

特 约 稿 件

Invited Paper

稻曲病菌成灾机制与防控技术研究进展

胡东维^{1*}, 梁五生¹, 赖朝晖²

(1. 浙江大学生物技术研究所, 水稻生物学国家重点实验室, 杭州 310058;

2. 浙江省象山县农业技术推广中心, 象山 315700)

摘要 过去数十年来我国稻曲病的发生一直呈不断加重趋势,并逐渐由一个水稻次要病害发展成为一个水稻主要病害。最近不断强化的针对稻曲病成灾机制和防控技术的研究有了新发现和新观点。稻曲病菌主要侵染水稻花期的花丝等细胞壁相对疏松的组织,细胞外扩展。我国长江中下游地区稻曲病的加重与稻曲病菌菌核生成密切相关,菌核在其生活史中发挥了重要作用,可能是其主要的初侵染源。目前水稻孕穗初期使用杀菌剂是最为有效的稻曲病防控措施。未来对其生活史深入持续的研究是稻曲病发生流行中长期预测预警的重要前提。

关键词 稻曲病; 菌核; 生活史; 防治

中图分类号: S 435.111.4 **文献标识码:** A **DOI:** 10.16688/j.zwbh.2017491

Advances in the occurrence of rice false smut and its control

HU Dongwei¹, LIANG Wusheng¹, LAI Chaohui²

(1. State Key Laboratory of Rice Biology, Biotechnology Institute of Zhejiang University, Hangzhou 310058, China;

2. Extension Center of Agricultural Technology of Xiangshan County, Zhejiang 315700, China)

Abstract In the past decades, rice false smut has occurred increasingly and now become one of the major rice diseases in China from a minor disease in history. Recently extended studies on the disease have revealed some new findings on the fungal pathogenicity, its life cycle and control of the disease. The pathogen mainly infects rice stamen filaments and other flower tissues where cell walls are loose in texture, and extends intercellularly in host. The pathogen sclerotia play an important role in the disease occurrences in the mid and lower reaches of the Yangtze River and in its life cycle as the primary inoculum. Spraying fungicides at early rice booting stage now is the most effective measure for controlling the disease. Clarification of the pathogen life cycle in nature in the near future is necessary for establishing the prediction and early warning system in medium-and long-term disease control.

Key words rice false smut; sclerotia; life cycle; control

稻曲病是由子囊菌侵染水稻穗部引起的真菌病害。稻曲病症状只出现在水稻开花后的灌浆期,即在小花上形成数倍于籽粒大小的黄色、褐色、墨绿色或黑色的稻曲球;稻曲球表面为一层厚厚的厚垣孢子,个别稻曲球表面附着有一至数个形状不规则并向内弯曲的片状菌核^[1]。历史上稻曲病一直是一个水稻次要病害,对其成灾发生规律以及流行病学一直缺少持续性的研究。但自 20 世纪中叶以后,稻曲病

在全世界主要稻区的发生不论在规模还是严重度方面均呈现出持续上升的趋势^[2]。在我国历史上,稻曲病主要发生在东北和西南高海拔山区,这些地区主要以粳稻为主。在孙思邈的医书《千金方》中稻曲球被称作粳谷奴,用于治疗走马喉痹,也说明稻曲病主要发生于主要在北方种植的粳稻上。自 20 世纪 80 年代初期开始稻曲病在我国发生范围不断扩大,危害不断加重;重灾区从东北和西南稻区转移到了

收稿日期: 2017-12-24 修订日期: 2018-01-02

基金项目: 国家自然科学基金(31671969);国家重点研发计划(2016YFD0300706);浙江大学新农村发展研究院农业技术推广专项资金(2017ZDNT014);浙江省三农六方农业科技协作计划项目(CTZB-F160728AWZ-SNY1);国家公益性行业(农业)科研专项(200903039)

致 谢: 感谢日本岐阜大学退休教授池上八郎博士(Ikegami)惠赠其历年的稻曲病研究论文资料。

* 通信作者 E-mail: hudw@zju.edu.cn

长江中下游地区,且每年都有因气候和防治方面的原因出现绝收的田块,特别是大穗型杂交稻大部分高感稻曲病。稻曲病目前已经逐渐上升为我国的主要水稻病害之一。因此,近年来稻曲病问题引起了我国政府部门和植保工作者的重视并开展了大量的研究,获得了许多新的认知和观点。本文重点对稻曲病发生范围持续扩大成灾的机制以及稻曲病防控的要素进行评述。

1 稻曲病菌的生物学特性与侵染特征

稻曲病菌病原学的研究最早可追溯到 19 世纪末期^[3],随后发现了其有性阶段,并最终确定该病原菌有性态为子囊菌的 *Villosiclava virens*,无性态为 *Ustilaginoidea virens*^[1]。

稻曲病菌在人工培养基上生长缓慢,长满一个直径 9 cm 的培养皿一般需要 30~40 d,有时甚至中途停止生长,无法长满整个培养皿;此时菌落变黄并常常在菌落边缘附近产生厚垣孢子堆^[4-5]。基因组学研究发现,作为重要的致病因子,稻曲病菌的植物细胞壁降解酶基因的数量不但远低于腐生营养型植物病原真菌,甚至也远低于其他常见的活体营养型植物病原真菌,且没有发现果胶酶基因的存在^[6]。说明稻曲病菌在致病性即依靠细胞壁降解酶侵入植物组织和细胞内部的能力方面存在着先天不足。

稻曲病菌的侵染机制也一直是一个具有广泛争议的话题。对比前期不同的接种试验不难看出,早期的人工接种试验或多或少存在这样那样设计上的不足,发病的环境因子难以控制,甚至出现了人工接种的发病程度远远低于其他年份自然病情的普遍度和严重度。稻曲病发生流行对气候条件的过度依赖也造成了不同年份和地区试验结果上的严重冲突。此后,日本和中国学者对接种条件和程序不断进行改进和优化,接种效率大幅度提高,稻曲病菌在水稻孕穗期侵染也成为被普遍接受的观点^[7-9]。超微结构分析表明,稻曲病菌只能在水稻组织的细胞间生长,无法向其他病原真菌那样直接穿透植物细胞壁^[10-11],这与典型的植物内生真菌的侵染模式极其相似^[12]。此外,在病粒基部小穗轴中也未发现贯通到茎部组织的病原菌菌丝,在很大程度上排除了系统性侵染的可能性^[10]。这与其植物细胞壁降解酶基因数量较少的结果相吻合^[6]。进一步的研究表明,与正常组织的细胞壁相比,水稻等禾本科植物的

花丝细胞的细胞壁内微纤丝排列极度稀疏,这一方面有利于在开花时快速伸长数倍将花药推出花颖;另一方面这种疏松的组织结构也给稻曲病菌的侵染和细胞间延伸提供了便利^[13]。

早期人工接种试验也发现,稻曲病菌可成功侵染水稻胚根和胚芽鞘,并在水稻细胞间隙中生长扩展^[14-16]。有趣的是这些器官也恰恰存在阶段性的细胞快速伸长生长,且侵染也主要发生在快速伸长期^[17]。水稻苗期接种的超微结构分析也发现,稻曲病菌可在幼嫩的水稻幼根的表皮细胞间隙中生长,但无法侵入水稻表皮细胞或表皮毛细胞内部,更无法穿越排列整齐致密、细胞壁高度加厚的根内皮层细胞,无法进入根的内部组织^[18],也无法扩展抵达水稻穗原基^[14]。综上所述,目前大量的证据支持稻曲病菌的侵染时期是水稻孕穗初期,侵染位点是以水稻花丝为主的花器组织。

2 稻曲病菌的生活史

稻曲病主要发生在双季稻的晚稻或单季晚稻上,即在每年的 9—11 月形成稻曲球。然而稻曲病菌的适宜侵染期在来年 8—9 月,即水稻孕穗早期。因此,稻曲病菌必须能够安全越冬,并在来年 8—9 月发育成为适当的初侵染源。稻曲球上既可产生厚垣孢子,也可以产生菌核。它们谁在稻曲病侵染过程中发挥着主导作用?一是要看它们是否能安全越冬,二是看是否能在水稻孕穗期以适当的途径和数量到达水稻穗部。

前期的研究普遍认为,每个稻曲球上均可产生数以千万计的厚垣孢子,基数足够大;而菌核只产生在少数稻曲球上^[19],且菌核一般多见于高海拔地区和温带地区^[20-21],我国华南亚热带地区则很罕见^[22]。菌核出现的数量与我国历史上稻曲病的传统发生地区是一致的,因此普遍认为厚垣孢子是稻曲病菌的主要初侵染源。但这难以解释目前我国稻曲病重灾区转移到了长江中下游地区的现象。大量研究也发现,稻曲病菌厚垣孢子难以长期保存并保持萌发活力^[5, 23]。田间穗部套袋试验也表明,稻曲病菌的侵染发生在孕穗期,而不像以前猜测的发生在苗期的系统性侵染^[24]。

最近的研究表明,稻曲病菌可在植物体表进行一定时间的繁殖并产生次生孢子^[25];也有人利用 DNA 探针进行原位杂交示踪法对水稻苗期接种的

病原菌进行了研究,认为稻曲病菌可在水稻基部叶鞘和茎的间隙中形成植物体外菌落^[26]。通过这种方式可以延长稻曲病菌侵染前的存活时间,理论上可以一定程度上弥补厚垣孢子的存活能力问题。

大量的研究表明,稻曲病菌菌核具有良好的越冬能力^[27-31],且在休眠数月之后陆续萌发并产生数量巨大的子囊孢子,其有性生殖产生的子囊孢子能够覆盖水稻的主要生长季节,包括孕穗期^[30-31]。在水稻主要生长季节田间也检测到了稻曲病菌子囊孢子^[31]。以上事实说明,菌核是不是可作为一个地区的主要初侵染源取决于当地是否有足够的菌核数量。

事实上,早在 1987 年的调查研究就发现,位于亚热带的浙江省多地的稻曲病菌核数量都很大,且远远超出北方稻区菌核的数量^[32]。这些菌核往往只出现在 10 月下旬,在水稻收获前进行调查才能够比较准确地反映菌核实际的数量。遗憾的是该文献一直没有受到重视,也一直没有被相关研究参考和引用。本课题组 2012 年在调查浙江省象山县一个晚熟的严重发病稻田时发现,其田间菌核的数量达到了 15 万个/667 m²^[33],数量之大超乎想象。同年,在福建北部建阳稻区也发现和采集到大量成熟的稻曲病菌菌核。最近的调查发现,在气温相对更高的湖南省,稻曲病菌也可产生菌核(谭新球,私人通信)。以上结果均颠覆了早期对菌核形成地区范围和数量的观念。

在查询浙江省象山县近年来气候资料与稻曲病菌菌核数量关联性的基础上,我们推断低温是诱导稻曲病菌菌核形成的重要环境因子。室内低温诱导试验也证明了这个推断是正确的^[33]。2015 年秋季整个浙江省气温较常年偏低,稻曲球上菌核较往年大幅度增加^[33]。2017 年浙江省秋季气温较常年偏高,只有个别晚熟的自生稻上发生稻曲病;10 月 20 日调查桐庐县横村镇发现 9.29% 的稻曲球上可产生菌核,平均每 100 个稻曲球上有 15.72 个菌核;以上数据尚不包括发育相对较晚、体积较小且隐含在稻曲球内部的菌核(未发表资料)。因此,目前大量的杂交稻品种穗大、生育期较长,在灌浆期温度偏低时稻曲球上容易产生菌核^[33]。晚熟水稻不但稻曲病发生加重,也伴随着菌核数量的增加,这些都增加了来年潜在侵染源的数量。

以上研究表明,菌核不论从数量、越冬能力和萌发产生子囊孢子的时间节点上都是一个比厚垣孢子

更理想的初侵染源。当利用菌核降解微生物的发酵制剂降解田间菌核,可成功减轻稻曲病的发生,再次说明菌核的主导作用^[34]。

那么,厚垣孢子或菌核萌发产生的子囊孢子是否可能通过转主寄主度过漫长的春夏两季然后产生新鲜的分生孢子侵染水稻呢? 此前确实有报道认为数种田间杂草是稻曲病菌的转主寄主,在其小花上发现黑色类似稻曲球的症状^[35-37]。但遗憾的是这些研究均缺少严格的病原菌分子鉴定证据和侵染方式研究,且多年来一直缺少进一步的后续研究报道。本课题组通过多年观察,对其中已报道的两例带有疑似黑色稻曲球症状的杂草进行了系统分析,结果发现,无论是孢子微形态学、分子检测和侵染模式上均被证实为黑粉病菌^[38];且多年的观察没有发现其他稻田常见杂草有疑似黄色稻曲球的症状。因此,稻曲病菌通过其他转主寄主越冬并成为主要初侵染源的可能性甚微。

3 稻曲病的防控措施

种植抗病性水稻始终是病害防控的首选。目前尚未发现完全不感病的水稻品种。但大穗型的杂交稻和超级稻往往比较感病,表现为单穗病粒数比较多,例如‘甬优 12’可达 20 个以上;而小穗型品种相对比较抗病,往往单个病穗只有少数几个稻曲球,例如‘秀水’系列品种往往只有 1~2 个。大穗型品种丰产潜力比较大,适合具有防控技术和措施的大户和合作社种植。而小农户选择种植小穗型品种则具有病害防控成本和产量损失相对较低的优势。

在药剂防控方面,近年来我国相关的田间试验报道暴发性增长。在一定程度上反映了我国各地稻曲病普遍发生的现状。在水稻孕穗期早期使用杀菌剂目前已经被广泛接受且被证明防效显著^[39-41]。但由于稻曲病的发生在很大程度上依赖气候等环境因素,加之各地种植的水稻品种和栽培方式的差异,不同年份不同地区的试验结果有明显差异或冲突。这些试验均有一个共识,即各种生产上常用的杀菌剂绝大部分都高度有效^[42-44]。浙江省超级稻种植比较广泛,而且稻曲病发生比较严重,水稻孕穗早期使用杀菌剂已经成为防治稻曲病必不可少的措施。但在我们近年来对稻曲病菌抗性筛选试验中尚未发现有明显抗药性菌株的产生。杀菌剂处理水稻种子是否可有效防治稻曲病目前尚有争议。

对杀菌剂使用时间研究表明,对于大穗型水稻品种,在孕穗初期即约 30%~50%主穗旗叶从倒二叶叶鞘中完全抽出,即 30%~50%主穗的旗叶叶枕达到或超过倒二叶时,喷施杀菌剂效果比较好;此时一般是抽穗前 10~15 d。而对于小穗型品种可在绝大部分主穗叶枕平齐时进行,即抽穗前 5~7 d^[39-41]。一般情况下一次用药即可,二次用药增效作用不大^[44]。

此外,我国对稻曲病的生物防治也做了一些持续性的工作^[43]。其中以芽胞杆菌为主要成分的制剂如稻曲宁已经成功登记并被广泛使用。

在耕作制度方面,浙江省水稻收获后往往直播小麦,或水稻收获后高茬撂荒到来年 4 月然后翻耕,稻曲球和菌核留置在地表。这样无论是对厚垣孢子还是对菌核均提供了良好的越冬条件^[27-31],同时大量水稻害虫也在残茬中安全越冬。因此,水稻收获后马上翻耕可在很大程度上减少病虫害包括稻曲病菌菌核与厚垣孢子的越冬基数,减轻来年稻曲病和其他病虫害的防控压力。

4 稻曲病发生流行的预测预报

明确稻曲病菌生活史是稻曲病发生流行预测预报的基础和前提。而目前恰恰对稻曲病菌生活史了解甚少,各种观点缺乏共识,由此造成稻曲病流行中长期预警的相对滞后。

从长江中下游稻区的研究来看,菌核在稻曲病发生流行中可能发挥了主导作用^[31-33]。而海南似乎并没有发现稻曲病菌的菌核,但稻曲病发生越来越普遍^[46],广东也有类似的情况^[22]。因此,稻曲病菌生活史的研究是一个亟待解决的重要现实问题,未来需要长期的全国范围内的协作和攻关。

李丹阳等^[34]通过施用可高效降解稻曲病菌菌核的生防菌制剂成功减少了越冬菌核数量,稻曲病发生程度明显减轻,说明菌核作为初侵染源发挥了重要作用。未来采用田间释放人工分子标记或带有天然标记的突变菌株可能是明确厚垣孢子和菌核作为初侵染源地位的重要方法。目前国内已经具备这些标记性菌株。

在稻曲病发生的环境因子方面,大量的研究已经明确水稻孕穗初期多雨低温是稻曲病发生的重要条件。此外,浙江省 2014 年和 2017 年夏季持续高温,气温明显高于常年,这两年稻曲病零星发生。特别是 2017 年我们位于象山县西周镇杭头村的试验

田在水稻孕穗期没有使用任何杀虫剂和杀菌剂的情况下,也没有发现稻曲病的发生。因此,需要进一步明确菌核在稻曲病菌生活史中的作用。假如菌核在稻曲病菌生活史中发挥了主导作用,那么一切影响菌核数量动态变化和萌发行为的环境因子,均可作为稻曲病初侵染菌源方面预测预报的依据。

参考文献

- [1] TANAKA E, ASHIZAWA K, SONODA R, et al. *Villosiclava virens* gen. nov., comb. nov., teleomorph of *Ustilaginoides virens*, the causal agent of rice false smut [J]. *Mycotaxon*, 2008, 106(1): 491–501.
- [2] FAN Jing, YANG Juan, WANG Yuqiu, et al. Current understanding on *Villosiclava virens*, a unique flower-infecting fungus causing rice false smut disease [J]. *Molecular Plant Pathology*, 2016, 17(9): 1321–1330.
- [3] 白井光太郎. 駿遠和紀採集植物ノ記(承前)[J]. *植物學雜誌*, 1896, 10: 29–34.
OMORI J. Some remarks on Mr. Takahashi's paper on the identity of *Ustilago virens* Cooke and *Ustilaginoides oryzae* Brefeld [J]. *Botanical Magazine*, 1896, 10(2): 29–34.
- [4] 王疏, 杜毅, 褚茗莉, 等. 稻曲病菌生物学特性的研究[J]. *辽宁农业科学*, 1993(3): 34–35.
- [5] 樊荣辉, 王永强, 刘兵, 等. 稻曲病菌无性孢子形成过程及萌发率测定[J]. *菌物学报*, 2010, 29(2): 188–192.
- [6] ZHANG Yong, ZHANG Kang, FANG Anfei, et al. Specific adaptation of *Ustilaginoides virens* in occupying host florets revealed by comparative and functional genomics [J]. *Nature Communication*, 2014, 5: 3849.
- [7] IKEGAMI H. Studies on the false smut of smut. IV. Infection of the false smut due to inoculation with the chlamydospores and ascospores at the booting stage of rice plants [J]. *Research Bulletin of the Faculty of Agriculture, Gifu University*, 1960 (12): 45–51.
- [8] 藤田佳克, 園田亮一, 八重樫博志. 稻こうじ病菌分生孢子的イネ穂ばらみ期接種[J]. *日植病報*, 1989, 55: 629–634.
FUJITA Y, SONODA R, YAGASHI H. Inoculation with conidiospores of false smut fungus to rice panicles at the booting stage [J]. *Annals of the Phytopathological Society of Japan*, 1989, 55(5): 629–634.
- [9] 王疏, 杜毅, 褚茗莉, 等. 稻曲病菌孢子形成的培养技术及人工接种研究[J]. *辽宁农业科学*, 1992(5): 35–37.
- [10] TANG Y X, JIN J, HU D W, et al. Elucidation of the infection process of *Ustilaginoides virens* (Cooke) Tak. (Teleomorph: *Villosiclava virens*) in rice spikelets [J]. *Plant Pathology*, 2013, 62(1): 1–8.
- [11] SONG Jiehui, WEI Wei, LV Bo, et al. Rice false smut fungus hijacks the rice nutrients supply by blocking and mimicking the fertilization of rice ovary [J]. *Environmental Microbiology*, 2016,

- 18(11): 3840–3849.
- [12] KOGEL K, FRANKEN P, HUCKELHOVEN R. Endophyte or parasite-what decides? [J]. Current Opinion in Plant Biology, 2006, 9(4): 358–363.
- [13] YONG Mingli, FAN Linlin, LI Danyang, et al. *Villosiclava virens* infects specifically rice and barley stamen filaments due to the unique host cell walls [J]. Microscopy Research and Technique, 2016, 79(9): 838–844.
- [14] IKEGAMI H. Studies on the false smut of rice. X. Invasion of chlamydospores and hyphae of the false smut fungus into rice plants [J]. Research Bulletin of the Faculty of Agriculture, Gifu University, 1963, 18: 54–60.
- [15] TEBEEST D. Infection of rice by *Ustilaginoidea virens* [J]. Phytopathology, 2010, 100(6), suppl. 1: 125.
- [16] 胡东维, 王疏. 稻曲病菌侵染机制研究的现状与展望[J]. 中国农业科学, 2012, 45(22): 4604–4611.
- [17] IKEGAMI H. Study on the false smut of rice. V. Seedling inoculation with the chlamydospores of the false smut fungus [J]. Annals of the Phytopathological Society of Japan, 1962, 27: 16–23.
- [18] PRAKOB SUB K, ASHIZAWA T. Intercellular invasion of rice roots at the seedling stage by the rice false smut pathogen, *Villosiclava virens* [J]. Journal of General Plant Pathology, DOI 10.1007/s10327–017–0734–7.
- [19] IKEGAMI H. Studies on the false smut of rice. IX. Occurrence and development of sclerotia of the rice false smut fungus [J]. Research Bulletin of the Faculty of Agriculture, Gifu University, 1963, 18: 47–53.
- [20] SINGH R A, DUBEY K S. Occurrence of true sclerotia in *Claviceps oryzae-sativae* causal organism of false smut of rice [J]. Current Science, 1976, 45(21): 772–773.
- [21] 董珂, 傅淑云. 水稻稻曲病菌菌核萌发试验初报[J]. 沈阳农业大学学报, 1989, 20(3): 359–362.
- [22] 黎毓干, 康必鉴, 张宝棣, 等. 稻曲病研究初报[J]. 广东农业科学, 1986(4): 45–47.
- [23] IKEGAMI H. Studies on the false smut of smut. I. The germination of chlamydospores [J]. Research Bulletin of the Faculty of Agriculture, Gifu University, 1956(6): 67–72.
- [24] 邓根生, 陈嘉孚, 杨治华, 等. 稻曲病菌厚垣孢子在侵染循环中作用的研究[J]. 中国农学通报, 1990, 6(2): 20–22.
- [25] FAN J, GUO X Y, HUANG F, et al. Epiphytic colonization of *Ustilaginoidea virens* on biotic and abiotic surfaces implies the widespread presence of primary inoculum for rice false smut disease [J]. Plant Pathology, 2014, 63(4): 937–945.
- [26] TANAKA E, KUMAGAWA T, ITO N, et al. Colonization of the vegetative stage of rice plants by the false smut fungus *Villosiclava virens*, as revealed by a combination of species-specific detection methods [J]. Plant Pathology, 2017, 66(1): 56–66.
- [27] SAKURAI M. On the causal fungus of rice false smut [J]. Annals of the Phytopathological Society of Japan, 1934, 3(1): 70–71.
- [28] 本藏良三, 三浦喜夫. 稲うじ病菌の孢子飛散と感染時期に關する2,3の知見[J]. 北日本病虫研報, 1988, 39: 88–91.
- HONKURA R, MIURA Y. Some notes on the spore disperse and the period of infection of rice false smut pathogenic fungus [J]. Annual Report of the Society of Plant Protection of North Japan, 1988, 39: 88–91.
- [29] 繆巧明. 稻曲病菌核的研究[J]. 云南农业大学学报, 1994, 9(2): 101–104.
- [30] SINGH R A, DUBEY K S. Effect of different treatments on the dormancy of sclerotia of *Claviceps oryzae-sativae* [J]. Current Science, 1980, 49(3): 115–116.
- [31] YONG Mingli, DENG Qide, FAN Linlin, et al. The role of *Ustilaginoidea virens* sclerotia in the increasing occurrence of rice false smut disease in the subtropical zone in China [J]. European Journal of Plant Pathology, DOI 10.1007/s10658–017–1312–8.
- [32] 金敏忠, 黎煜. 水稻稻曲病菌菌核田间发生情况调查[J]. 浙江农业科学, 1987, 5(11): 238–239.
- [33] FAN L L, YONG M L, LI D Y, et al. Effect of temperature on the development of sclerotia in *Villosiclava virens* [J]. Journal of Integrative Agriculture, 2016, 15(11): 2550–2555.
- [34] 李丹阳, 邓启得, 雍明丽, 等. 稻曲病菌菌核降解微生物的筛选与作用机制分析[J]. 中国生物防治学报, 2016, 32(2): 258–264.
- [35] ATIA M M M. Rice false smut (*Ustilaginoidea virens*) in Egypt [J]. Journal of Plant Diseases and Protection, 2004, 111(1): 71–82.
- [36] SHETTY S A, SHETTY H S. Role of *Panicum trypheron* in annual recurrence of false smut of rice [J]. Transactions of the British Mycological Society, 1987, 88(3): 409–411.
- [37] SHETTY S A, SHETTY S H. A hitherto unrecorded collateral host of *Ustilaginoidea virens* (Cke) Tak [J]. Current Science, 1985, 54(13): 646–647.
- [38] DENG Qide, YONG Mingli, LI Danyang, et al. Survey and examination of the potential alternative hosts of *Villosiclava virens*, the pathogen of rice false smut, in China [J]. Journal of Integrative Agriculture, 2015, 14(7): 1332–1337.
- [39] 陈月娣, 王超, 徐铁平, 等. 粳梗交超级晚粳稻稻曲病药剂控制时机的探讨[J]. 浙江农业科学, 2013(11): 1451–1553.
- [40] 柯汉云, 赵帅锋, 许渭根, 等. 水稻稻曲病防治药剂筛选与防治适期确定[J]. 中国植保导刊, 2017(10): 64–65.
- [41] 张舒, 张求东, 罗汉刚, 等. 水稻稻曲病的药效试验和防治适期的选定[J]. 华中农业大学学报, 2007, 26(2): 178–181.
- [42] 杨皓, 陈玉玲, 李颖, 等. 稻曲病防治药剂筛选试验[J]. 辽宁农业科学, 2008(3): 67–68.
- [43] 张震, 柴荣耀, 陈桂华, 等. 几种药剂防治水稻稻曲病效果试验[J]. 浙江农业科学, 2010, 51(6): 1328–1329.
- [44] 汪爱娟, 王国荣, 孙磊, 等. 稻曲病防治药剂筛选及防控技术研究[J]. 中国稻米, 2015, 21(6): 45–51.
- [45] 尹小乐, 陈志谊, 刘永峰, 等. 稻曲病拮抗细菌的筛选与评价[J]. 江苏农业学报, 2011, 27(5): 983–989.
- [46] 黄春平, 林兴祖. 南繁杂交水稻制种田稻曲病逐年加重的原因及其防治对策分析[J]. 南方农业, 2017, 11(27): 11–12.