

我国小麦赤霉病成灾原因分析及防控策略探讨

李兵^{1§}, 梁晋刚^{2§}, 朱育攀¹, 王御琦¹, 焦滇^{1*}

1. 郑州大学农学院, 河南省离子束生物工程重点实验室, 郑州 450001;

2. 农业农村部科技发展中心, 北京 100122

摘要: 小麦是世界上三大粮食作物之一, 是全球 30 亿以上人口的主粮。近年来, 由于各种病虫害危害, 全球小麦生产和粮食安全受到严重威胁, 其中由禾谷镰刀菌引起的小麦赤霉病是小麦生产上重要的病害之一。此外, 病菌会产生多种真菌毒素对人畜生命健康构成严重威胁。化学药剂的使用以及抗病品种的种植可以有效地控制小麦赤霉病的发生。但是, 由于高产优质抗病品种匮乏、气候变暖等因素影响, 小麦赤霉病在我国小麦主产区频繁暴发; 同时, 赤霉病菌抗药性产生致使化学农药的防控效果大大降低。从气候变化、耕作制度改变、小麦品种抗性、病菌抗药性等方面, 分析了赤霉病暴发成灾的主要原因。在此基础上, 结合当前赤霉病防控研究进展以及存在的科学问题, 探讨该病害持续绿色防控的对策建议, 以期为我国小麦赤霉病的防控研究提供参考。

关键词: 小麦赤霉病; 成灾原因; 防控策略

DOI: 10.19586/j.2095-2341.2021.0108

中图分类号: S435.121.4+5

文献标识码: A

Epidemiological Analysis and Management Strategies of Fusarium Head Blight of Wheat

LI Bing^{1§}, LIANG Jingang^{2§}, ZHU Yupan¹, WANG Yuqi¹, JIAO Zhen^{1*}

1. Henan Key Laboratory of Ion-beam Bioengineering, School of Agricultural Sciences, Zhengzhou University, Zhengzhou 450001, China;

2. Development Center of Science and Technology, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Beijing 100122, China

Abstract: Wheat is the most important food crop across the world and it feeds over three billion people. In recent years, Fusarium head blight (FHB) caused by the *Fusarium graminearum* complex has become a major threat to the wheat production in China and other countries. In addition to yield reduction, mycotoxins produced by the pathogens also pose a serious threat to human and animal health. Chemical pesticides and the disease resistant cultivar could effectively control the FHB. However, due to the lack of resistant wheat variety and the influence of global warming and straw returning to the field, FHB has been prevalent frequently in wheat main producing areas; meanwhile, the development of fungicide resistance in the pathogen reduces the prevention and control effect of chemical pesticides. In this review, we summarized the main reasons for the epidemic of FHB including the changes in climate and farming system. Moreover, we discussed the sustainable management strategies based on the current research progresses and the key scientific questions in this disease, which was expected to provide reference for the research on management of Fusarium head blight of wheat.

Key words: Fusarium head blight; epidemiological factors; management strategies

由禾谷镰刀菌 (*Fusarium graminearum*) 引起的小麦赤霉病是小麦生产上最重要的真菌病害之

一, 在我国各地均有发生。20 世纪, 该病害主要危害区域为长江中下游麦区。近些年来, 由于气

收稿日期: 2021-06-15; 接受日期: 2021-08-09

基金项目: 国家自然科学基金项目(11605159; 11704343); 江苏省青年科学基金项目(BK20200953); 郑州大学学科建设重点专项(32410257)。

联系方式: §李兵与梁晋刚为本文共同第一作者。李兵 E-mail: 006805@yzu.edu.cn; 梁晋刚 E-mail: liangjingang@agri.gov.cn

* 通信作者 焦滇 E-mail: jiaozhen@zzu.edu.cn

候变暖以及耕作制度改变的影响,小麦赤霉病的发生越来越频繁,危害程度越来越重,已经成为我国小麦生产上的重要病害。近三年,我国小麦主产区有近20%的种植面积发生赤霉病危害,小麦赤霉病对粮食的生产安全已经构成了严重威胁^[1]。此外,赤霉病在全球其他国家发病也比较严重。美国设立了专项经费用于赤霉病致病机理及防控技术研究,力求最大程度降低此病害带来的经济损失^[2]。

小麦赤霉病的发生不仅可以导致小麦产量损失,病菌在侵染后还会产生次级代谢产物脱氧雪腐镰刀菌烯醇(deoxynivalenol, DON)和玉米赤霉烯酮(zearalenone, ZEA)等真菌毒素污染小麦及其制品,若污染的小麦及其制品被人或者动物误食会引发呕吐、腹泻等疾病,对人畜的生命健康安全构成威胁^[3]。因此,全世界已有100多个国家制订了小麦及其制品中赤霉病菌毒素标准。在我国, DON和ZEA在农产品中的最高限制标准分别为 $1\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 和 $60\text{ }\mu\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ ^[4]。我国学者连续多年对小麦主产省份小麦样品中的DON毒素进行监测,结果发现DON毒素严重超标^[5-6]。近年来,国家有关部门非常重视小麦赤霉病引起的真菌毒素污染问题,下拨了专项经费用于赤霉病暴发成灾机理以及科学绿色防控技术的研究,对保证我国粮食安全具有重要的意义。

1 我国小麦赤霉病暴发成灾原因分析

1.1 高产优质抗病品种缺乏

抗病品种的选育是防控小麦赤霉病最有效的措施,除扬麦和宁麦等一些春性品种在田间表现出较好的抗性外,目前还未发现对小麦赤霉病高抗的栽培品种^[7-8]。我国绝大部分小麦主产区种植的品种都缺乏对赤霉病的抗性。扬麦和宁麦等品种由于品种地域性的限制,在北方地区不能够大面积种植,因此,生产上还是缺乏兼具抗赤霉病的优良品种。随着国家相关项目的支持,我国小麦育种家非常重视小麦遗传育种的工作,发掘并培育了部分抗病材料^[9-12],渴望在今后的赤霉病防控中发挥重要的作用。

1.2 高温高湿加重赤霉病暴发成灾

小麦赤霉病是典型的湿润和半湿润型病害,小麦抽穗扬花期正值高温高湿天气,有利于病害

的发生。2012年小麦赤霉病在我国长江流域暴发,其中江苏阜宁县赤霉病的发病面积占种植面积的93.53%^[13]。田间调查显示,2012年小麦赤霉病发病时间早,发病面积大且发生程度严重,5月中旬为发病高峰期,5月下旬病情逐步稳定。其原因是由于阜宁县2012年3月份前期阴雨低温偏多,25日后旬平均温度多高于常年,其中4~5月份温度尤为偏高,达到 14.5°C 和 15°C 以上,较常年同期偏高 2.8°C 。同时2012年4月中旬至5月中旬的旬平均相对湿度 $\geq 70\%$ 的天数多于往年。这种高温高湿的天气对子囊壳的产生极为有利,且该地区4~5月份的气象条件有利于孢子萌发、侵染,这也是该地区小麦赤霉病发病早、危害面积大的主要原因^[13]。近年来,受全球气候变暖以及小麦播种推迟等耕作制度变化的影响,使我国黄淮海麦区和长江中下游小麦主产区在小麦扬花期遭遇高温阴雨的天气概率增大^[14],为赤霉病发生创造了有利条件。2012年,王艳晓等^[15]对河南省汝阳县小麦赤霉病的发生危害调查显示,4~5月份的气温迅速回升较常年同期温度偏高 3.1°C 、降水较常年偏多、光照偏少是导致汝阳县小麦赤霉病大发生的重要原因之一。此外,生产上小麦密植容易导致田间气流密闭和露水凝集,间接增大了田间的湿度,这也为赤霉病的暴发成灾奠定了基础。因此,农技部门对赤霉病的预测预报应密切关注小麦返青拔节后各时段气象变化情况,综合考虑子囊壳产生期、子囊孢子萌发、成熟释放、繁殖期等对应关键时期气象因子的变化情况。

1.3 耕作制度的改变加大赤霉病的发生风险

近年来,秸秆还田作为增加土壤肥力,改善土壤结构的重要措施,在我国被广泛应用。但是覆盖还田存在着腐解慢、矿化养分不能够及时被当季作物利用、影响耕作出苗和易发生病虫害等问题。赤霉病菌能够利用田间秸秆上的营养进行繁殖,因此秸秆还田间接导致田间赤霉病菌的菌量显著增多,很大程度上增加了赤霉病暴发的风险。2016年安徽省小麦产业技术体系田间调查发现,玉米秸秆还田地块中,小麦赤霉病的病穗率是未还田对照区的2.78倍,可见,秸秆还田导致赤霉病菌大量积累,增加了病害流行成灾的风险^[16]。小麦赤霉病菌是一种腐生型病原菌,同时其生长速率极快,该病菌的菌丝生长速率可达到 $0.8\text{ mm}\cdot\text{h}^{-1}$,相对于其他田间微生物,具有高适

应度和强竞争力的优势,所以秸秆还田会导致赤霉病菌在秸秆上大量繁殖,为第二年病害的暴发成灾提供了充足的菌源。

在普遍推广秸秆还田之前,赤霉病的症状主要在小麦扬花后 15 d 左右出现,20 d 左右病情稳定。但是随着秸秆还田的推广,田间菌量不断增加,导致赤霉病的发生也出现了新的变化^[7]。例如,小麦灌浆后如遇阴雨天气,病菌即能在麦穗上快速生长,导致病情迅速上升。这一阶段病菌难以侵入到已经灌浆的小麦籽粒内部,而是主要在麦穗和籽粒表面以腐生状态生长,并产生大量毒素。灌浆后期,病菌感染不会造成减产,但是收割时难以将病菌感染的小麦籽粒去除,易导致毒素污染超标问题^[7]。

另外,由于小麦赤霉病菌不只引起小麦赤霉病,也会造成禾谷类作物(玉米、水稻等)的穗腐^[7]。近年来,随着秸秆还田以及赤霉病大范围的流行暴发,田间禾谷类作物腐烂病情有加重的趋势。

1.4 化学药剂的滥用导致病菌产生抗药性进而加重病害暴发成灾

目前,我国防治小麦赤霉病的主要药剂有多菌灵、戊唑醇和氰烯菌酯等。对苯丙咪唑类药剂的杀菌机制和抗药性机制研究表明,病菌对苯丙咪唑类杀菌剂的抗药性自然突变体主要是其 β 微管蛋白 196~202 位氨基酸的改变,这些改变使该蛋白质的三维构象发生改变,从而阻止了药剂和靶标的结合,使病菌表现抗药性^[17-18]。1970 年以来,田间生产上防治小麦赤霉病主要使用的是多菌灵及其复配药剂,由于长期使用,南京农业大学周明国教授团队在浙江海宁田间已经发现了该药剂的抗性菌株,随后连续多年的检测结果表明抗药性菌株的比例呈上升趋势,严重影响药剂的防治效果^[19]。2020 年江苏省农科院姚克兵等^[20]对江苏溧阳、通州和盐城 3 个地区采集的小麦赤霉病菌样品对多菌灵等药剂的抗性研究发现,这 3 个地区对多菌灵的抗药性频率介于 26.3%~54.5% 之间,属于严重抗药性,与宋益民等^[21]报道的结果一致。同时,药剂的使用可以导致赤霉病菌产生更多的脱氧雪腐镰刀菌烯醇等毒素,进而影响食品安全^[1]。因此,在抗药性严重的小麦产区,建议停止使用多菌灵及其复配的药剂来防控小麦赤霉病,换用其他不同作用机理的药剂,同时应严格控制用药的剂量和次数。在 2019 年的全国普查中,

发现在河南、江苏、安徽和山东等地区已经出现了戊唑醇的抗性菌株^[22]。上述这些地区应该科学合理选择药剂,指导农民生产,达到药剂防治效果。

2 田间赤霉病菌具有强竞争力的分子机制

2.1 赤霉病菌生长速度快

赤霉病菌和大多数腐生致病真菌相比,其生长繁殖速度极快。在适宜的营养条件下,该病菌的生长速度能够达到 $1.0\sim 1.5\text{ cm}\cdot\text{d}^{-1}$ 。此外,粗放的秸秆还田会使大量未腐熟的秸秆残留在土壤的表面,为赤霉病的有性生殖创造有利的条件。有研究报道,由于玉米秸秆纤维素含量比水稻高,导致其不易腐熟,赤霉病菌在玉米秸秆上产生的子囊壳数量比水稻秸秆多 1.4~1.8 倍^[14]。

2.2 赤霉病菌产生的各种色素提高了抗逆性

赤霉病菌在其生长过程中会产生黄色和粉红色的镰刀菌素,其子囊壳也会产生大量的黑色素,这些色素能够很好的保护病菌抵抗紫外线的损害。最近研究发现,这些色素可以使各种昆虫对其趋避,避免昆虫的取食和危害,间接提高了其在自然界的生存能力^[23]。

2.3 赤霉病菌产生大量的次级代谢产物提高了自然界中的竞争力

研究发现赤霉病菌在侵染小麦过程中能够产生包括 DON、ZEA 等多种真菌毒素。DON 不仅对人畜有害,而且可以抑制生物体的蛋白合成。比较基因组研究发现,赤霉菌种含有次生代谢基因簇比大多数病原真菌多,达到 67 个^[24]。赤霉病菌产生的大量次生代谢产物,如 Aurofusarin 等均有抑菌活性,能够改变植物的微生物群落,形成更有利于生长和繁殖的微生态环境,进而提高了在自然界中生存的竞争力^[25]。

2.4 赤霉病菌拥有各种胁迫应答机制可以帮助抵抗外界环境胁迫

赤霉病菌在长期的进化过程中,形成了一套特异的抵御外界不良环境胁迫的应答机制,以及在抵抗这些不良胁迫过程中各种蛋白质家族之间的协同配合。例如:抵御外界细胞壁胁迫和酸胁迫的 CWI(Cell wall integrity)信号通路和 PacC-PH 信号通路等^[26-27]。含有 ATP 结合结构域和跨膜结

构域的ABC(ATP-binding cassette)转运蛋白可以将胞内的致病因子、有毒化合物、重金属等,通过主动运输的方式泵出胞外。赤霉病菌的基因组中有62个ABC转运蛋白,相较于其他病原真菌中30~45个ABC转运蛋白编码基因多将近20个左右,丰富的ABC转运蛋白在病菌抵抗各种胁迫时起重要作用^[28]。例如:ABC转运蛋白Atm1在赤霉菌抵抗铁胁迫的过程中起着主要作用,其缺失突变体中会导致胞内的铁积累,破坏铁的平衡,导致赤霉病菌生长异常^[28]。

3 我国小麦赤霉病防控策略探讨

小麦赤霉病在今后较长时间内仍将维持高频率常态化趋势发展。因此,从粮食生产安全和食品安全的角度出发,我们必须在抗病品种的选育、耕作方式的调整、高效低毒杀菌剂的研发和绿色生态调控体系建设等方面有所突破,力求将病害的危害降低。

3.1 抗病品种培育及推广应用

抗病品种的选育是防控小麦赤霉病经济有效的防控策略。近些年来,我国育种家已经发掘了一些与赤霉病抗性相关的数量性状位点(QTL),包括抗侵染、抗扩展和毒素积累等。2019年南京农业大学和国外研究团队分别从小麦赤霉病的高抗种质中筛选并鉴定到了Fhb1位点上的抗病基因^[10-11]。研究发现Fhb1抗性的表达在不同小麦品种中受到一些其他因子的影响^[11]。因此,后续研究可深入阐明Fhb1的抗性分子机制以及剂量效应调控、抑制因子解析等,有望为合理利用Fhb1的抗性提供试验支撑。

由于现有小麦抗性种质资源稀缺且不易挖掘,近缘抗性基因的发掘为小麦抗赤霉病品种选育提供了可能。目前,有研究发现将小麦近缘的亲本材料(大赖草、鹅观草、纤毛鹅观草和长穗偃麦草等)染色体转移到小麦中^[29-32],均表现出良好的抗性,丰富了小麦赤霉病抗病种质资源的选育。山东农业大学孔令让教授团队在长穗偃麦草抗赤霉病基因开展的一系列研究工作,不但为培育抗赤霉病小麦品种提供了宝贵的基因资源,同时还明确了Fhb7编码的蛋白可以打开单端孢霉烯族毒素的环氧基团,并催化其形成谷胱甘肽加合物(DON-GSH),从而产生解毒效应^[12]。另外,本

团队首次提供了真核生物间核基因组DNA水平转移的功能性证据,为进一步探索植物抗病基因和基因组进化机制提供了一条新途径,同时为小麦抗赤霉病提供了一个重要的抗性资源^[12]。随着小麦基因组数据的发布,很大程度上加快了抗赤霉病基因的发掘和克隆^[33]。同时,高通量表型组平台的建成和利用,有助于精确评价多个QTL位点的重组效应^[34],将对赤霉病抗病育种产生重要影响。

在实际生产上,我们要对小麦现有的抗性品种进行合理利用和布局,以保持抗病品种的稳定和持久。同时,国家和政府应当根据小麦赤霉病的发生频率制定相应的耕作制度,减少病害流行频率。

3.2 高效防病抑毒药剂的创制

目前,药剂防治是减轻小麦赤霉病发生程度的关键。在赤霉病的高发区域,应在小麦齐穗至扬花期主动喷药预防。病菌一旦进入小麦穗部再使用药剂,防治效果并不理想,而且有可能刺激病原菌产生更多的毒素。生产上目前常用的防控赤霉病的药剂有:氰烯菌酯、戊唑醇和多菌灵等。此外,施用农药时要保证有效成分和助剂的剂量,应当优先选用耐雨水冲刷的药剂,确保防病抑毒效果。

除常规的化学药剂外,绿色、高效和安全的微生物杀菌剂在防治植物病害方面表现出了良好的应用前景。利用有益微生物防控小麦赤霉病在实验室中已经取得部分成果^[35-37],但是还没有大规模田间成功应用的报道^[38-39]。除了生物防控小麦赤霉病外,近年来利用RNA干扰技术开发的生物源农药,在防治病害中越来越受重视。小RNA农药通过靶向靶标生物中特定的microRNA,从而干扰靶标微生物的正常生长发育,进而阻止其对寄主植物的危害。国内外多个研究团队利用此技术应用于赤霉病的防控已经取得重要进展^[40-42]。随着技术的发展,小RNA农药的研发技术不断完善,有望在小麦赤霉病绿色防控中发挥重要作用。

3.3 完善秸秆还田技术和加强田间管理

在小麦的主要生产区,当地政府部门应当制定严格的秸秆还田标准,避免秸秆粗放还田,导致大量的小麦赤霉病菌在秸秆上存活,进而为来年赤霉病的发生埋下隐患。在赤霉病高发地区,可以适当地减少秸秆还田甚至不还田,如若必须还

田,必须将秸秆深埋,加快秸秆腐熟和减少病菌的生长,压低菌量,从而减少赤霉病的暴发^[7,43]。在有条件的地区,可以尝试使用激发式秸秆还田(秸秆与无机氮肥或者有机氮肥配施进行深埋,并于行间种植作物),该处理可以对秸秆进行腐熟化处理,能够显著增加土壤有机质、微生物生物量碳和微生物生物量氮等养分,提高作物产量^[44-45]。

4 展望

小麦赤霉病是世界范围内广泛流行的小麦病害,近年来随着全球气候变暖和耕作方式的改变,赤霉病的发生危害面积以及频次也在不断地增加,加大了该病害的防治难度。目前生产上对该病的防控坚持“预防为主,综合防治”的八字防治策略。农技部门要密切关注本区域内小麦种植区域的天气变化情况,准确发布预报预警信息,明确重点防控区域、关键防治田块和最佳防控时间,做好该病害的预测和预防工作。在赤霉病的防治中,应该以选育抗病品种为基础,结合化学药剂防治和生物防治等措施。目前,我国的小麦品种对赤霉病还没有免疫的品种,虽然发现了一些抗病的种质资源,但是可利用到抗小麦赤霉病的材料还较少,赤霉病抗性较好的小麦品种由于其农艺性状较差,不能被广泛推广,因此育种工作者还需要扩大抗病材料的筛选范围。近年来,利用分子遗传育种的方法定位到7个抗赤霉病主效基因(*Fhb1~Fhb7*),通过遗传转化将主效基因导入小麦中,获得了一批抗性改良材料。因此,育种工作者今后在小麦品种的选育过程中利用分子标记技术和传统育种相结合的手段将大大加快育种工作。药剂防治目前主要选用氰烯菌酯、戊唑醇和丙硫唑醇等药剂及其复配制剂,生产上应该坚持“适期用药,不同作用机理的药剂交替使用”的原则,延缓病菌的抗药性。化学药剂的长期使用存在污染环境的风险,寻找新的病害防治技术和手段已经迫在眉睫。利用生防菌对小麦赤霉病防治越来越受重视,虽然很多生防菌在实验室条件下取得了不错的抑菌效果,但是生防菌存在对施药环境要求条件高、药效稳定性差等问题,尽快地创制出绿色环保、高效稳定的生防菌对于最终有效控制小麦赤霉病的发生和流行发挥着重要作用。

参 考 文 献

- [1] CHEN Y, KIRSTLE H C, MA Z. *Fusarium graminearum* trichothecene mycotoxins: biosynthesis, regulation, and management [J]. Annu. Rev. Phytopathol., 2019, 57:15-39.
- [2] MCMULLEN M, BERGSTROM G, DE WOLF E, et al.. A unified effort to fight an enemy of wheat and barley: *Fusarium* head blight [J]. Plant Dis., 2012, 96(12): 1712-1728.
- [3] MERHEJ J, RICHARD G F F, BARREAU C. Regulation of trichothecene biosynthesis in *Fusarium*: recent advances and new insights [J]. Appl. Microbiol. Biot., 2011, 91(3):519-528.
- [4] SELVARAJ J, ZHAO Y, SANGARE L, et al.. Limited survey of deoxynivalenol in wheat from different crop rotation fields in Yangtze- Huaihe river basin region of China [J]. Food Control, 2015, 53: 151-155.
- [5] QIU J, XU J, SHI J. *Fusarium* toxins in Chinese wheat since the 1980s [J/OL]. Toxins, 2019, 11(5): e248[2021-09-09]. <https://doi.org/10.3390/toxins11050248>.
- [6] JIANG D, CHEN J, LI F, et al.. Deoxynivalenol and its acetyl derivatives in bread and biscuits in Shandong province of China [J]. Food Addit. Contam. B, 2018, 11(1):43-48.
- [7] 马忠华,陈云,尹燕妮. 小麦赤霉病流行成灾原因分析及防控对策探讨 [J]. 中国科学基金, 2020, 4:464-469.
- [8] 王晓杰,甘鹏飞,汤春蕾,等. 植物抗病性与病害绿色防控:主要解学问题及未来研究方向 [J]. 中国科学基金, 2020, 4: 381-392.
- [9] 程顺和,张勇,别同德,等. 中国小麦赤霉病的危害及抗性遗传改良 [J]. 江苏农业学报, 2012, 28(5):938-942.
- [10] LI G, ZHOU J, JIA H, et al.. Mutation of a histidine G rich calcium G binding protein gene in wheat confers resistance to *Fusarium* head blight [J]. Nat. Genet., 2019, 51(7): 1106-1112.
- [11] SU Z, BERNARDO A, TIAN B, et al.. A deletion mutation in TaHRC confers Fhb 1 resistance to *Fusarium* head blight in wheat [J]. Nat. Genet., 2019, 51(7): 1099-1105.
- [12] WANG H, SUN S, GE W, et al.. Horizontal gene transfer of Fhb7 from fungus underlies *Fusarium* head blight resistance in wheat [J/OL]. Science, 2020, 368(6493): euba5435[2021-08-12]. <http://dx.doi.org/10.1126/science.aba5435>.
- [13] 王玉国,徐东祥,季丰明,等. 2012年阜宁县小麦赤霉病大发生与气象条件的关系分析 [J]. 植物保护学, 2013(06): 136-137.
- [14] 刘万才,刘振东,冲黄,等. 近10年农作物主要病虫害发生危害统计和分析 [J]. 植物保护, 2016, 42(5):1-9.
- [15] 王艳晓. 小麦赤霉病的发生与气象条件的关系分析 [J]. 植保土肥, 2012(06):78-79.
- [16] 陈云,王建强,杨荣明,等. 我国小麦赤霉病发生危害形势及防控对策 [J]. 植物保护, 2017, 43(5): 11-17.
- [17] 陆悦健,周明国,叶钟音. 抗苯丙咪唑的小麦赤霉病菌 β -tubulin 基因序列分析与特性研究 [J]. 植物病理学报, 2000, 30(1):30-34.
- [18] KOLLER W. Target Site of Fungicide Action [M]. New York: CRC Press, 1992, 43-68.
- [19] 陈长军,余俊杰,毕朝位,等. 小麦赤霉病菌对多菌灵的抗性基因克隆及其验证 [C] // 第六届中国植物病害化学防治学术研讨会论文集, 2008, 110.

- [20] 周华飞,吴佳文,杨红福,等. 江苏地区小麦赤霉病菌种群检测与抗药性分析[J]. 农学学报,2020,10(5):31-35.
- [21] 宋益民,丛国林,陈怀谷. 多菌灵及其复配制剂防治小麦赤霉病的应用效果[J]. 植物保护学报,2018,45(2):352-358.
- [22] 全国农技中心. 2019年全国农药有害生物抗药性检测报告[R/OL]. <https://www.natessc.org.cn/>, 2019.
- [23] XU Y, VINAS M, ALSARRAG A, *et al.* Bis-naphthopyrone pigments protect filamentous ascomycetes from a wide range of predators [J/OL]. Nat. Commun., 2019, 10(1): e3579[2021-08-12]. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-11377-5>.
- [24] KOVALCHUK A, DRIESSEN A J. Phylogenetic analysis of fungal ABC transporters [J/OL]. BMC Genom., 2010, 11: e177 [2021-08-12]. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-11-177>.
- [25] NANDHITHA V, NANCY K. Mycotoxins in conversation with bacteria and fungi [J/OL]. Front Microbiol., 2019, 10: e403 [2021-08-12]. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00403>.
- [26] YUN Y Z, LIU Z Y, ZHANG Z J, *et al.* The MAPKK FgMkk1 of *Fusarium graminearum* regulates vegetative differentiation, multiple stress response, and virulence via the cell wall integrity and high-osmolarity glycerol signaling pathways [J]. Environ. Microbiol., 2014, 16(7): 2023-2037.
- [27] MERHEJ J, FORGET F R, CHRISTIAN B. The pH regulatory factor Pac1 regulates Tri gene expression and trichothecene production in *Fusarium graminearum* [J]. Fungal Genet. Biol., 2011, 48(3):275-284.
- [28] WANG ZH, MA T L, HUANG Y Y, *et al.* A fungal ABC transporter FgAtm1 regulates iron homeostasis via the transcription factor cascade FgAreA-HapX [J/OL]. PLoS Pathog., 2019, 15(9): e1007791[2021-08-12]. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1007791>.
- [29] 陈佩度,王兆悌,王苏玲,等. 将大赖草种质转移给普通小麦的研究-III. 抗赤霉病异附加系统选育[J]. 遗传学报,1995,22(3):206-210.
- [30] CHEN P D, LIU W X, YUAN J H, *et al.* Development and characterization of wheat -leymus race mosus translocation lines with resistance to Fusarium head blight [J]. Theor. Appl. Genet., 2005, 111(5):941-948.
- [31] 汪杏芬,吴丽芳,陈佩度,等. 普通小麦-鹅观草异附加系的选育与鉴定初报[J]. 植物学报 1995, 37(11):878-884, 914.
- [32] 王秀娥,陈佩度,刘大钧,等. 同胞质普通小麦-纤毛鹅观草异附加系 D 和端体异附加系 tBL 的选育[J]. 遗传学报,1997, 24(2):137-140.
- [33] SINGH K, CHHUNEJA P, GUPTA O P, *et al.* Shifting the limits in wheat research and breeding using a fully annotated reference genome [J/OL]. Science, 2018, 361(6403): eaar7191 [2021-08-12]. <https://doi.org/10.1126/science.aar7191>.
- [34] MA Z, XIE Q, LI G, *et al.* Germplasms, genetics and genomics for better control of disastrous wheat Fusarium head blight [J]. Theor. Appl. Genet., 2020, 133(5):1541-1568.
- [35] 杨慧勇,李飞凤,陆琼娟,等. 拮抗菌株 AFR0406 对小麦赤霉病菌和纹枯病菌的生物活性测定 [J]. 江苏农业科学,2006, 34(6):142-144.
- [36] 陈华保,肖芳琼,谢婷,等. 小麦内生菌对小麦赤霉病菌的抑制活性 [J]. 西北农业学报,2011, 20(7): 46-49.
- [37] 陈英. 小麦赤霉病发生危害形势及防治技术 [J]. 乡村科技, 2019(22):90-91.
- [38] 刘根. 小麦赤霉病生物防治进展 [J]. 农家参谋,2018(10):67.
- [39] 赵娜,杜秀明,李令蕊,等. 我国小麦赤霉病发生与控制研究进展 [J]. 河北农业科学,2020, 24(2): 54-58.
- [40] KOCH A, KUMAR N, WEBER L, *et al.* Host G induced gene silencing of cytochrome P450 lanosterol C14 alpha G demethylase encoding genes confers strong resistance to *Fusarium* species [J]. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 2013, 110(48): 19324-19329.
- [41] CHENG W, SONG X S, LI H P, *et al.* Host induced gene silencing of an essential chitin synthase gene confers durable resistance to Fusarium head blight and seedling blight in wheat [J]. Plant Biotechnol. J., 2015, 13(5):1335-1345.
- [42] WANG M, WU L, MEI Y, *et al.* Host induced gene silencing of multiple genes of *Fusarium graminearum* enhances resistance to Fusarium head blight in wheat [J]. Plant Biotechnol. J., 2020, 18(12): 2373-2375.
- [43] 陈怀谷. 小麦赤霉病综合防控技术 [J]. 植物医院, 2019, 1:23.
- [44] 赵金花,张丛志,张佳宝. 激发式秸秆深还对土壤养分和冬小麦产量的影响[J]. 土壤学报,2016,53(2): 438-499.
- [45] 赵永超,李晓鹏,闫一凡,等. 激发式秸秆还田对春季潮土团聚体中酶活性的影响[J]. 土壤,2018, 50(3): 498-507.