

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2022.13055

玉米种质资源对拟轮枝镰孢与禾谷镰孢穗腐病的抗性精准鉴定与分析

段灿星¹ 崔丽娜² 夏玉生¹ 董怀玉³ 杨知还¹ 胡清玉¹ 孙素丽¹
李 晓² 朱振东¹ 王晓鸣^{1,*}

¹ 中国农业科学院作物科学研究所 / 农作物基因资源与基因改良国家重大科学工程, 北京 100081; ² 四川省农业科学院植物保护研究所, 四川成都 610066; ³ 辽宁省农业科学院植物保护研究所, 辽宁沈阳 110161

摘 要: 穗腐病是我国玉米生产上的重要病害, 严重影响玉米的产量和品质。利用抗病品种是控制穗腐病的安全有效措施。抗性资源是开展抗病育种的物质基础。本研究优化和完善了玉米种质抗镰孢穗腐病精准鉴定的方法, 比较分析了花丝通道注射接种和果穗注射(创伤)接种鉴定的穗腐病抗性, 发现 2 种方法鉴定出的抗性结果具有高度的一致性(相关系数 $r \geq 0.90$)。2018—2020 年, 在北京昌平和四川西昌, 利用花丝通道注射接种法, 对 690 份代表性玉米种质进行了抗拟轮枝镰孢穗腐病的精准鉴定与评价, 筛选出 H446、YCF、辽 2309、吉资 1055、Y1723、XF8-3、铁 97085 等 35 份具有稳定抗性的种质, 占比为 5.07%。6 个环境下玉米对拟轮枝镰孢穗腐病抗性的相关系数为 0~0.48, 同一年度(2018、2019 和 2020 年) 2 个鉴定点穗腐病抗性值之间的 r 值分别为 0.03、0.20 和 0.15, 3 个年度间穗腐病综合抗性的相关系数为 0.20、0.30 和 0.35, 表明在不同环境下玉米对拟轮枝镰孢穗腐病的抗性反应存在较大差异。在辽宁沈阳和四川西昌共 6 个环境下, 对 690 份种质进行了抗禾谷镰孢穗腐病精准鉴定, 6 个环境下玉米种质抗性的相关系数为 0~0.39, 2018、2019 和 2020 年 2 个鉴定点之间的 r 值分别为 0.05、0.25 和 0.29, 表明环境因素对玉米抗禾谷镰孢穗腐病的表型存在较大影响; 3 个年度间镰孢穗腐病综合抗性的 r 值为 0.14、0.20 和 0.13, 显示年度间综合性抗性差异较大。共鉴定出 17 份对禾谷镰孢穗腐病具有稳定抗性的种质(H446、MC7528、Y1632、Y1679、吉资 1055、铁 97085 等)。690 份种质对上述 2 种穗腐病抗性的相关系数为 0.52, 表明其对 2 种穗腐病的抗性存在中等水平的相关性。H446、吉资 1055、铁 97085 三份种质在所有鉴定环境中均对 2 种穗腐病表现出稳定抗性, 是玉米抗穗腐病育种和品种抗性改良的宝贵资源。

关键词: 玉米种质; 拟轮枝镰孢穗腐病; 禾谷镰孢穗腐病; 花丝通道注射接种; 果穗注射接种; 精准鉴定

Precise characterization and analysis of maize germplasm resources for resistance to *Fusarium* ear rot and *Gibberella* ear rot

DUAN Can-Xing¹, CUI Li-Na², XIA Yu-Sheng¹, DONG Huai-Yu³, YANG Zhi-Huan¹, HU Qing-Yu¹, SUN Su-Li¹, LI Xiao², ZHU Zhen-Dong¹, and WANG Xiao-Ming^{1,*}

¹ Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences / National Key Facility for Crop Gene Resources and Genetic Improvement, Beijing 100081, China; ² Institute of Plant Protection, Sichuan Academy of Agricultural Sciences, Chengdu 610066, Sichuan, China; ³ Institute of Plant Protection, Liaoning Academy of Agricultural Sciences, Shenyang 110161, Liaoning, China

Abstract: Ear rot is a severe disease in maize production in China, which often leads to a considerable decline in yield and quality. The development and utilization of resistant cultivars is an economical and effective method for controlling ear rot. Resistant

本研究由国家重点研发计划项目(2016YFD0100103), 中国农业科学院农业科技创新工程项目(CAAS-ASTIP-2017-ICS)和玉米藏粮于技项目(CAAS-ZDRW2020004)资助。

This study was supported by the National Key Research and Development Program of China (2016YFD0100103), the Agricultural Science and Technology Innovation Program of the Chinese Academy of Agricultural Sciences (CAAS-ASTIP-2017-ICS), and the Project for Storing Corn in Science and Technology (CAAS-ZDRW2020004).

* 通信作者(Corresponding author): 王晓鸣, E-mail: wangxiaoming@caas.cn

第一作者联系方式: E-mail: duancanxing@caas.cn

Received (收稿日期): 2021-09-16; Accepted (接受日期): 2022-01-05; Published online (网络出版日期): 2022-02-09.

URL: <https://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20220209.0947.003.html>

resources are the material basis for resistance breeding. The methods for precise identification of maize germplasm resistance to ear rot were optimized and improved. Correlation analysis between silk channel inoculation and ear injection inoculation (traumatic inoculation) for screening of maize resistance to ear rot was performed and correlation coefficients (r) were not less than 0.90, indicating high correlation between maize ear rot resistance identified by silk channel and ear injection inoculation. The precise evaluation of 690 maize accessions resistance to *Fusarium* ear rot (FER, caused by *Fusarium verticillioides*) was conducted with silk channel inoculation at six different environments in Changping of Beijing and Xichang of Sichuan from 2018 to 2020. A total of 35 maize resources with stable FER resistance, such as H446, YCF, Liao 2309, Jizi 1055, Y1723, XF8-3, Tie 97085 and so on, were screened out, accounting for 5.07% of total accessions. Correlation coefficients of maize resistance to FER between any two sites among six different environments varied from 0 to 0.48. The r -values between two sites in 2018, 2019, and 2020 were 0.03, 0.20, and 0.15, respectively. The r -values between pairwise annual comprehensive FER resistance among three years were 0.20, 0.30, and 0.35, indicating that the resistance reaction of 690 accessions to FER exhibited obvious differences among different environments. During 2018–2020, 690 maize resources were precisely identified for resistance to *Gibberella* ear rot (GER, caused by *Fusarium graminearum*) with silk channel inoculation at six different environments in Shenyang of Liaoning and Xichang of Sichuan. Correlation coefficients of GER resistance in 690 maize resources between any two sites among six environments ranged from 0 to 0.39. The r -values between two sites in 2018, 2019, and 2020 were 0.05, 0.25, and 0.29, respectively, indicating that the environments had a relatively great influence on GER resistance in maize. The r -values between pairwise annual comprehensive GER resistance among three years were 0.14, 0.20, and 0.13, indicating considerable differences in annual comprehensive resistance. Seventeen inbred lines (H446, MC7528, Y1632, Y1679, Jizi 1055, Tie 97085, and so on) with stable resistance to GER at diverse environments were identified. The r -value of 0.52 between FER and GER resistance in 690 maize germplasm exhibited moderate correlation. The six-point experimental data for FER and GER resistance indicated three maize inbred lines (H446, Jizi 1055, and Tie 97085) expressed stable resistance to both FER and GSR, which were precious resources for breeding ear rot resistant varieties or improvement of cultivar resistance.

Keywords: maize germplasm; *Fusarium* ear rot; *Gibberella* ear rot; silk channel inoculation; ear injection inoculation; precise characterization

玉米(*Zea mays* L.)是我国第一大粮食作物,在国民经济和农业生产中占有重要地位。自 2005 年以来,玉米播种面积和总产量持续上升,2015 年创历史新高,分别达到 4496.8 万公顷和 26,499.2 万吨,此后虽有所下降,但 2019 年播种面积和总产量仍达 4128.4 万公顷和 26,077.9 万吨,分别占谷物总种植面积和总产量的 42.19%和 42.49% (<http://www.stats.gov.cn/tjsj/ndsj/2020/indexch.htm>)。因此,玉米的安全生产、贮藏和可持续发展直接影响到我国粮食安全以及延伸产业的健康发展^[1]。

穗腐病是世界玉米产区普遍发生的一种真菌病害,也是目前我国玉米生产上最重要的病害之一,广泛发生于各个玉米种植区。在玉米生长后期的灌浆至成熟阶段,一旦出现连续阴雨天气,或穗部虫害严重,或品种籽粒脱水过慢,就可能发生严重的穗腐病,造成整个果穗或部分籽粒霉变、腐烂,严重影响玉米产量和品质。在我国,穗腐病田间发生率通常为 10%~20%,造成产量损失 5%~10%;重发年份田间发病率达 10%~40%,感病品种发病率可高达 50%以上;1998 年,四川穗腐病的发病率高达 75%,造成 30%~40%的玉米产量损失^[2-6]。除直接危害造成产量损失外,穗腐病致病菌还会产生多种真菌毒素,如拟轮枝镰孢产生的伏马毒素和 T-2 毒素,禾谷镰孢产生的脱氧雪腐镰刀菌烯醇、玉米赤霉烯酮和

镰孢菌素 C 毒素,黄曲霉产生的黄曲霉毒素等,可以引起食物中毒,严重威胁人畜健康^[2-10]。

玉米穗腐病致病菌种类繁多,国内外已报道 70 多种病原真菌能引起穗腐病。在我国,穗腐病的致病菌已超过 40 余种,包括拟轮枝镰孢(*Fusarium verticillioides*)、禾谷镰孢(*F. graminearum*)、层出镰孢(*F. proliferatum*)、南方镰孢(*F. meridionale*)、黄曲霉(*Aspergillus flavus*)、多主枝孢(*Cladosporium herbarum*)、青霉(*Penicillium* spp.)、木霉(*Trichoderma* spp.)、离蠕孢(*Bipolaris* spp.)、丝核菌(*Rhizoctonia* spp.)等,其中拟轮枝镰孢与禾谷镰孢是我国玉米穗腐病的优势致病菌^[9-15],广泛分布于我国各玉米主产区,给玉米生产造成了严重威胁,制约玉米全程机械化的发展,因此,控制穗腐病的发生和危害,对于保障玉米的安全生产、贮藏和推进玉米全程机械化进程,具有十分重要的意义。

镰孢穗腐病发生于玉米生长后期,致病镰孢种类多,且能通过多种途径进行传播,包括气流、土壤、病残体、昆虫以及种子带菌等,导致田间防治困难,化学农药、生物制剂和物理措施等均难以达到理想的防治效果。田间病害调查和新品种抗病鉴定表明,不同品种之间存在明显的抗性差异,抗病品种具有显著降低病害发生率、减轻产量损失的作用。因此,种植和利用抗穗腐病品种是控制该病害

的安全、经济和有效措施。优异、稳定的抗性资源是进行抗病品种选育的前提和基础。有关玉米抗镰孢穗腐病鉴定与评价工作,国内外已有相关报道,初步筛选出一批对穗腐病具有不同抗性水平的种质资源、中间材料和杂交种,部分材料已用于抗性基因挖掘和种质创新研究,推动了玉米抗穗腐病研究的进展^[16-24]。然而,上述研究绝大部分都是针对单一穗腐病进行鉴定的,比如拟轮枝镰孢穗腐病,因此被鉴定种质对其他穗腐病抗性如何,尚未可知。我国玉米种质资源保藏量十分丰富,但绝大部分种质尚未进行充分的抗病鉴定和用于抗性育种,且以往的抗性鉴定评价通常均在单一的抗病鉴定圃完成,很少开展多年多点的鉴定,而穗腐病的发病程度受环境因素影响大,因此,尚不明确这些种质在不同年份和不同环境下对穗腐病的抗性表现。

通过对 2000 余份具有丰富遗传背景的玉米种质资源进行大规模多年多点的田间自然发病抗性鉴定,筛选出综合抗性较好或农艺性状突出的代表性种质 690 份^[1]。分析和验证玉米抗镰孢穗腐病鉴定与评价的方法,在此基础上,优化和完善玉米种质抗拟轮枝镰孢穗腐病与禾谷镰孢穗腐病精准鉴定的技术规程,对 690 份种质进行 3 年共 6 点的人工接种抗穗腐病精准鉴定,明确其对拟轮枝镰孢穗腐病与禾谷镰孢穗腐病的真实抗性水平,筛选出在不同环境下对穗腐病均表现稳定抗性的资源。研究结果为大规模开展玉米种质抗穗腐病精准鉴定提供科学的方法,为开展玉米穗腐病抗性遗传、抗性基因挖掘和抗穗腐病育种以及优良品种的抗性改良提供可利用的抗性资源。

1 材料与方法

1.1 供试植物材料

由国家重点研发计划“玉米种质资源精准鉴定与创新利用”项目组提供的具有丰富遗传多样性的

代表性玉米自交系 690 份,分别来源于中国农业科学院作物科学研究所、北京市农林科学院、河北省农林科学院粮油作物研究所、山东省农业科学院玉米研究所、河南省农业科学院粮食作物研究所、辽宁省农业科学院、四川省农业科学院作物研究所、甘肃省农业科学院作物研究所、内蒙古自治区农牧业科学院、黑龙江省农业科学院玉米研究所和黑龙江省农业科学院草业研究所。

1.2 鉴定用病原菌

具有强致病力的拟轮枝镰孢由中国农业科学院作物科学研究所和四川省农业科学院植物保护研究所分离、纯化和保存,禾谷镰孢由辽宁省农业科学院植物保护研究所和四川省农业科学院植物保护研究所分离、鉴定、保存和培养备用。

1.3 穗腐病鉴定圃

玉米抗穗腐病精准鉴定在具备良好的自然发病环境的抗病鉴定圃进行。同一批次的种质资源在 3 个不同生态环境中进行 2 年抗病鉴定,或在 2 个不同生态环境中进行 3 年的抗病鉴定。拟轮枝镰孢穗腐病鉴定圃设置在北京昌平(40°10'N, 116°14'E)、四川西昌(27°50'N, 102°09'E),禾谷镰孢穗腐病鉴定圃设置于辽宁沈阳(42°04'N, 123°58'E)、四川西昌(27°50'N, 102°09'E)。

1.4 穗腐病鉴定圃

试验材料采取随机排列,每份材料双行种植,行长 5 m,行距 0.6 m,每行留苗 25 株,植株密度为 67,500 株 hm^{-2} (西南地区为 60,000 株 hm^{-2})。田间采用双小区(背靠背)种植(图 1),观察道宽 1 m。每隔 100 行设置 1 组已知抗病/感病对照材料,常用的为 X178 (抗)、B73 (感)或掖 478 (感)(如果某鉴定点出现上述抗、感自交系生长不适的话,在现有对照种的基础上,再增加 1 组适于当地生长且抗感特性稳定的材料做对照种),苗期和大喇叭口期防治玉米螟或黏虫,保证鉴定材料能正常吐丝授粉。

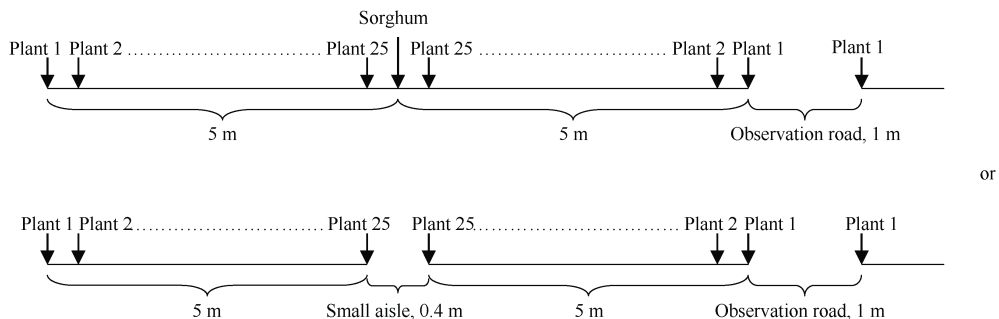


图 1 玉米材料播种示意图

Fig. 1 Seeding sketch map of maize accessions

1.5 接种体准备

1.5.1 拟轮枝镰孢 将拟轮枝镰孢菌株接种在 PDA 平板培养基上进行黑暗培养, 约 2 周即可在菌落上产生大量小型分生孢子。用无菌水冲洗下菌落表面的分生孢子并将孢子悬浮液浓度调至 2×10^6 个孢子 mL^{-1} , 即可用于接种。

1.5.2 禾谷镰孢 将致病力强的禾谷镰孢菌株接种于高压灭菌的 SN 低营养液体培养基(KH_2PO_4 1 g, KCl 0.5 g, KNO_3 1 g, $\text{MgSO}_4\cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 0.5 g, 葡萄糖 0.2 g, 蔗糖 0.2 g, 加蒸馏水补足至 1000 mL)中, 于 25°C 下黑暗振荡培养 1~2 周, 可产生大量大型分生孢子, 置于 4°C 下保存。准备接种时, 将液体经双层灭菌纱布过滤, 孢子悬浮液浓度调至 2×10^6 个孢子 mL^{-1} , 即可用于接种。

1.6 穗腐病接种

1.6.1 花丝通道接种 在植株果穗吐丝 3~5 d 或花丝长度达 5~10 cm 后, 利用可定量的连续注射器, 在果穗花丝通道侧边插入至通道中空部位, 每穗注

射接种 2 mL 孢子悬浮液。接种后正常肥水管理。对经重复鉴定表现抗病的材料进行第 3 次接种鉴定, 此次接种前, 鉴定材料果穗进行套袋并授粉自交, 然后以相同方法接种。

1.6.2 果穗注射(创伤)接种 拟轮枝镰孢穗腐病也可选择果穗注射接种法。在植株果穗吐丝 10 d 后, 利用可定量的连续注射器, 于果穗中部进行创伤注射接种, 每穗接种 2 mL 孢子悬浮液。接种后正常肥水管理。对经重复鉴定表现抗病的材料进行第 3 次接种鉴定, 此次接种前, 鉴定材料果穗进行套袋并授粉自交, 然后以相同方法接种。

1.7 抗病性调查与评价

在鉴定材料进入蜡熟末期时, 逐株剥除果穗苞叶, 收取果穗置阴凉干燥处, 利用玉米穗腐病图像识别与自动成像系统(该成像系统是基于机器学习来实现对玉米穗腐病的图像识别与分割, 由国家农业信息化工程技术研究中心定制)逐株扫描果穗, 读取果穗发病面积, 按表 1 描述将其转换成病情级别。

表 1 玉米抗穗腐病鉴定病情级别划分
Table 1 Classification of disease score of maize resistance to ear rot

病情分级 Scale	描述 Description
1	发病面积占果穗总面积 0~1% 0~1% of the diseased ear surface
3	发病面积占果穗总面积 2%~10% 2%~10% of the diseased ear surface
5	发病面积占果穗总面积 11%~25% 11%~25% of the diseased ear surface
7	发病面积占果穗总面积 26%~50% 26%~50% of the diseased ear surface
9	发病面积占果穗总面积 51%~100% 51%~100% of the diseased ear surface

根据单穗病情级别, 计算每份材料的平均病情级别, 进行抗性评价(表 2)。穗腐病平均病情级别计算公式如下:

$$ERS_A = \frac{\sum_{i=1}^n ERS}{n}$$

ERS 为穗腐病病情级别(ear rot score, ERS), ERS_A 为穗腐病平均病情级别(ear rot score on average, ERS_A); $i=1$, 为第 1 个单株, n 为最后第 n 个单株。计算保留 1 位小数。

1.8 数据分析

利用 Microsoft Excel 2010 对抗性鉴定的表型数据进行分析与处理。利用 R 语言 ggplot 2 中的相关性分析模块进行作图, 对 690 份种质在不同年份和不同环境下的抗穗腐病鉴定数据(平均发病级别)进行相关性分析。

表 2 玉米对穗腐病的抗性评价标准
Table 2 The criteria of evaluation of maize resistance to ear rot

平均发病级别 Ear rot score on average	抗性 Resistance
≤ 1.5	高抗 Highly resistant (HR)
1.6~3.5	抗 Resistant (R)
3.6~5.5	中抗 Moderately resistant (MR)
5.6~7.5	感 Susceptible (S)
7.6~9.0	高感 Highly susceptible (HS)

2 结果与分析

2.1 花丝通道接种和果穗注射(创伤)接种穗腐病分析

2016—2017 年, 在北京昌平, 利用花丝通道和果穗注射接种的方法对随机挑选的 100 个玉米品种和种质资源进行了拟轮枝镰孢穗腐病与禾谷镰孢穗腐病的抗性鉴定与评价, 结果表明, 用上述 2 种

方法鉴定的结果一致性高。在拟轮枝镰孢穗腐病抗性鉴定中, 通过花丝通道接种和果穗注射接种的抗病对照 X178, 平均病情级别分别为 3.5 和 2.6, 均表现为抗病, 感病对照 B73 的平均病情级别分别为 7.8 和 8.4, 均表现为高感, 在这 2 种接种方法中, 84.0% 的被鉴定材料对拟轮枝镰孢穗腐病的抗性反应表现一致(相同的抗性水平), 仅少数材料的抗性级别在 2 种鉴定方法中存在一定差异(图 2)。对上述 2 种方法鉴定的拟轮枝镰孢穗腐病抗性结果进行相关性分析表明, 两者的相关系数 $r = 0.92$, 表明 2 种接种鉴定的评价结果具有高度的相关性(图 2-A)。在禾谷镰孢穗腐病抗性鉴定中, 抗病对照 X178 在上述 2 种鉴定方法中的平均病情级别分别为 2.5 和 3.1, 均表现为抗病, 感病对照 B73 的平均病情级别分别为 8.2 和 8.5, 均表现为高感, 80.0% 的玉米

材料通过 2 种接种方法鉴定的禾谷镰孢穗腐病抗性水平一致, 仅极少数材料的抗性反应在 2 种鉴定方法中表现出较大差异。相关性分析表明, 2 种接种方法对禾谷镰孢穗腐病鉴定结果之间的相关系数 $r = 0.90$, 表明两者之间的相关性高(图 2-B)。因此, 利用上述 2 种方法接种, 在确保被鉴定材料成功接种上孢子悬浮液的情况下, 两者的鉴定结果一致性高。但花丝通道注射接种方式更接近于病原菌的自然侵染途径, 而果穗创伤注射接种是人为在果穗上造成了伤口, 更易于病菌侵染, 因此通过花丝通道注射接种相对更为合理, 但该方法需把握好接种时机, 以玉米吐丝 4~6 d 期间为宜, 如果花丝萎蔫后, 则宜采用玉米果穗注射接种。对于套袋授粉的玉米材料, 进行穗腐病鉴定时, 采用果穗注射接种更为合适。

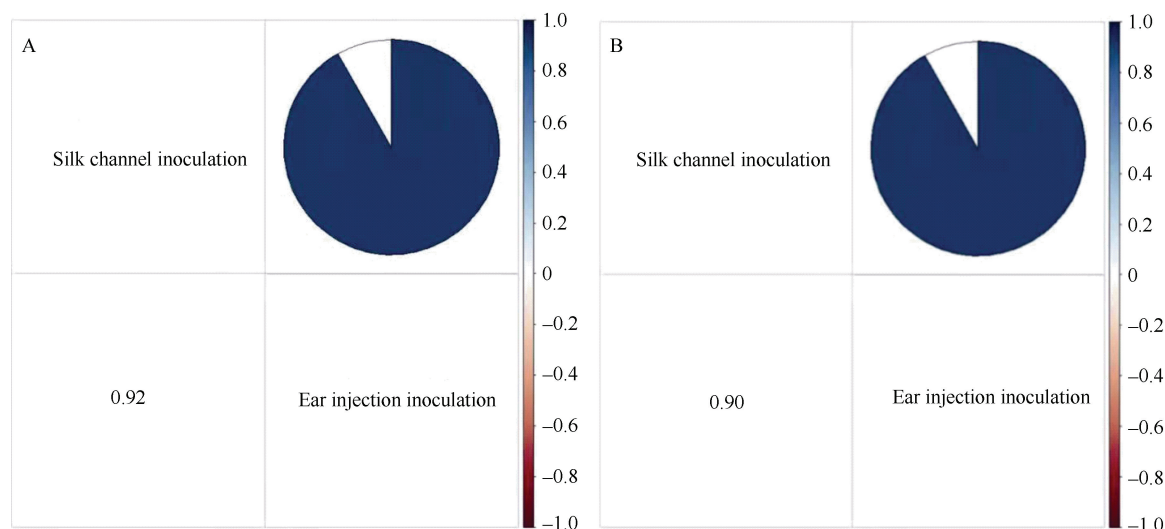


图2 利用花丝通道和果穗注射接种法鉴定玉米对穗腐病抗性的相关性分析

Fig. 2 Correlation analysis between silk channel inoculation and ear injection inoculation for screening of maize resistance to ear rot

A: 拟轮枝镰孢穗腐病; B: 禾谷镰孢穗腐病。A: *Fusarium* ear rot (FER); B: *Gibberella* ear rot (GER).

2.2 玉米种质对拟轮枝镰孢穗腐病的抗性精准鉴定与分析

2018—2020 年期间, 在北京昌平和四川西昌, 利用花丝通道注射法(若花丝萎蔫, 则进行果穗创伤注射接种)对 690 份代表性玉米种质进行了人工接种鉴定, 病害调查显示, 2018—2020 年的昌平鉴定点及 2019—2020 年的西昌点发病均比较充分, 而 2018 年的西昌鉴定点发病程度整体偏轻。抗病对照 X178 和感病对照 B73 的平均病情级别分别为 2.7~4.9 和 5.9~8.3, 表现为抗病-中抗和感病-高感。综合分析各年各点的抗穗腐病鉴定数据表明, 2018 年, 在北京昌平和四川西昌对拟轮枝镰孢穗腐病综合表现

高抗、抗、中抗、感和高感的种质占比分别为 0、3.8%、39.6%、47.2%和 9.4%; 2019 年, 在 2 个点综合表现为高抗、抗、中抗、感和高感的种质占比分别为 0、0.2%、16.8%、59.4%和 23.5%; 2020 年, 2 点均表现高抗、抗、中抗、感和高感的种质占比分别为 0、0.5%、34.4%、61.5%和 3.6%, 3 个年度间的抗性鉴定结果具有一定的差异(图 3)。通过对 3 年共 6 个环境下的玉米抗拟轮枝镰孢穗腐病鉴定结果进行相关性分析, 发现不同年度和不同鉴定点之间的相关系数(r)为 0~0.48, 其中同一年度(2018、2019 和 2020 年) 2 个点穗腐病抗性值之间的相关系数分别为 0.03、0.20 和 0.15, 同一鉴定点不同年度间(北京

昌平 2018 与 2019 年、2019 与 2020 年、2018 与 2020 年)的 r 值分别为 0.12、0.17 和 0.27, 四川西昌不同年度间 r 值分别为 0.07、0.48 和 0, 表明不同环境下玉米对拟轮枝镰孢穗腐病的抗性表现存在较大的差异。3 个年度间种质的拟轮枝镰孢穗腐病综合抗性相关性分析显示, 2018 与 2019 年、2019 与 2020 年、2018 与 2020 年的 r 值分别为 0.20、0.30 和 0.35, 表明年度间综合抗性的结果差异也较大(图 4)。综合分析 3 年共 6 点的抗性数据, 筛选出 H446、YCF、辽 2309、辽 5114、Y1723、XF8-3、陇 F0601 等在不同年份和不同环境下均对拟轮枝镰孢穗腐病表现稳定抗性的种质 35 份, 占比为 5.07%, 是宝贵的抗穗腐病资源(表 3)。

2.3 玉米种质对禾谷镰孢穗腐病的抗性精准鉴定与分析

2018—2020 年期间, 在辽宁沈阳和四川西昌 2 个鉴定点共 6 个环境下, 利用花丝通道注射法对 690 份代表性玉米种质进行了抗禾谷镰孢穗腐病人工接

种鉴定, 结果表明, 2019—2020 年的西昌鉴定圃穗腐病发病充分, 大部分种质表现为感病或高感; 2018 年与 2020 年辽宁沈阳鉴定点的发病程度稍轻, 但也较为充分, 而 2018 年西昌与 2019 年沈阳鉴定点的穗腐病发病欠充分, 整体偏轻。抗病对照 X178 和感病对照 B73 的平均病情级别分别为 3.1~5.3 和 7.3~9.0, 表现为抗病-中抗和感病-高感。整合 3 年各点的鉴定数据, 不难发现, 2018 年, 在 2 个鉴定点对禾谷镰孢穗腐病综合表现高抗、抗、中抗、感和高感的种质占比分别为 0、16.9%、42.1%、34.5%和 6.5%; 2019 年, 在 2 个点综合表现为高抗、抗、中抗、感和高感的种质占比分别为 0、0.6%、5.2%、39.2%和 55.0%; 2020 年则分别为 0、15.3%、52.5%、29.3%和 2.9% (图 5)。通过对 6 个环境下玉米种质抗禾谷镰孢穗腐病鉴定评价的结果进行相关性分析, 发现不同环境之间的相关系数(r)为 0~0.39, 其中同一年度(2018、2019 和 2020 年) 2 个点之间的相关系数分别为 0.05、0.25 和 0.29, 同一环境不同

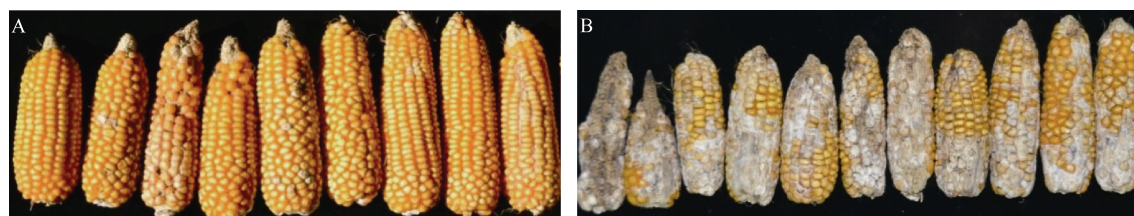


图 3 玉米种质抗拟轮枝镰孢穗腐病表型鉴定

Fig. 3 Phenotypic characterization of maize resistance to *Fusarium* ear rot

A: 抗病; B: 高感。A: resistant; B: highly susceptible.

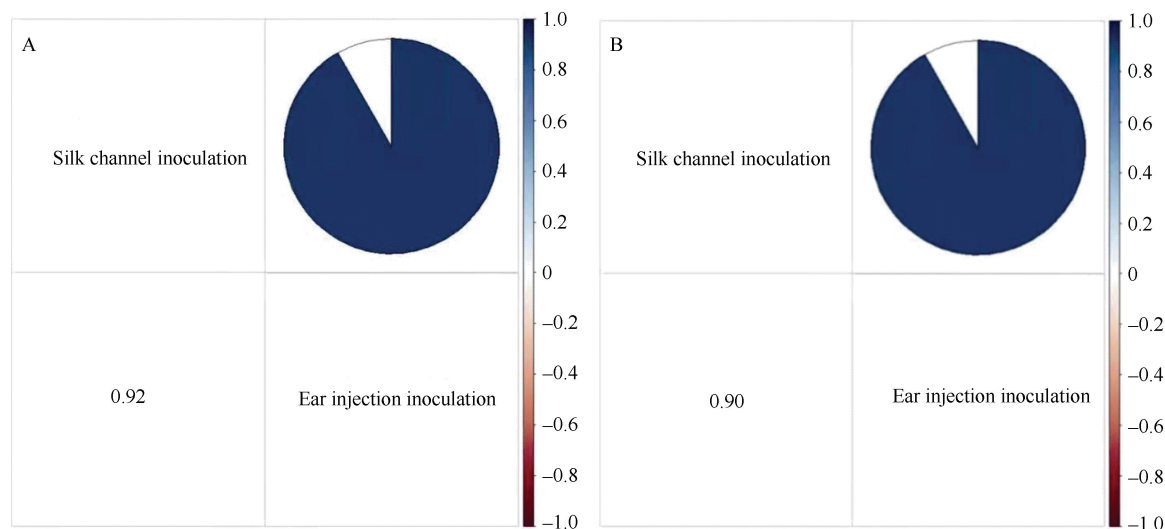


图 4 2018—2020 年玉米种质在不同环境下对拟轮枝镰孢穗腐病抗性鉴定的相关性分析

Fig. 4 Correlation analysis between maize resistance to *Fusarium* ear rot under different environments during 2018–2020

A: 3 年共 6 点之间的相互分析; B: 3 个年度间综合抗性的相关性。

A: pairwise comparisons between any two sites among six ones; B: pairwise comparisons between any two annual comprehensive resistances.

Table 3 35 maize germplasm with stable resistance to *Fusarium* ear rot from precise characterization during 2018–2020

材料名称 Name	2018		2019		2020		最高抗级 Highest scale	综合抗性 Comprehensive resistance	杂种优势群 Heterotic group
	北京昌平 Changping, Beijing	四川西昌 Xichang, Sichuan	北京昌平 Changping, Beijing	四川西昌 Xichang, Sichuan	北京昌平 Changping, Beijing	四川西昌 Xichang, Sichuan			
MC9292	5.4	5.0	3.0	5.2	4.0	4.8	5.4	中抗 MR	唐四平头 SPT
陇 1447 Long 1447	4.6	3.0	5.0	3.6	4.9	4.9	5.0	中抗 MR	—
陇 1401 Long 1401	4.9	3.9	5.0	5.2	5.2	4.4	5.2	中抗 MR	PB
XF8-3	5.2	2.8	5.0	4.4	4.3	3.7	5.2	中抗 MR	PB
陇 F0601 Long F0601	4.8	5.2	5.0	3.8	5.0	2.4	5.2	中抗 MR	NSS
H446	3.3	1.8	5.0	4.7	4.7	2.8	5.0	中抗 MR	Improved Reid
YCF	4.9	4.2	5.0	3.6	4.6	4.5	5.0	中抗 MR	—
辽 2309 Liao 2309	2.4	4.2	5.0	1.0	3.6	2.5	5.0	中抗 MR	PB
辽 5114 Liao 5114	4.3	2.4	5.0	3.0	5.0	3.5	5.0	中抗 MR	Improved Reid
Y1723	4.3	3.9	5.0	4.1	3.5	5.2	5.2	中抗 MR	SS
HRB16055	—	—	5.0	4.8	5.3	4.6	5.3	中抗 MR	Improved Reid
辽 8160 Liao 8160	—	—	5.0	5.0	3.7	4.5	5.0	中抗 MR	Improved Reid
XH-1	—	—	5.0	2.5	5.3	3.9	5.3	中抗 MR	Improved Reid
MC5850	4.2	5.0	3.0	5.3	—	—	5.3	中抗 MR	Improved Reid
ly325	4.2	1.6	5.0	4.9	—	—	5.0	中抗 MR	混合群 Mixed
陇 1476 Long 1476	4.0	4.7	5.0	5.4	—	—	5.4	中抗 MR	Improved Reid
X47B	5.4	4.2	5.0	5.2	—	—	5.4	中抗 MR	混合群 Mixed
冀资 13NB75 Jizi 13NB75	3.2	5.0	5.0	5.0	—	—	5.0	中抗 MR	NSS
冀资 14L88 Jizi 14L88	4.1	3.3	5.0	5.3	—	—	5.3	中抗 MR	NSS
ZM138	4.0	2.6	5.0	4.2	—	—	5.0	中抗 MR	Improved Reid
T33336	3.8	1.8	3.0	4.6	—	—	4.6	中抗 MR	Improved Reid
HRB16060	3.7	5.1	3.0	5.1	—	—	5.1	中抗 MR	混合群 Mixed
HRB16073	3.6	4.8	5.0	5.5	—	—	5.5	中抗 MR	Lan
HRB16159	5.0	4.5	5.0	5.5	—	—	5.5	中抗 MR	Improved Reid
HRB16160	5.2	3.0	5.0	4.4	—	—	5.2	中抗 MR	Improved Reid
吉资 1046 Jizi 1046	5.0	1.8	5.0	5.0	—	—	5.0	中抗 MR	PB
吉资 1055 Jizi 1055	4.8	3.1	5.0	3.7	—	—	5.0	中抗 MR	混合群 Mixed
合 344 He 344	3.3	5.2	5.0	4.7	—	—	5.2	中抗 MR	Lan

(续表 3)

材料名称 Name	2018		2019		2020		最高抗级 Highest scale	综合抗性 Comprehensive resistance	杂种优势群 Heterotic group
	北京昌平 Changping, Beijing	四川西昌 Xichang, Sichuan	北京昌平 Changping, Beijing	四川西昌 Xichang, Sichuan	北京昌平 Changping, Beijing	四川西昌 Xichang, Sichuan			
沈 3336 Shen 3336	3.9	5.3	5.0	4.9	—	—	5.3	中抗 MR	PB
丹 337 Dan 337	1.4	5.1	5.0	1.9	—	—	5.1	中抗 MR	PB
铁 97085 Tie 97085	4.2	3.6	5.0	3.5	—	—	5.0	中抗 MR	混合群 Mixed
辽 1A407 Liao 1A407	3.8	3.6	5.0	4.3	—	—	5.0	中抗 MR	唐四平头 SPT
辽 3348 Liao 3348	4.6	4.6	5.0	5.3	—	—	5.3	中抗 MR	Improved Reid
50014	5.0	2.6	5.0	3.9	—	—	5.0	中抗 MR	Improved Reid
50073	5.2	4.4	5.0	4.7	—	—	5.2	中抗 MR	混合群 Mixed

杂种优势群数据由“玉米种质资源精准鉴定与创新利用”项目组统一利用 55 K 芯片与全基因组测序信息分析确认并提供。
MR: moderately resistant; SPT: Sipingtong heterotic group; PB: Group B in modern American hybrid; SS: Stiff Stalk; NSS: Non-Stiff Stalk; Lan: Lancaster. The data of heterotic group are provided by “Project of Precise Characterization and Efficient Enhancement of Maize Germplasm” acquired by 55 K chip and whole genome sequencing information.

年份间(四川西昌 2018 与 2019 年、2019 与 2020 年、2018 与 2020 年)的 r 值分别为 0.06、0.19 和 0, 辽宁沈阳不同年度间的 r 值分别为 0.39、0.39 和 0.21, 表明环境因素对玉米抗禾谷镰孢穗腐病的表型存在较大影响。3 个年度间的综合抗性相关性分析显示, 2018 与 2019 年、2019 与 2020 年、2018 与 2020 年的 r 值分别为 0.14、0.20 和 0.13, 表明年度间综合抗性的结果差异较大(图 6)。综合分析 3 年共 6 点的抗性数据, 筛选出 MC7528、H446、Y1632、Y1665、Y1679、HRB16101 等在不同年份和不同鉴定点均对禾谷镰孢穗腐病具有稳定抗性的种质 17 份(表 3)。

2.4 玉米种质对 2 种穗腐病综合抗性分析

对不同环境下 690 份玉米种质抗拟轮枝镰孢穗腐病与禾谷镰孢穗腐病的鉴定评价结果进行综合分析, 发现 H446、吉资 1055、铁 97085 三份种质在所有鉴定环境中均对 2 种穗腐病表现出稳定抗性, 是玉米抗穗腐病育种和品种抗性改良的重要抗源材料。对 2 种穗腐病综合抗性的相关性分析显示, 690 份种质对 2 种穗腐病抗性的相关系数 $r=0.52$ (图 7), 表明上述材料对拟轮枝镰孢穗腐病与禾谷镰孢穗腐病的抗性存在中等水平的相关性, 推测一些种质对这 2 种穗腐病具有类似的抗性机制, 但大部分种质对 2 种穗腐病的抗性反应存在差异。

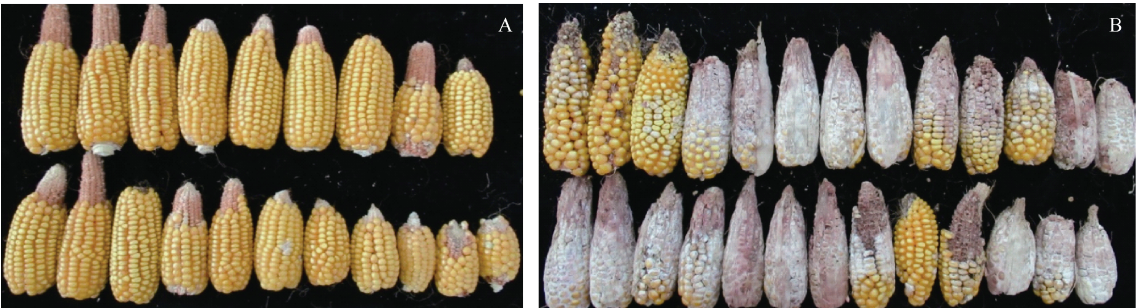


图 5 玉米种质抗禾谷镰孢穗腐病表型鉴定
Fig. 5 Phenotypic characterization of maize resistance to Gibberella ear rot
A: 高抗; B: 高感。A: highly resistant; B: highly susceptible.

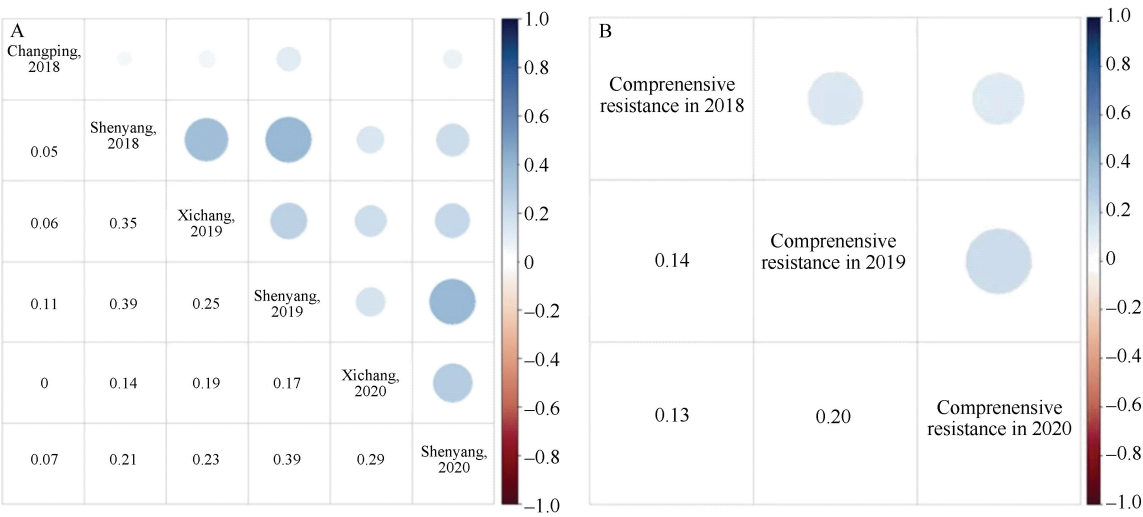


图 6 2018–2020 年玉米种质在不同环境下对禾谷镰孢穗腐病抗性鉴定的相关性分析
Fig. 6 Correlation analysis between maize resistance to *Gibberella ear rot* under different environments during 2018–2020
A: 3 年共 6 点之间的相互分析; B: 3 个年度间综合抗性的相关性。
A: Pairwise comparisons between any two sites among six ones; B: Pairwise comparisons between any two annual comprehensive resistances.

表 4 2018–2020 年抗禾谷镰孢穗腐病精准鉴定中表现稳定抗性的 17 份种质
Table 4 17 maize germplasm with stable resistance to *Gibberella ear rot* from precise characterization during 2018–2020

材料名称 Name	2018		2019		2020		最高抗级 Highest scale	综合抗性 Comprehensive resistance	杂种优势群 Heterotic group
	辽宁沈阳 Shenyang, Liaoning	四川西昌 Xichang, Sichuan	辽宁沈阳 Shenyang, Liaoning	四川西昌 Xichang, Sichuan	辽宁沈阳 Shenyang, Liaoning	四川西昌 Xichang, Sichuan			
MC7528	5.1	3.9	5.1	1.3	4.4	3.3	5.1	中抗 MR	NSS
H446	1.9	3.0	4.9	1.0	3.6	1.4	4.9	中抗 MR	Improved Reid
Y1632	4.8	1.4	5.5	1.9	4.1	3.0	5.5	中抗 MR	PB
Y1665	2.6	1.8	2.8	1.8	1.5	3.1	3.1	抗 R	PB
Y1679	5.2	4.1	5.3	1.0	2.9	2.3	5.3	中抗 MR	SS
HRB16101			4.1	3.2	1.6	1.8	4.1	中抗 MR	混合群 Mixed
M54			4.2	1.5	3.7	3.9	4.2	中抗 MR	混合群/NSS Mixed/NSS
ct2273			5.3	2.8	3.3	3.0	5.3	中抗 MR	混合群 Mixed
MC7495	2.5	3.6	4.7	1.5			4.7	中抗 MR	混合群 Mixed
DXA048	4.7	4.9	5.5	1.8			5.5	中抗 MR	混合群 Mixed
吉资 1055 Jizi 1055	2.4	1.8	5.0	1.8			5.0	中抗 MR	混合群 Mixed
四-287 Si-287	5.3	4.0	5.0	2.2			5.3	中抗 MR	唐四平头 SPT
铁 97085 Tie 97085	5.3	1.8	5.3	2.2			5.3	中抗 MR	混合群 Mixed
16SD135	2.0	2.1	5.5	1.6			5.5	中抗 MR	SS
MY08N121	3.1	2.4					3.1	抗 R	NSS
D26	2.8	2.7					2.8	抗 R	—
Pa91			3.1	1.7			3.1	抗 R	混合群 Mixed

MR: moderately resistant; R: resistant; SPT: Sipingtou heterotic group; PB: Group B in modern American hybrid; SS: Stiff Stalk; NSS: Non-Stiff Stalk.

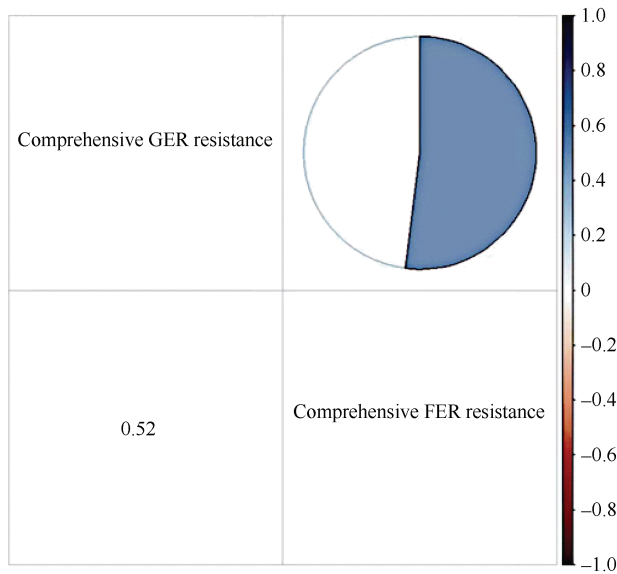


图 7 玉米种质对拟轮枝镰孢穗腐病与禾谷镰孢穗腐病综合抗性的相关性分析

Fig. 7 Correlation analysis between *Fusarium* ear rot (FER) and *Gibberella* ear rot (GER) resistance in 690 maize germplasm

3 讨论

玉米是我国种植面积最大和总产量最高的农作物,穗腐病是玉米生产上发生最为广泛的病害之一,严重影响玉米的安全生产,其致病菌产生的真菌毒素,给玉米食用和饲用安全带来极大威胁。鉴于穗腐病对玉米生产为害的严重性和抗病品种在生产上的重要性,在国家玉米新品种审定标准中,要求对新培育品种进行穗腐病的人工接种抗性鉴定,同时调查多个生态环境中穗腐病的田间自然发病程度,以明确这些品种对穗腐病的抗性水平以及推广后可能出现的生产风险。在西南地区,对高感穗腐病的品种实行一票否决,即该生态区玉米新品种的穗腐病田间自然发病和人工接种鉴定均未达到高感,否则不予审定;在其他生态区,对于人工接种鉴定和田间自然发病鉴定均到达高感的品种,不予审定。在2021年出台的国家玉米新品种审定标准中,进一步提高了玉米新品种对穗腐病抗性的要求,除了西北和东南春玉米类型区外,其他生态区(东华北、黄淮海、京津冀和西南)均对高感穗腐病的品种实行一票否决,表明穗腐病的危害引起了广泛的关注和重视。

抗性种质是进行抗病育种的物质基础,抗性表型精准鉴定是有效利用玉米种质的重要前提。玉米自交系和农家种中蕴含丰富的抗性资源,精准鉴定

出遗传背景丰富且在不同环境条件下均对穗腐病表现稳定抗性的种质,对于促进玉米抗穗腐病育种具有重要意义。本研究针对当前我国玉米生产上发生最为广泛的 2 种重要镰孢穗腐病——拟轮枝镰孢与禾谷镰孢穗腐病,首次通过大规模多年多点的人工接种方式(花丝通道为主,果穗注射为辅),精准鉴定和评价了 690 份具有丰富遗传背景的代表性玉米种质对这 2 种穗腐病的抗性,明确其对 2 种穗腐病的真实抗性水平。在 3 年共 6 个环境条件下,筛选出了对拟轮枝镰孢穗腐病与禾谷镰孢穗腐病具有稳定抗性的玉米种质,为开展玉米抗镰孢穗腐病育种和相关研究提供了宝贵的资源。在大田自然条件下,玉米穗腐病常由多种病原真菌所致,具有多抗性的品种,其优势不言而喻,因此,稳定多抗的种质对于穗腐病抗性育种而言,尤显珍贵。目前已报道的有关玉米抗穗腐病的鉴定评价大多是针对单一病原菌进行的^[18,20-21,23-25],因此,在未来研究中,除了上述 2 种镰孢菌外,可适时开展玉米种质对层出镰孢、南方镰孢、布氏镰孢、藤仓镰孢、黄曲霉、青霉、木霉等多种致病菌的接种鉴定,以期筛选出具有抗多种穗腐病特性的材料。此外,由于伏马毒素、黄曲霉毒素、雪腐镰刀菌烯醇、脱氧雪腐镰刀菌烯醇和玉米赤霉烯酮等菌是穗腐病致病菌产生的有害真菌毒素,因此,应加强玉米抗毒素种质资源的筛选和鉴定,将对病原菌的抗性和对真菌毒素的抗性相结合,真正有效地控制玉米穗腐病为害。

科学、有效和实用的抗性鉴定方法和技术规程是保证表型鉴定结果准确的前提。目前,国内外玉米抗穗腐病接种鉴定的方法主要包括以下 4 种:(1) 花丝通道注射接种^[3,16-17,21,23,25-27]:用连动注射器,从花丝下方至穗轴顶部裹有苞叶的侧部插入,注射 2 mL 孢子悬浮液。(2) 玉米果穗注射(果穗创伤或针刺果穗注射)接种^[3,28-32]:用注射针从果穗中部刺入果穗(籽粒与最内层苞叶之间或籽粒与穗轴间),注入 2 mL 接种液。(3) 带菌双牙签接种^[22,33-35]:在果穗中部先用大号注射针头穿洞至果穗穗轴,然后将 2 根带菌牙签插入洞中;(4) 花丝喷雾接种^[3,26]:在玉米吐丝盛期,将孢子悬浮液均匀喷洒在花丝上,至花丝有液滴为止。在上述接种方法中,花丝通道注射接种和玉米果穗注射接种易于定量控制,人为操作误差较小,鉴定结果比较稳定,在国内外玉米抗穗腐病鉴定中得到了广泛应用。

本研究中,在“玉米抗病虫性鉴定技术规范 第

7 部分: 镰孢穗腐病(NY/T 1248.8-2016)”的基础上, 结合玉米种质资源的特性, 我们对原有的玉米抗镰孢穗腐病鉴定技术规范进行了细化和完善, 建立了玉米种质抗镰孢穗腐病精准鉴定的技术规程。利用花丝通道接种和果穗注射接种鉴定的拟轮枝镰孢穗腐病抗性, 二者结果的相关系数 $r = 0.92$, 对禾谷镰孢穗腐病抗性鉴定结果的相关系数为 0.90 , 表明 2 种接种方法鉴定的玉米穗腐病抗性具有高度的一致性。对于玉米穗腐病发病严重程度的表型调查, 以往均通过肉眼观察来估测发病面积, 对调查人员的技术经验和娴熟程度要求高, 即便如此, 也易产生误差, 尤其在调查人员之间, 出现误差的概率更大。而在本研究中, 我们创造性地研发了玉米穗腐病图像识别与自动成像系统(委托国家农业信息化工程技术研究中心定制), 利用其逐株扫描果穗, 准确读取每个果穗发病面积, 大大降低了试验误差, 做到了真正意义上的精准调查。

对 6 个环境下 690 份玉米种质的拟轮枝镰孢穗腐病与禾谷镰孢穗腐病的平均发病级别进行的相关性分析显示, 2 种病害的抗性在不同环境之间的相关系数(r)分别为 $0 \sim 0.48$ 和 $0 \sim 0.39$, 表明大部分材料在不同环境条件下, 对拟轮枝镰孢穗腐病或禾谷镰孢穗腐病的抗性表现均存在较大的差异, 比如, 一些材料在某个环境中表现抗病, 在其他环境中则表现为抗、感病或高感, 导致不同环境的鉴定结果之间的相关性低, 这可能与不同鉴定点的不同人员接种操作、环境条件差异以及接种后的田间管理方式和精细程度密切相关, 尤其是接种后的气候条件差异, 对穗腐病的发病与否以及发病的严重程度, 影响更大, 比如, 2019 年的北京昌平鉴定圃, 接种拟轮枝镰孢穗腐病后的 30 余天, 绝大部分天气的气温高达 $32 \sim 36^{\circ}\text{C}$, 在一定程度上抑制了拟轮枝镰孢在玉米果穗上的侵染与扩展, 从而导致玉米种质的穗腐病发病不充分, 由于环境因素对玉米穗腐病抗性的表型影响较大, 因此, 多年多点鉴定对于筛选出真正抗穗腐病的种质具有重要意义, 只有在不同环境条件、不同病害选择压力下均表现出抗病的材料, 才是对环境钝感的、具有稳定抗性的种质。

本研究中 690 份玉米种质对 2 种穗腐病抗性的相关系数为 0.52 , 表明这些材料对 2 种穗腐病的抗性存在一定的相关性, 其中一些材料可能存在对 2 种穗腐病相同或类似的抗病机制, 但另一些种质对 2 种穗腐病的抗性存在差异。研究表明, 玉米对穗腐

病的抗性机制主要包括物理抗性和生化抗性。物理抗性主要体现在植物组织结构上, 包括果穗形态、苞叶松紧度、花丝通道特点以及籽粒硬度、果皮和糊粉层厚度、籽粒灌浆速度等, 是构成寄主抗性的重要屏障^[36-39]。生化抗性机制是玉米通过基因调控产生的代谢物主动抵御穗腐病的反应, 多表现为致病菌入侵后籽粒细胞壁加厚并促进网状结构的形成, 阻碍病原菌的进一步入侵, 或合成降解病原菌细胞壁多糖成份的物质, 抑制病原菌繁殖与扩展, 或产生解毒物质, 降解真菌毒素等。上述 2 种镰孢菌均可以分生孢子和菌丝进行侵染和扩展, 具有相似性, 但二者产生的真菌毒素差异则很大, 拟轮枝镰孢主要产伏马毒素和 T-2 毒素, 禾谷镰孢产脱氧雪腐镰刀菌烯醇、玉米赤霉烯酮和镰孢菌素 C, 故此二者的致病机理可能相同, 也可能存在大的差异, 因此, 能稳定兼抗上述 2 种穗腐病的种质是十分难得的抗性资源, 是穗腐病抗性育种实践中亟需的抗源材料。

4 结论

优化和完善了玉米种质抗镰孢穗腐病精准鉴定的方法——花丝通道注射接种和果穗注射(创伤)接种法, 2 种方法接种鉴定出的玉米穗腐病抗性具有高度的一致性(相关系数 $r \geq 0.90$)。利用花丝通道注射接种法, 辅以果穗注射接种的方式, 对 690 份代表性玉米种质进行了 3 年共 6 个环境下的拟轮枝镰孢穗腐病与禾谷镰孢穗腐病抗性精准鉴定与评价, 筛选出对这 2 种镰孢穗腐病具有稳定抗性的玉米种质各 35 份和 17 份, 稳定兼抗 2 种穗腐病的种质 3 份, 为开展玉米抗镰孢穗腐病育种和相关研究提供了宝贵的资源。相关性分析显示 690 份材料对 2 种穗腐病的综合抗性具有中等水平的正相关性($r=0.52$), 不同环境条件下玉米种质对拟轮枝镰孢穗腐病与禾谷镰孢穗腐病的抗性反应均存在较大差异, 表明多年多点对于穗腐病抗性精准鉴定具有重要意义。

致谢: 中国农业科学院作物科学研究所李春辉副研究员提供了玉米材料的种子, 在此致以诚挚的谢意。

References

- [1] 段灿星, 董怀玉, 李晓, 李红, 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: 1135-1145.
Duan C X, Dong H Y, Li X, Li H, 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 Agron Sin*, 2020, 46: 1135–1145 (in Chinese with English abstract).
- [2] 宋立秋, 魏利民, 王振营, 何康来, 丛斌. 亚洲玉米螟与串珠镰孢菌复合侵染对玉米产量损失的影响. *植物保护学报*, 2009, 36: 487–490.
- Song L Q, Wei L M, Wang Z Y, He K L, Cong B. Effect of infestation by the Asian corn borer together with *Fusarium verticillioides* on corn yield loss. *Acta Phytophy Sin*, 2009, 36: 487–490 (in Chinese with English abstract).
- [3] Mesterházy A, Lemmens M, Reid L M. Breeding for resistance to ear rots caused by *Fusarium* spp. in maize: a review. *Plant Breed*, 2012, 131: 1–19.
- [4] Campos-Bermudez V A, Fauguel C M, Tronconi M A, Casati P, Presello D A, Andreo C S. Transcriptional and metabolic changes associated to the infection by *Fusarium verticillioides* in maize inbreds with contrasting ear rot resistance. *PLoS One*, 2013, 8: e61580.
- [5] 段灿星, 王晓鸣, 宋凤景, 孙素丽, 周丹妮, 朱振东. 玉米抗穗腐病研究进展. *中国农业科学*, 2015, 48: 2152–2164.
- Duan C X, Wang X M, Song F J, Sun S L, Zhou D N, Zhu Z D. Advances in research on maize resistance to ear rot. *Sci Agric Sin*, 2015, 48: 2152–2164 (in Chinese with English abstract).
- [6] 中国农业科学院植物保护研究所, 中国植物保护学会. 中国农作物病虫害(第3版). 北京: 中国农业出版社, 2015. pp 570–664.
- Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences and China Society of Plant Protection. Crop Diseases and Insect Pests in China, 3rd edn. Beijing: China Agriculture Press, 2015. pp 570–664 (in Chinese).
- [7] Gelderblom W C, Jaskiewicz K, Marasas W F, Thiel P G, Horak R M, Vleggaar R, Kriek N P J. Fumonisin-novel mycotoxins with cancer-promoting activity produced by *Fusarium moniliforme*. *Appl Environ Microbiol*, 1988, 54: 1806–1811.
- [8] Atanasova-Penichon V, Pons S, Pinson-Gadais L, Picot A, Marchegay G, Bonnin-Verdal M N, Ducos C, Barreau C, Roucolle J, Sehabiague P, Carolo P, Richard-Forget F. Chlorogenic acid and maize ear rot resistance: a dynamic study investigating *Fusarium graminearum* development, deoxynivalenol production, and phenolic acid accumulation. *Mol Plant Microbe Interact*, 2012, 25: 1605–1616.
- [9] Zhou D N, Wang X M, Chen G K, Sun S L, Yang Y, Zhu Z D, Duan C X. The major *Fusarium* species causing maize ear and kernel rot and their toxigenicity in Chongqing, China. *Toxins*, 2018, 10: 90.
- [10] 杜青, 唐照磊, 李石初, 上官玲玲, 李华娇, 段灿星. 广西玉米穗腐病致病镰孢种群构成与毒素化学型分析. *中国农业科学*, 2019, 52: 1895–1907.
- Du Q, Tang Z L, Li S C, Shang-Guan L L, Duan C X. Composition of *Fusarium* species causing maize ear rot and analysis of toxigenic chemotype in Guangxi. *Sci Agric Sin*, 2019, 52: 1895–1907 (in Chinese with English abstract).
- [11] 王宝宝, 郭成, 孙素丽, 夏玉生, 朱振东, 段灿星. 玉米穗腐病致病禾谷镰孢复合种的遗传多样性、致病力与产毒型分析. *中国农业科学*, 2020, 53: 4777–4790.
- Wang B B, Guo C, Sun S L, Xia Y S, Zhu Z D, Duan C X. Analysis of genetic diversity, pathogenicity and toxigenic types of maize ear rot pathogenic *Fusarium graminearum* complex species. *Sci Agric Sin*, 2020, 53: 4777–4790 (in Chinese with English abstract).
- [12] 卢维宏, 黄思良, 陶爱丽, 武爱波, 王春梅, 黎起秦. 玉米穗腐病样品中层出镰刀菌的分离与鉴定. *植物保护学报*, 2011, 38: 233–239.
- Lu W H, Huang S L, Tao A L, Wu A B, Wang C M, Li Q Q. Isolation and identification of *Fusarium strata* in maize ear rot samples. *Acta Phytophy Sin*, 2011, 38: 233–239 (in Chinese with English abstract).
- [13] 郭成, 魏宏玉, 郭满库, 何苏琴, 金社林, 陈红梅, 王晓鸣, 郭建国. 甘肃玉米穗腐病样品中轮枝镰孢菌的分离鉴定及生物学特性. *植物病理学报*, 2014, 44: 17–25.
- Guo C, Wei H Y, Guo M K, He S Q, Jin S L, Chen H M, Wang X M, Guo J G. Isolation, identification and biological characteristics of *Fusarium verticillium* from maize ear rot samples in Gansu. *Acta Phytopathol Sin*, 2014, 44: 17–25 (in Chinese with English abstract).
- [14] Duan C X, Qin Z H, Yang Z H, Li W X, Sun S L, Zhu Z D, Wang X M. Identification of pathogenic *Fusarium* spp. causing maize ear rot and potential mycotoxin production in China. *Toxins*, 2016, 8: 186.
- [15] 王宝宝, 毕四刚, 肖明纲, 张冬英, 闫强, 张彦彦, 杨树龙, 朱振东, 段灿星. 黑龙江省玉米穗腐病致病镰孢菌分离鉴定及产毒基因型分析. *草业学报*, 2020, 29: 163–174.
- Wang B B, Bi S G, Xiao M G, Zhang D Y, Yan Q, Zhang Y Y, Yang S L, Zhu Z D, Duan C X. Isolation and identification of the pathogenic *Fusarium* of maize ear rot in Heilongjiang province and analysis of its toxin-producing genotypes. *Acta Pratacul Sin*, 2020, 29: 163–174 (in Chinese with English abstract).
- [16] Reid L M, Spaner D, Mather D E, Bolton A T, Hamilton R I. Resistance of maize hybrids and inbreds following silk inoculation with three isolates of *Fusarium graminearum*. *Plant Dis*, 1993, 77: 1248–1251.
- [17] Schaafsma A W, Nicol R W, Reid L M. Evaluating commercial maize hybrids for resistance to Gibberella ear rot. *Eur J Plant Pathol*, 1997, 103: 737–746.
- [18] 马秉元, 李亚玲, 龙书生, 李多川. 玉米穗粒腐病接种技术及品种抗病性鉴定. *植物保护学报*, 1999, 26: 121–124.
- Ma B Y, Li Y L, Long S S, Li D C. Inoculation technique of maize ear rot and identification of disease resistance of varieties. *Acta Phytophy Sin*, 1999, 26: 121–124 (in Chinese with English abstract).
- [19] Martin M, Miedaner T, Dhillon B S, Ufermann U, Kessel B, Ouzunova M, Schipprack W, Melchinger A E. Colocalization of QTL for Gibberella ear rot resistance and low mycotoxin contamination in early European maize. *Crop Sci*, 2011, 51: 1935–1945.
- [20] Balconi C, Berardo N, Elli S L, Lanzaova C, Torri A, Redaelli R. Evaluation of ear rot (*Fusarium verticillioides*) resistance and fumonisin accumulation in Italian maize inbred lines. *Phytopathol Mediterr*, 2014, 53: 14–26.
- [21] 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: 947–954.
- Duan C X, Wang X M, Wu X F, Yang Z H, Song F J, Zhao L P,

- Sun S L, Zhu Z D. Resistance analysis of maize germplasm and new varieties to *Pythium* stalk rot and *Fusarium* ear rot. *J Plant Genet Resour*, 2015, 16: 947–954 (in Chinese with English abstract).
- [22] 徐婧, 姜钰, 秦培文, 刘可杰, 胡兰, 孙会杰, 徐秀德. 外引玉米种质对两种穗腐病原镰孢菌抗性鉴定. 植物遗传资源学报, 2019, 20: 20–25.
- Xu J, Jiang Y, Qin P W, Liu K J, Hu L, Sun H J, Xu X D. Identification of the resistance of imported maize germplasm to two kinds of ear rot pathogen *Fusarium*. *J Plant Genet Resour*, 2019, 20: 20–25 (in Chinese with English abstract).
- [23] 苏爱国, 王帅帅, 段赛茹, 张如养, 邢锦丰, 杨扬, 宋伟, 赵久然. 玉米抗禾谷镰孢菌穗粒腐病种质资源鉴定. 植物遗传资源学报, 2021, 22: 971–978.
- Su A G, Wang S S, Duan S R, Zhang R Y, Xing J F, Yang Y, Song W, Zhao J R. Identification of maize germplasm resources resistant to *Fusarium graminearum* ear and kernel rot. *J Plant Genet Resour*, 2021, 22: 971–978 (in Chinese with English abstract).
- [24] Mu C, Gao J Y, Zhou Z J, Wang Z, Sun X D, Zhang X C, Dong H F, Han Y N, Li X P, Wu Y B, Song Y X, Ma P P, Dong C P, Chen J F, Wu J Y. Genetic analysis of cob resistance to *F. verticillioides*: another step towards the protection of maize from ear rot. *Theor Appl Genet*, 2019, 132: 1049–1059.
- [25] 赵子麒, 赵雅琪, 林昌朋, 赵永泽, 余宇潇, 孟庆立, 曾广莹, 薛吉全, 杨琴. 48份玉米自交系抗病性的精准鉴定. 中国农业科学, 2021, 54: 2510–2522.
- Zhao Z Q, Zhao Y Q, Lin C P, Zhao Y Z, Yu Y X, Meng Q L, Zeng G Y, Xue J Q, Yang Q. Precise evaluation of 48 maize inbred lines to major diseases. *Sci Agric Sin*, 2021, 54: 2510–2522 (in Chinese with English abstract).
- [26] Clements M J, Kleinschmidt C E, Maragos C M, Pataky J K, White D G. Evaluation of inoculation techniques for *Fusarium* ear rot and fumonisin contamination of corn. *Plant Dis*, 2003, 87: 147–153.
- [27] 渠清, 李丽娜, 刘俊, 王绍新, 曹志艳, 董金皋. 我国部分常用玉米种质资源对镰孢菌病害的抗性评价. 中国农业科学, 2019, 52: 2962–2971.
- Qu Q, Li L N, Liu J, Wang S X, Cao Z Y, Dong J G. Resistance evaluation of some commonly used maize germplasm resources to *Fusarium* diseases in China. *Sci Agric Sin*, 2019, 52: 2962–2971 (in Chinese with English abstract).
- [28] 谭登峰. 玉米穗粒腐病抗性遗传分析. 四川农业大学博士学位论文, 四川雅安, 2005.
- Tan D F. Study on the Heredity of Resistance to Maize Ear Rot and Prospect. PhD Dissertation of Sichuan Agricultural University, Ya'an, Sichuan, China, 2005 (in Chinese with English abstract).
- [29] 王丽娟, 徐秀德, 刘志恒, 董怀玉, 姜钰, 张明会. 玉米抗镰刀菌穗腐病接种方法及抗病资源筛选研究. 植物遗传资源学报, 2007, 8: 145–148.
- Wang L J, Xu X D, Liu Z H, Dong H Y, Jiang Y, Zhang M H. Inoculation technique and screening maize germplasm resistance to *Fusarium* ear rot. *J Plant Genet Resour*, 2007, 8: 145–148 (in Chinese with English abstract).
- [30] Robertson L A, Kleinschmidt C E, White D G, Payne G A, Maragos C M, Holland J B. Heritabilities and correlations of *Fusarium* ear rot resistance and fumonisin contamination resistance in two maize populations. *Crop Sci*, 2006, 46: 353–361.
- [31] Silva E, Mora E A, Medina A, Vasquez J, Valdez D, Danial D L, Parlevliet J E. *Fusarium* ear rot and how to screen for resistance in open pollinated maize in the Andean regions. *Euphytica*, 2007, 153: 329–337.
- [32] Eller M S, Robertson-Hoyt L A, Payne G A, Holland J B. Grain yield and *Fusarium* ear rot of maize hybrids developed from lines with varying levels of resistance. *Maydica*, 2008, 53: 231–237.
- [33] Czembor E, Ochodzki P. Resistance of flint and dent maize forms for colonization by *Fusarium* spp. and mycotoxins contamination. *Maydica*, 2009, 54: 263–267.
- [34] Reid L M, Hamilton R E, Mather D E. Screening Maize for Resistance to *Gibberella* Ear Rot. Publication 1996–5E, Agriculture and Agri-Food Canada, Technical Bulletin, Ottawa, ON, Canada, 1996. p 62. <https://publications.gc.ca/site/eng/60395/publication.html>.
- [35] 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: 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. *J Plant Genet Resour*, 2012, 13: 169–174 (in Chinese with English abstract).
- [36] King S B, Scott G E. Site of action of factors for resistance to *Fusarium moniliforme* in maize. *Plant Dis*, 1984, 68: 804–806.
- [37] Hoenisch R W, Davis R M. Relationship between kernel pericarp thickness and susceptibility to *Fusarium* ear rot in field corn. *Plant Dis*, 1994, 78: 517–519.
- [38] Byrne P F, McMullen M D, Wiseman B R, Snook M E, Musket T A, Theuri J M, Widstrom N W, Coe E H. Maize silk maysin concentration and corn earworm antibiosis: QTLs and genetic mechanisms. *Crop Sci*, 1998, 38: 461–471.
- [39] Sampietro D A, Vattuone M A, Presello D A, Fauguel C M, Catalan C A N. The pericarp and its surface wax layer in maize kernels as resistance factors to fumonisin accumulation by *Fusarium verticillioides*. *Crop Prot*, 2009, 28: 196–200.
- [40] Garcia-Muniz N, Martinez-Izquierdo J A, Puigdomenech P. Induction of mRNA accumulation corresponding to a gene encoding a cell wall hydroxyproline-rich glycoprotein by fungal elicitors. *Plant Mol Biol*, 1998, 38: 623–632.
- [41] Miller S S, Reid L M, Butler G, Winter S P, McGoldrick N J. Long chain alkanes in silk extracts of maize genotypes with varying resistance to *Fusarium graminearum*. *J Agric Food Chem*, 2003, 51: 6702–6708.
- [42] Cao A, Reid L M, Butrón A, Malvar R A, Souto X C, Santiago R. Role of hydroxycinnamic acids in the infection of maize silks by *Fusarium graminearum* Schwabe. *Mol Plant Microbe Interact*, 2011, 24: 1020–1026.
- [43] Picot A, Atanasova-Pénichon V, Pons S, Marchegay G, Barreau C, Pinson-Gadais L, Roucolle J, Daveau F, Caron D, Richard-Forget F. Maize kernel antioxidants and their potential involvement in *Fusarium* ear rot resistance. *J Agric Food Chem*, 2013, 61: 3389–3395.