应用研究[J]. 航天器工程,2011,20(6):118-125.

[82] Jongschaap R E E, Booij R. Spectral measurements at different spatial scales in potato: relating leaf, plant and canopy nitrogen status[J]. International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation, 2004, 5(3): 205-218.

[83] Stone M L, Solie J B, Raun W R, et al. Use of spectral radiance for correcting in-season fertilizer nitrogen deficiencies in winter wheat[J]. Transactions of the ASAE, 1996, 39(5): 1623-1631.

[84] Clevers J G P W, Kooistra L, Schaepman M E. Using spectral information from the NIR water absorption features for the retrieval of canopy water content[J]. International Journal of Applied Earth Observation & Geoinformation, 2008, 10(3): 388-397.

[85] Zhou X F, Huang W J, Zhang J C, et al. A novel combined spectral index for estimating the ratio of carotenoid to chlorophyll content to monitor crop physiological and phenological status[J]. International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation, 2019, 76: 128-142.

AG-5、WAG-Z、AG-Ba 等 8 个融合群^[6,12]。在华北地区已经鉴定出 AG1-IA、AG1-IB、AG-3、AG-5、CAG-3、CAG-6、CAG-8、CAG-9 和 CAG-10 等 9 个融合群^[13]。在华中地区的研究发现了 AG1-IA、AG-4、AG-5 与双核丝核菌的 AG-A、AG-B(O)、AG-E 和多核丝核菌的 WAG-Z 等 7 个融合群^[14-15]。在华东地区的研究已经鉴定到 AG1-IA、AG1-IC、AG5 等 3 个融合群^[16-17]，在华南地区研究发现了 AG1-IA、AG1-IB、AG4、AG5 和双核丝核菌的 AG-Bb 和 AG-K 融合群^[18-19]。西南地区的立枯丝核菌包括 6 个融合群：AG1-IA、AG1-IB、AG2-2 III B、AG4-HG I、AG-5 及玉蜀黍丝核菌融合群 WAG-Z^[20-21]。综合以上研究可以看出，我国的融合群种类丰富，这也许与我国地域广阔、南北纬度跨度大、地形地貌复杂、气候温度不同、土壤类型丰富、耕作制度和栽培作物种类差异较大等因素有关，这些因素使得融合群菌株形成独特的遗传背景，丰富了菌株的遗传多样性。在各地融合群中，AG1-IA 分离比例最高，为我国的优势融合群，原因可能在于 AG1-IA 具有较广的温度适应范围和较强的生长竞争能力。

1.2 玉米纹枯病病菌致病机制

植物与病原真菌的互作是一个十分复杂的系统，研究作物病原真菌的致病机制对于了解该作物与病原互作的机制具有重要意义。玉米纹枯病致病机制的研究相较于其他作物的相关研究较少。纹枯病病菌的侵染方式有直接穿透叶鞘表皮侵入、自然孔口侵入和气孔侵入等几种，以第 1 种侵入方式为主^[22]。通过电镜观察发现，菌丝附着到叶鞘后，首先在其表面伸长生长，然后长出分支，形成侵染垫，为病菌穿透寄主提供机械压力，使其强行刺入植株体内，同时分泌胞壁降解酶和毒素等物质分解、杀死细胞，以攫取营养供自身生长繁殖^[23-26]。

纹枯病病菌侵染植物时释放出的物质一般称为致病因子，这些代谢物质是植物产生病害的主要原因之一，其中关于细胞壁降解酶和毒素的研究较多。作为一种坏死性病原菌，纹枯病病菌在寄主感染期间至少产生 10 种不同的细胞壁降解酶^[27]。目前，关于纹枯病病菌产生的毒素成分尚不明确，但多数研究认为是羧酸及其衍生物或者糖类^[28-29]。在玉米中，病菌分泌的主要物质一般是多聚半乳糖醛酸酶(PG)、聚甲基半乳糖醛酸酶(PMG)和内切 β -1,4 葡聚糖酶(Cx)和粗毒素^[30-31]。研究发现，

酶对玉米叶鞘和叶片的侵染作用比毒素更显著，且单一酶或毒素接种不同抗性的玉米品种时并没有显示出差异，说明侵染过程是由酶、毒素或者协同其他因子共同促成的，但具体作用机制还需进一步探究^[32-35]。

近年来，随着生物测序技术和大数据分析技术的快速发展，国内外研究人员利用基因组学和转录组学对不同类型 AGs 融合菌进行比较，探索了立枯丝核菌转座元件、信号肽、分泌物质、致病基因的分布在植物致病性中的潜在作用，明确了致病性和酶相关基因与寄主范围之间存在的相关性，发现并验证了新的致病候选效应因子 AG1IA_09161(糖基转移酶 GT 家族 2 结构域)、AG1IA_05310(细胞色素 C 氧化酶组装蛋白 CTAG/Cox11 结构域)和 AG1IA_07795(肽酶抑制剂 I9 结构域)，预测到了更多信号转导通路中新的毒力相关因子^[36-37]。同时，结合蛋白组学鉴定到了包括木聚糖酶和抑制因子 I9 结构域在内的含有能够诱导植物细胞死亡的蛋白质效应物，且与生物营养菌相比，抑制物 I9 结构域在多种坏死性真菌的分泌体中更为丰富^[38]。这些进展为进一步剖析毒力机制提供了新的线索，对玉米纹枯病的致病机制研究具有重要的指导和借鉴意义。

2 玉米抗纹枯病种质资源的筛选

玉米纹枯病主要在玉米生长后期造成危害，尤其在南方高温高湿的环境下更易发生，目前仍无有效防控措施。目前已有的大量研究虽然没有发现免疫和极抗材料，但不同种质资源或品种对纹枯病的抗性表型是具有差异的，因此筛选抗病材料、挖掘抗病基因并将其用于抗纹枯病育种仍是一种经济有效且可以实现的方法。

为了获得抗纹枯病玉米种质材料，提高玉米纹枯病抗性育种水平，国内外研究人员对不同玉米材料进行了纹枯病抗性鉴定。Asif 等对 28 个玉米品种进行了抗病筛选，发现 4 个抗性品种^[39]；Chen 等从 282 份玉米自交系中鉴定出 4 个中抗自交系^[40]；李芦江等对 240 份玉米自交系纹枯病抗性进行人工接种鉴定，仅发现 4 份中抗自交系^[41]；蒙成等通过田间人工接种鉴定和自然发病，对 70 份外引改良玉米种质材料进行纹枯病抗性鉴定，筛选出高抗玉米纹枯病材料 11 份、中抗品种 2 份^[42]；崔丽娜从 620 份玉米种质资源中鉴定到 36 份抗性材料，仅占 5.8%，中抗材料 147 份，占 23.7%^[43]；段海明等对

45 个玉米新杂交组合进行抗性鉴定,发现 AK47 等 4 个组合表现为中抗^[44];黄天述等通过鉴定,从 285 份玉米种质资源中筛选出高抗、抗、中抗材料,占比分别为 1.0%、3.2%、13.7%^[45];黄明波等分别在温室和大田进行苗期和成株期玉米的抗性鉴定,从 54 份材料中筛选出 12 份苗期中抗材料,从 393 份玉米自交系中筛选出成株期高抗材料 5 份,抗性材料 27 份^[46];杨俊品等通过 3 年抗性鉴定,发现 CML270 高抗玉米纹枯病且抗性稳定^[47];程伟东等对 860 份玉米材料进行抗性鉴定,发现高抗、抗、中抗的比例分别为 3.49%、28.60%、26.16%,且农家种、杂合体中抗病材料所占比例较高^[48];李石初等对广西的 83 个糯玉米农家品种进行抗性鉴定,发现抗病品种占 42.2%,中抗品种占 40.9%^[49]。综上,目前尚未发现玉米对纹枯病免疫的自交系,且中高抗种质材料较少,主要来自 R15、R09、CML163、IFaZBt-116、LI037、CML270 等自交系和农家品种^[31-34,41-50],虽然有多个抗性鉴定结果显示,存在较抗病的玉米材料,但在育种上利用成功的较少。

3 玉米纹枯病抗性及相关 QTL 定位

相关研究已经证实,植物对纹枯病的抗性是数量性状^[51-52]。因此,QTL 的定位、验证和鉴定可以大大加快重要抗病基因的定位和克隆,从而有助于玉米抗纹枯病品种的选育。

目前,关于玉米上相关抗病基因定位的研究开展得较多,关于纹枯病抗性定位的研究相对较少。一直以来,研究人员通过分子标记遗传图谱,挖掘了一批玉米纹枯病抗性及相关 QTLs。Yang 等利用区间定位和复合区间定位分析法,挖掘出 10 个与玉米纹枯病抗性相关的主效 QTLs,其中 4 个与相对抗病指数有关,3 个与绝对病斑高有关,3 个与相对病斑高有关^[53];赵茂俊等通过复合区间作图检测到 28 个相关 QTLs,其中拔节期、抽穗期分别检测到 9、10 个 QTLs,以病情指数为标准的相关 QTLs 有 5 个,以相对病斑为标准的相关 QTLs 有 6 个^[54-56];刘昌林以病斑高为抗性指标,采用复合区间作图法定位到了 7 个抗性相关 QTLs,以病情指数为抗性指标,共定位到 11 个抗性相关 QTLs^[57];Chen 等检测到 4 个抗纹枯病 QTLs,分别位于第 6、7、10 号染色体上^[58];林海建等检测到 18 个抗纹枯病 QTLs,其中与病情指数相关的 QTLs 有 11 个,与病斑高度相关的 QTLs 有 7 个^[59-61]。综合分析可以发现,这些

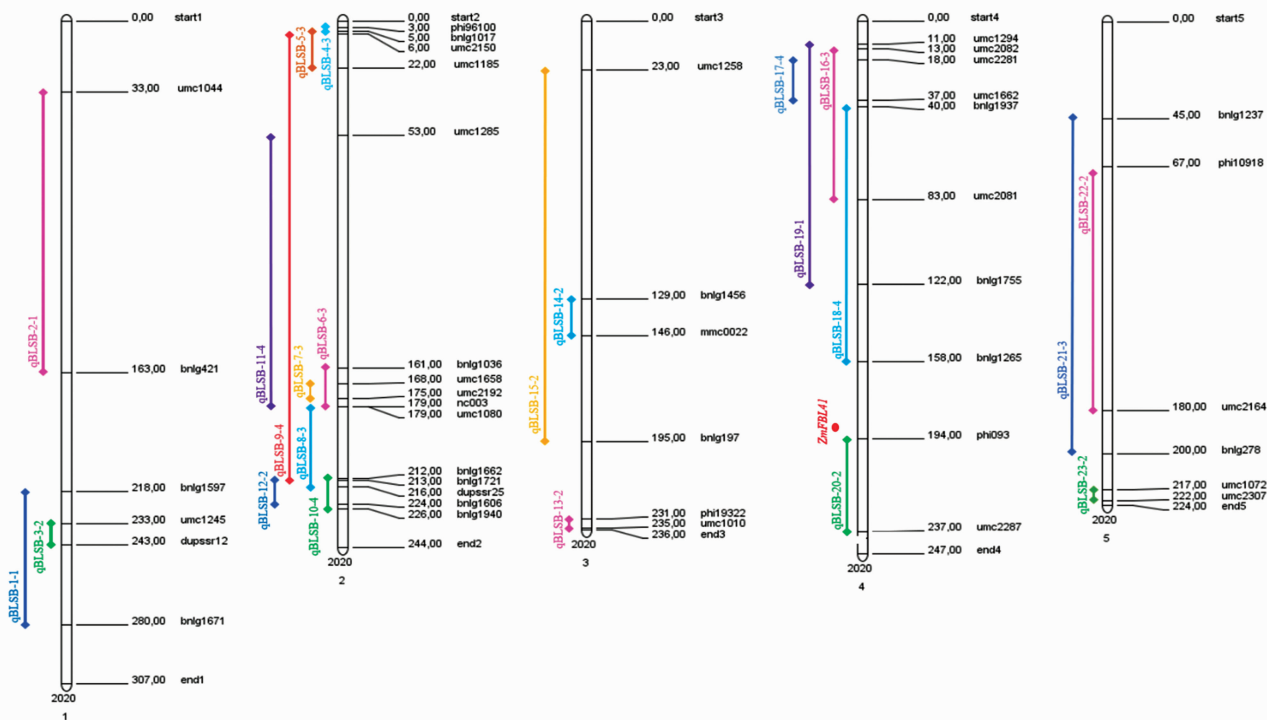
QTLs 在 10 条染色体上均有分布,第 6 号染色体上有 12 个,数量最多;其次是第 2 号染色体,发现了 9 个;第 10 号染色体上分布得最少,仅有 2 个(图 1)。但与水稻上定位的纹枯病抗性 QTLs 相比,玉米上的 QTLs 仅有约 50%,而且玉米上定位到的 QTLs 区间大,使得开发分子标记和精细定位抗性基因十分困难,造成研究进展缓慢。

4 玉米对纹枯病的抗性机制

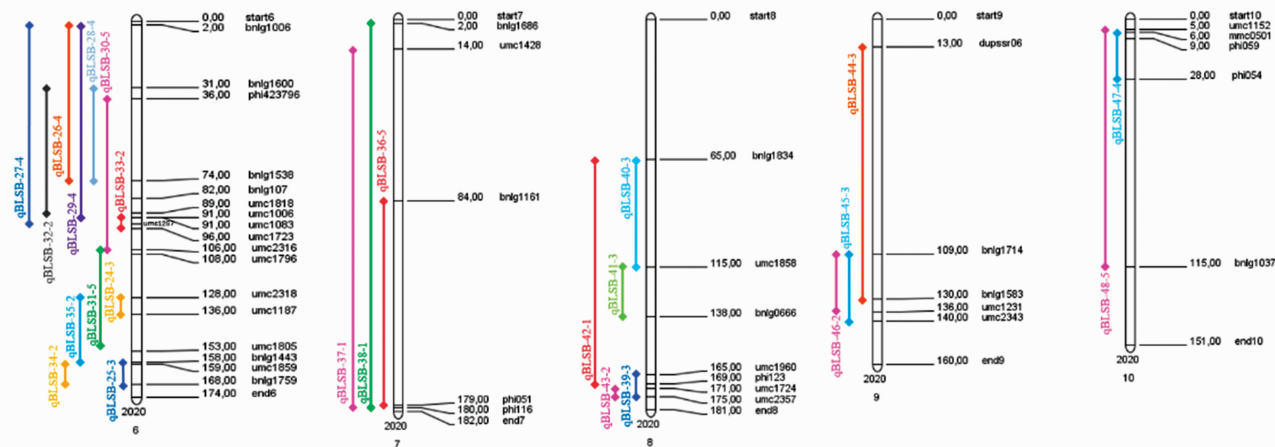
深入研究植物抗病机制有助于揭示其抗病性的本质,从而找到防治病害的新方法。目前,针对玉米纹枯病抗病机制的研究广泛却不深入,主要集中在以下几个方面:

一是抗病相关物质(活性氧、防御酶、木质素等)的研究。戴浩等对病原菌诱导后苗期玉米叶片上的活性氧(ROS)和细胞坏死情况进行动态检测,结果显示,玉米叶片 ROS 的积累在抗性材料中较感病材料中多,抗病叶片出现显著的细胞坏死反应^[62]。金庆超等发现,植株被侵染后,苯丙氨酸解氨酶活性在抗病品种中的增加速度显著高于感病品种^[63]。李荣花等发现,抗性品种中多酚氧化酶(PPO)活性增加的幅度比感病品种大^[64]。王绍敏等研究发现,玉米接种病原菌后,胼胝质和木质素等明显积累,结合苯丙氨酸解氨酶(PAL)活性动态变化及 PAL、POD 和 PR-1 基因的表达动态,证明 PAL 活性变化、木质素含量及基因表达之间有一定联系^[65]。Song 等发现,菌根侵染可以诱导玉米叶片中 DIMBOA 生物合成基因 BX9 和另外 2 个防御相关基因 PR2a 和 AOS 的表达,说明植物防御素 DIMBOA 的积累和菌根定殖诱导的系统防御反应在提高玉米菌根植株对纹枯病的抗性中起着至关重要的作用^[66]。

二是抗病相关基因的研究。邓路长等通过分析玉米 PAL 家族基因的表达模式,明确了 PAL 家族基因参与玉米同纹枯病病菌间的互作机制,只是在不同抗性材料中响应有所差异^[33]。高文成等发现,WRKY76 转录因子能被病原菌、水杨酸、茉莉酸诱导表达,说明其可能参与调控植物抗纹枯病反应^[67];戴浩等发现,PR1、ZmDREB2A、ZmERF3、WIP1、PAL 和 POD 基因在抗感自交系中的表达水平和表达时间有明显不同,推测这些基因在纹枯病病菌侵染时发挥作用^[62,65]。Yang 等克隆和鉴定纹枯病病菌诱导的启动子 pGRMZM2G174449,它在对立



a. 在 1~5 号染色体上的分布



b. 在 6~10 号染色体上的分布

qBLSB-1-1 中最后 1 位数字表示文章出处, 1 表示引自文献[53], 2 表示引自文献[56], 3 表示引自文献[57, 59-61], 4 表示引自文献[54-55], 5 表示引自文献[58]

图1 玉米纹枯病 QTL 位点在各染色体的分布

枯丝核菌的响应中起重要作用, 利用它可以更好地理解防御相关基因的调控机制, 用于培育增强和持久抗病的作物品种[68]。Li 等在玉米抗病自交系 Chang7-2 中, 发现 *ZmFBL41*Chang7-2 基因参与抗病机制调控, 该基因编码的蛋白因 2 个关键氨基酸变异而不能结合并降解底物 ZmCAD, 使木质素含量增加, 从而提高了玉米对纹枯病的抗性[69], 这是目前唯一解释清楚的玉米抗纹枯病途径。

三是利用组学等方法探究玉米在应对病菌时所调控的基因/蛋白差异表达情况。通过玉米抗纹

枯病基因表达谱和转录组测序分析发现, 差异基因主要集中在信号转导、代谢和防御途径、细胞转运、蛋白修饰加工、转录调控等方面[70-71]。高健结合前人研究结果, 推测植物被侵染后获得胁迫信号, 产生大量 miRNA 反向调控功能蛋白如 WRKY、MYB、NAC 等的转录表达, 激活防御信号网络调控基因产生抗性, 由此应对纹枯病的入侵[72]。同时与病原菌蛋白受体结合, 产生一些 R 基因产物(NBS-LRR、LRR 激酶等), 调节转录因子的表达及激素的内稳态, 激活相关通路基因, 产生抗病防御反应。曾兴

等对玉米纹枯病抗、感材料总蛋白表达进行分析,发现莽草酸激酶 I、铁氧-硫氧蛋白还原酶催化亚基(FTR-C)等增量表达能诱导抗病系统的启动,而磷酸核酮糖羧化酶/加氧酶大亚基、光合系统 I 反应中心 N 亚基等减量表达会抑制物质和能量代谢途径,最终导致植株感病死亡^[71]。

综上所述,研究人员针对玉米纹枯病抗性机制作出了各种努力,但无论在机制的剖析上还是在育种上的应用都十分有限,需要进行更深入、更广泛的挖掘和探索。

5 玉米纹枯病防治方法

目前防治纹枯病的方法主要分为 3 类:农业防治、化学防治和生物防治。农业防治方法主要有使用人工剥叶、加强栽培管理的方法,其中包括均衡施肥、适量施氮施钾、及时开沟排水、合理密植等方法以减轻发病程度,但其费时费力且效果不好^[73-74]。化学防治以保护玉米穗位节叶及相邻上下 2 张叶片为目标,有效药剂有井冈霉素、多菌灵、甲基硫菌灵、福美双·福美锌·福美甲肿及高效杀菌剂噻菌酯和醚菌酯等,化学防治效果明显,但对环境很不友好,多有残留^[75-78]。近年来,研究人员致力于生物防治的探索,发现一些生防菌株能对玉米纹枯病病菌进行有效抑制,如木霉属、黏帚霉属等,而研究较多、具有较大抑菌作用的有哈茨木霉与绿木霉^[79-82]。除此之外,芽孢杆菌、土曲霉、假单胞菌、色杆菌、轮枝孢菌等生防细菌也可用于玉米纹枯病的生物防治^[82-84]。很多生物菌不仅能抑制纹枯病病菌的生长,同时还能促进玉米的生长。通过生物防治法控制病害的速度较慢,一般不会对植物的抗病或增产产生立竿见影的效果,但其对农田生态环境及人、畜安全性高的优势明显。因此可见,生物防治技术会在未来农业绿色可持续发展中发挥重要作用。

6 展望

玉米纹枯病已经成为我国玉米产区的重要病害之一。目前,在抗纹枯病材料的筛选、创制、抗性基因的挖掘和抗病机制的研究等方面,成果并不理想。玉米纹枯病研究推进缓慢的原因可能以下几点:(1)纹枯病抗性表型由多基因控制,且受环境影响大,抗病表型难以被准确鉴定,以病级、病情指数为抗病表型受到的主观影响多,以致病表型不精

准。(2)大田自然抗病鉴定虽然省事,但采集的表型数据不准确;大田或温室人工接种耗费人力物力,投入高却成效慢,难以坚持,且玉米纹枯病抗性研究并非热点,获得的关注少,得到的支持也相对较少。(3)纹枯病病菌菌株分布广泛,生存力强,与玉米品系间相互作用,共同进化,致病与抗病机制变得愈加复杂。

在今后的研究中,一方面仍需依靠育种家不断扩大抗病种质资源筛选范围,从不同的玉米基因库中筛选出最具抗性的材料,同时需要优化抗病表型鉴定手段,或者尝试发现除病级、病情指数、病斑等其他可代表玉米对纹枯病抗性的新表型,或者利用新型智能作物表型鉴定技术,避免主观性的判断,使数据采集更简易、更精准、更客观。另一方面,可参考、借鉴其他针对数量性状抗病 QTL 挖掘的思路,进一步优化出适合玉米纹枯病抗性 QTL 挖掘的方法,及时尝试将新的生物技术运用到纹枯病抗病育种上,探索新通道。此外,育种、栽培、植保、土壤、人工智能等各专业的科学家可尝试跨专业、跨领域合作以开拓思路,融合并进,丰富研究方法与内容。

参考文献:

- [1] 赵茂俊,张志明,李晚忱,等. 玉米纹枯病研究进展[J]. 植物保护,2006,23(1):5-8.
- [2] 高立起,王占廷,梁秋华,等. 玉米纹枯病对种子产量及质量性状的影响[J]. 作物杂志,2004(4):17-19.
- [3] 唐海涛,荣延昭,杨俊品. 玉米纹枯病研究进展[J]. 玉米科学,2004(1):93-96,99.
- [4] 王振营,王晓鸣. 我国玉米病虫害发生现状、趋势与防控对策[J]. 植物保护,2019,45(1):1-11.
- [5] Parmeter J R. Biology and pathology of *Rhizoctonia solani* [M]. Berkeley:University of California Press,1970:7-19.
- [6] 孔婷婷,周晓锬,高增贵,等. 东北地区玉米纹枯病菌菌丝融合群鉴定及其致病力研究[J]. 玉米科学,2013,21(4):132-137.
- [7] 宁晓雪,苏跃,马玥,等. 立枯丝核菌研究进展[J]. 黑龙江农业科学,2019(2):140-143.
- [8] González-Vera A D, Bernardes-de-Assis J, Zala M, et al. Divergence between sympatric rice- and maize-infecting populations of *Rhizoctonia solani* AG-1 IA from Latin America[J]. Phytopathology,2010,100(2):172-182.
- [9] Pascual C B, Raymundo A D, Hyakumachi M. Efficacy of hypo virulent binucleate *Rhizoctonia* sp. to control banded leaf and sheath blight in corn[J]. Journal of General Plant Pathology,2000,66(1):95-102.
- [10] Demirci E, Kordali S. *Rhizoctonia* species and anastomosis group from corn kernels in Turkey[J]. Plant Disease,1999,83(9):879.

- [11] Lal M, Chaudhary S, Kumar M, et al. First report of collar and stem rot caused by *Rhizoctonia solani* AG1 - IA on *Sesbania sesban* in India[J]. Plant Disease, 2020, 104(12): 3251.
- [12] 李 菊, 夏海波, 于金凤. 中国东北地区玉米纹枯病菌的融合群鉴定[J]. 菌物学报, 2011, 30(3): 392 - 399.
- [13] 高卫东. 华北区玉米、高粱、谷子纹枯病病原学的初步研究[J]. 植物病理学报, 1987(4): 57 - 61.
- [14] 刘 茜. 抗纹枯病相关基因的玉米遗传转化及其后代抗病性鉴定[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2017: 1 - 7.
- [15] 夏海波. 黄淮海地区玉米纹枯病菌的遗传分化及玉米种质资源的抗病性鉴定[D]. 泰安: 山东农业大学, 2009: 38 - 46.
- [16] 陈厚德, 梁继农, 朱 华. 江苏玉米纹枯菌的菌丝融合群及致病力[J]. 植物病理学报, 1996(2): 43.
- [17] 韩海亮, 谭禾平, 赵福成, 等. 浙江省玉米纹枯病病原融合群鉴定及致病性研究[J]. 浙江农业科学, 2016, 57(3): 370 - 372.
- [18] 蒙姣荣, 张超冲, 李界秋, 等. 广西玉米纹枯病菌的菌丝融合群及其对杀菌剂的敏感性[J]. 中国农学通报, 2006(7): 452 - 454.
- [19] 温娜娜. 基于 SSR 的玉米、水稻纹枯病菌 (*Rhizoctonia solani* AG1 - IA) 群体遗传结构分析[D]. 泰安: 山东农业大学, 2012: 29 - 39.
- [20] 崔丽娜, 张小飞, 邹成佳, 等. 西南地区玉米纹枯病菌融合群鉴定和 UP - PCR 分析[J]. 植物保护学报, 2015, 42(6): 914 - 920.
- [21] 李华荣. 丝核菌 (*Rhizoctonia*) 属真菌的分类学进展[J]. 国外农学·植物保护, 1988(4): 9 - 14.
- [22] 陈 捷, 唐朝荣, 高增贵, 等. 玉米纹枯病菌侵染过程研究[J]. 沈阳农业大学学报, 2000(5): 503 - 506.
- [23] 李玲玲. 小麦纹枯病菌细胞壁降解酶的活性及病菌侵染对寄主防御酶活性的影响[D]. 泰安: 山东农业大学, 2011: 32 - 45.
- [24] 刘 丽, 张志明, 李代波, 等. 玉米纹枯病菌侵染的病理学观察及基因组甲基化敏感扩增多态性分析[J]. 农业生物技术学报, 2011, 19(2): 243 - 249.
- [25] 张国良, 闫大伟, 何祖华. 水稻纹枯病菌侵染过程的细胞学特征[J]. 中国细胞生物学报, 2010, 32(3): 451 - 455.
- [26] 张志明. 立枯丝核菌 AG1 - IA 诱导玉米差异表达基因的研究[D]. 雅安: 四川农业大学, 2006: 64 - 82.
- [27] 杨 媚, 杨迎青, 郑 丽, 等. 水稻纹枯病菌细胞壁降解酶组分分析、活性测定及其致病作用[J]. 中国水稻科学, 2012, 26(5): 600 - 606.
- [28] Vidhyasekaran P, Ponmalar T R, Samiyappan R, et al. Host - specific toxin production by *Rhizoctonia solani*, the rice sheath blight pathogen[J]. Phytopathology, 1997, 87(12): 1258 - 1263.
- [29] 陈夕军, 徐 艳, 童蕴慧, 等. 水稻纹枯病菌毒素致病机理研究[J]. 植物病理学报, 2009, 39(4): 439 - 443.
- [30] 陈 捷. 玉米纹枯病菌致病因子的研究[J]. 沈阳农业大学学报, 1999(3): 189 - 194.
- [31] 韩 爽. 玉米纹枯病菌内切多聚半乳糖醛酸酶基因的克隆表达及致病性分析[D]. 泰安: 山东农业大学, 2011: 97 - 99.
- [32] 曾 兴. 144 份玉米自交系纹枯病抗性相关性状的关联分析[D]. 温江: 四川农业大学, 2011: 67 - 76.
- [33] 邓路长, 崔丽娜, 杨 麟, 等. 玉米苯丙氨酸解氨酶家族基因的鉴定与纹枯病的抗病分析[J]. 分子植物育种, 2019, 17(3): 891 - 897.
- [34] 黄明波, 谭 君, 杨俊品, 等. 玉米纹枯病研究进展[J]. 西南农业学报, 2007(2): 209 - 213.
- [35] 张正禹, 董文汉, 包文静, 等. 立枯丝核菌 AG - 11A 对水稻致病力及粗毒素活性的测定方法研究[J]. 植物病理学报, 2017, 47(1): 82 - 91.
- [36] Razali N, Hisham S, Kumar I, et al. Comparative genomics: insights on the pathogenicity and lifestyle of *Rhizoctonia solani* [J]. International Journal of Molecular Sciences 2021, 22(4): 2183.
- [37] Zheng A P, Lin R M, Zhang D H, et al. The evolution and pathogenic mechanisms of the rice sheath blight pathogen [J]. Nature Communications, 2013, 4(1): 1424.
- [38] Anderson J, Sperschneider J, Win J, et al. Comparative secretome analysis of *Rhizoctonia solani* isolates with different host ranges reveals unique secretomes and cell death inducing effectors [J]. Scientific Reports, 2017, 7(1): 10410.
- [39] Asif N, Mall T P. Evaluation of maize genotypes for immunity against Banded Leaf and sheath blight disease [J]. Environment Conservation Journal, 2017, 18(3): 187 - 188.
- [40] Chen W S, Zhang M, Li L J. The resistance to banded leaf and sheath blight in maize of 282 inbred lines[J]. International Journal of Advanced Research in Agriculture, 2013, 1(9): 71 - 75.
- [41] 李芦江, 陈文生, 张 敏, 等. 240 份玉米自交系纹枯病抗性鉴定与评价[J]. 植物遗传资源学报, 2014, 15(5): 1113 - 1119.
- [42] 蒙 成, 梁庆平, 蒋益敏, 等. 70 份外引改良玉米种质对广西主要病害抗性鉴定[J]. 西南农业学报, 2019, 32(4): 720 - 727.
- [43] 崔丽娜. 西南地区玉米纹枯病菌 (*Rhizoctonia* spp.) 的种群组成及我国玉米种质资源对纹枯病的抗性评价[D]. 雅安: 四川农业大学, 2010: 32 - 34.
- [44] 段海明, 李可文, 陆西辉, 等. 45 个玉米杂交组合对玉米纹枯病的抗性鉴定[J]. 安徽科技学院学报, 2020, 34(1): 25 - 31.
- [45] 黄天述, 叶华智, 王晓鸣, 等. 玉米种质资源对纹枯病的抗性鉴定与评价[J]. 植物遗传资源学报, 2005, 6(3): 291 - 294, 347.
- [46] 黄明波. 玉米抗纹枯病分子标记辅助选择与表型选择的比较[D]. 雅安: 四川农业大学, 2008: 16 - 28.
- [47] 杨俊品, 唐海涛, 杨家秀, 等. 抗玉米纹枯病材料的鉴定及抗性遗传研究[J]. 植物病理学报, 2005(2): 174 - 178.
- [48] 程伟东, 李石初, 覃兰秋, 等. 广西玉米种质资源对纹枯病的抗性鉴定[J]. 植物遗传资源学报, 2009, 10(4): 566 - 571.
- [49] 李石初, 唐照磊, 杜 青, 等. 糯玉米种质资源对纹枯病的抗性评价[J]. 广西植保, 2018, 31(2): 1 - 4.
- [50] Rajput L S, Harlapur S I. Evaluation of fungicides and biocontrol agents for suppression of banded leaf and sheath blight of maize (*Zea mays*) [J]. Indian Phytopath, 2015, 68(2): 149 - 155.
- [51] Pinson S R M, Capdevielle F M, Oard J H, et al. Confirming QTLs and finding additional loci conditioning sheath blight resistance in rice using recombinant inbred lines [J]. Crop Science, 2005, 45(2): 503 - 510.
- [52] Zuo S M, Zhang Y F, Yin Y J, et al. Fine - mapping of *qSB - 9 TQ*,

- a gene conferring major quantitative resistance to rice sheath blight [J]. Molecular Breeding, 2014, 34(4): 2191–2203.
- [53] Yang H, Yang J P, Rong T, et al. QTL mapping of resistance to sheath blight in maize (*Zea mays* L.) [J]. Chinese Science Bulletin, 2005, 50(8): 782–787.
- [54] 赵茂俊. 抗玉米纹枯病种质资源筛选及 QTL 定位[D]. 雅安: 四川农业大学, 2004: 56–61.
- [55] 赵茂俊, 高世斌, 张志明, 等. 拔节期与抽穗期玉米抗纹枯病相关 QTL 的初步定位[J]. 分子细胞生物学报, 2006, 39(2): 139–144.
- [56] Zhao M J, Zhang Z M, Zhang S H, et al. Quantitative trait loci mapping of resistance to banded leaf and sheath blight in maize[J]. Chinese High Technology Letters, 2005, 15(5): 71–76.
- [57] 刘昌林. 利用重组自交系群体对玉米抗纹枯病及相关性状的 QTL 分析[D]. 雅安: 四川农业大学, 2010: 21–30.
- [58] Chen G P, Tan H, Zheng D B, et al. QTL mapping of resistance to banded leaf and sheath blight in maize [J]. Southwest China Journal of Agricultural Science, 2009, 22(4): 950–955.
- [59] 林海建, 刘昌林, 沈亚欧, 等. 基于 RIL 群体的玉米纹枯病抗性 QTL 分析[J]. 核农学报, 2013, 27(7): 895–903.
- [60] Lin H J, Tan D F, Zhang Z M, et al. Analysis of digenic epistatic and QTL × environment interactions for resistance to banded leaf and sheath blight in maize (*Zea mays*) [J]. International Journal of Agriculture & Biology, 2008, 10(6): 605–611.
- [61] Lin H J, Leng P F, Pan G T, et al. Association analysis of candidate quantitative trait loci for resistance to banded leaf and sheath blight in maize[J]. International Journal of Bioscience, Biochemistry and Bioinformatics, 2013, 3: 528–534.
- [62] 戴 浩, 罗丽雅, 张翠苹, 等. 两个玉米自交系对纹枯病的抗病反应机制初探[J]. 植物保护, 2016, 42(4): 34–42.
- [63] 金庆超, 叶华智, 张 敏. 苯丙氨酸解氨酶活性与玉米对纹枯病抗性的关系[J]. 四川农业大学学报, 2003, 21(2): 116–118.
- [64] 李荣花, 陈 捷, 高增贵, 等. 玉米纹枯病抗性与防御酶关系的研究[J]. 天津师范大学学报(自然科学版), 2005, 25(4): 32–36.
- [65] 王绍敏, 赵新兰, 马亚男, 等. 不同致病力 *Rhizoctonia* 菌株对玉米木质素代谢、总酚含量及相关基因表达的影响[J]. 甘肃农业大学学报, 2017, 52(5): 55–60.
- [66] Song Y Y, Cao M, Xie L J, et al. Induction of DIMBOA accumulation and systemic defense responses as a mechanism of enhanced resistance of mycorrhizal corn (*Zea mays* L.) to sheath blight[J]. Mycorrhiza, 2011, 21(8): 721–731.
- [67] 高文成, 李 玥, 张银超, 等. 玉米转录因子 WRKY76 克隆及抗纹枯病表达模式分析[J]. 广西植物, 2016, 36(3): 273–279, 272.
- [68] Yang F F, Ding X H, Chen J, et al. Functional analysis of the GRMZM2G174449 promoter to identify *Rhizoctonia solani* – inducible cis – elements in maize[J]. BMC Plant Biology 2017, 17(1): 233.
- [69] Li N, Lin B, Wang H, et al. Natural variation in *ZmFBL1* confers banded leaf and sheath blight resistance in maize [J]. Nature Genetics, 2019, 51(10): 1540–1548.
- [70] Zhang Z M, Liu L, Lin H, et al. Identification of genes differentially expressed in maize (*Zea mays* L.) during *Rhizoctonia solani* Kühn infection by suppression subtractive hybridization [J]. African Journal of Biotechnology, 2012, 11(12): 2827–2838.
- [71] 曾 兴, 李 芸, 林海建, 等. 不同抗性玉米自交系接种纹枯病菌后蛋白表达的差异分析[J]. 农业生物技术学报, 2011, 19(2): 250–257.
- [72] 高 健. 玉米抗纹枯病全基因组差异表达基因分析及分子调控机制研究[D]. 雅安: 四川农业大学, 2015: 66–72.
- [73] 刘 畅. 辽宁省水稻纹枯病菌主要生物学性状分析及防控技术研究[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2018: 31–34.
- [74] 苏 博, 江湖彪, 乔建礼, 等. 玉米纹枯病生防菌 DZSY21 的抗病机制[J]. 浙江农业学报, 2017, 29(3): 450–459.
- [75] 陈华保, 张晋康, 杨春平, 等. 增效剂加倍杀对井冈霉素防治玉米纹枯病的增效作用[J]. 四川农业大学学报, 2011, 29(1): 80–83.
- [76] 潘彩芳, 农秋平, 何桃洋. 20% 井冈霉素防治玉米纹枯病不同施用方法对比试验[J]. 广西植保, 2012, 25(1): 10–11.
- [77] 王志伟. 玉米茎腐病和纹枯病的有效防治药剂筛选及田间防治试验[D]. 泰安: 山东农业大学, 2020: 43–45.
- [78] 黄建华, 何东兵, 陈宏州, 等. 井冈霉素与氟环唑防治水稻纹枯病的配方离体筛选及田间应用效果[J]. 江苏农业科学, 2020, 48(23): 108–110.
- [79] Larkin R P, Griffin T S, Honeycutt C W, et al. Rotation and cover crop effects on soilborne potato diseases, tuber yield, and soil microbial communities[J]. Plant Disease, 2010, 94(12): 1491–1502.
- [80] Dahima V, Sharma S S, Chauhan D, et al. Physiopathological studies, stage of infection and management of banded leaf and sheath blight of maize[J]. Annals of Plant Protection Sciences, 2018, 26(1): 170–174.
- [81] Tägele S B, Kim S W, Lee H G, et al. Effectiveness of multi – trait *Burkholderia* contaminans KNU17BH in growth promotion and management of banded leaf and sheath blight in maize seedling[J]. Microbiological Research, 2018, 214: 8–18.
- [82] Devi B, Thakur B R. Integrated management of banded leaf and sheath blight of maize caused by *Rhizoctonia solani* f. sp. *sasakii* [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, India Section B: Biological Sciences, 2018, 88(2): 769–777.
- [83] Rana A, Sahgal M, Kumar P. Biocontrol prospects of *Pseudomonas fluorescens* AS15 against banded leaf and sheath blight disease of maize under field condition in conducive soil [J]. National Academy Science Letters, 2019, 42(5): 425–428.
- [84] 于艳敏, 赵北平, 高洪儒, 等. 生防菌 R13 对水稻纹枯病菌原菌的抑制作用[J]. 黑龙江农业科学, 2010(1): 3–4, 7.