

我国小麦茎基腐病菌致病力比较分析

谢伟^{1,2}, 严雳¹, 田海月³, 李海珍³, 冯洁¹, 陈万权^{1,4},
岳海梅^{2*}, 张昊^{1,4*}

(1. 植物病虫害综合治理全国重点实验室, 中国农业科学院植物保护研究所, 北京 100193; 2. 西藏农牧学院植物科学学院, 林芝 860000; 3. 山东省青岛市农业技术推广中心, 青岛 266071; 4. 农业农村部国家植物保护甘谷观测实验站, 天水 741200)

摘要 为明确我国不同种、地理来源和毒素化学型小麦茎基腐病菌的致病力分化情况, 采用纸塔法对来自全国 9 个省市 80 个采样点分离的 224 株小麦茎基腐病菌进行致病力分析。结果表明, 不同种镰刀菌的致病力不同, 黄色镰刀菌 *Fusarium culmorum*, 禾谷镰刀菌 *F. graminearum*, 假禾谷镰刀菌 *F. pseudograminearum* 及亚洲镰刀菌 *F. asiaticum* 致病力强于其他种。 *F. culmorum* 致病力显著高于 *F. pseudograminearum* 和 *F. asiaticum*, 而 *F. pseudograminearum*, *F. graminearum* 及 *F. asiaticum* 三者之间无显著性差异。中华镰刀菌 *F. sinensis*, 木贼镰刀菌 *F. equiseti*, 锐顶镰刀菌 *F. acuminatum* 致病力较弱, 三者间苗期致病力无显著性差异; 多数省份 *F. pseudograminearum* 群体间致病力无显著差异, 仅山东 *F. pseudograminearum* 群体的致病性显著低于河南群体; 此外, 产毒类型为 3ADON 的 *F. pseudograminearum* 群体致病力显著高于 15ADON 群体。

关键词 小麦茎基腐病; 致病力; 假禾谷镰刀菌

中图分类号: S 435.121.4 **文献标识码:** A **DOI:** 10.16688/j.zwbh.2022117

Comparative analysis on pathogenicity of *Fusarium* crown rot of wheat in China

XIE Wei^{1,2}, YAN Li¹, TIAN Haiyue³, LI Haizhen³, FENG Jie¹, CHEN Wanquan^{1,4},
YUE Haimei^{2*}, ZHANG Hao^{1,4*}

(1. State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China; 2. Plant Science College, Tibet Agriculture & Animal Husbandry University, Linzhi 860000, China; 3. Qingdao Agricultural Technology Extension Center, Shandong Province, Qingdao 266071, China; 4. National Agricultural Experimental Station for Plant Protection at Gangsu, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Tianshui 741200, China)

Abstract In order to determine the pathogenicity variation of different species, originating regions and tricothecene chemotypes of the pathogens of *Fusarium* crown rot in China, a paper tower method was used to screen 224 strains collected from 80 sampling sites in nine provinces in China. The results showed that the pathogenicity of different species of *Fusarium* was significantly different. Among all the *Fusarium* species, *Fusarium culmorum*, *F. pseudograminearum*, *F. graminearum* and *F. asiaticum* had stronger pathogenicity than other species. Virulence of *F. culmorum* was significantly higher than that of *F. pseudograminearum* and *F. asiaticum*, and among *F. pseudograminearum*, *F. graminearum* and *F. asiaticum*, there was no significant difference in pathogenicity. *F. sinensis*, *F. equiseti* and *F. acuminatum* showed weak pathogenicity, and there was no significant difference among them. There was no significant difference in pathogenicity among *F. pseudograminearum* population in most provinces, except that the pathogenicity of *F. pseudograminearum* population in Shandong was significantly lower than that in Henan population. The virulence of *F. pseudograminearum* population with 3ADON chemotype was significantly higher than that of 15ADON population.

收稿日期: 2022-03-04

修订日期: 2022-05-12

基金项目: 国家重点研发计划(2017YFE0126700); 国家自然科学基金(32172379); 国家现代农业小麦产业技术体系(CARS-03)

* 通信作者 E-mail: yuehm1980@163.com; 张昊 zhanghao@caas.cn

Key words Fusarium crown rot; pathogenicity; *Fusarium pseudograminearum*

小麦茎基腐病是一种由多种病原菌引起的土传性真菌病害,病原菌可以在作物残茬上存活较长时间,发病的特征也较为复杂。小麦茎基腐病可由多种镰刀菌引起,包括假禾谷镰刀菌 *Fusarium pseudograminearum*、禾谷镰刀菌 *F. graminearum*、黄色镰刀菌 *F. culmorum*、木贼镰刀菌 *F. equiseti*、尖孢镰刀菌 *F. oxysporum* 等^[1-3]。其中,假禾谷镰刀菌为我国多个地区小麦茎基腐病的优势致病菌^[4-6]。该病害田间典型症状表现为小麦叶鞘或茎基部出现褐变,产生“白穗”或籽粒干瘪、无籽粒等^[7-8]。该病在小麦的各个生育期都会发生,在小麦出苗期会造成黄化、干枯死苗现象^[9];在小麦灌浆期会导致枯白穗,白穗的小麦茎明显矮化,严重时会在发病节和节间部分产生红色或白色霉层^[10]。小麦茎基腐病是一种世界性病害,所造成的危害和损失也是巨大的,包括产量、经济的损失以及对人畜的危害。据国外报道,该病害的发生严重度与小麦的产量、千粒重及白穗率呈一定的正相关^[11-13]。在我国,该病引起的产量损失最高可达 61.3%^[10];此外,此类病害不仅影响小麦的产量,还会产生单端孢霉烯族毒素,对食品或者饲料产品有潜在的威胁^[14-15]。

小麦茎基腐病的致病力测定对于其病原鉴定、致病机理、病原物与寄主之间的互作关系以及病害的防控等起到重要的作用^[16]。在我国,由镰刀菌所造成的病害病情指数可达 70.63,而假禾谷镰刀菌的致病力明显高于禾谷镰刀菌、尖孢镰刀菌、木贼镰刀菌,接种假禾谷镰刀菌的小麦植株在显症后,其病斑扩展速度明显快于其他的菌株^[17-18]。在国外,有研究表明播种前土壤中假禾谷镰刀菌和黄色镰刀菌含量和茎基腐病害发生呈正相关,与产量呈负相关,且受到环境因子和播种品种的影响^[19]。此外,该病可造成小麦的茎基部以及叶鞘及节间褐变,病害侵染部位在小麦的茎基部及以下^[20-21]。

目前已有众多针对镰刀菌生物量与茎基腐病严重度的分析方法,包括分子水平上的荧光定量分析、使用保守基因序列 *tri5* 分析以及不同侵染方法人工接种后评估发病严重度等^[22-24]。相比于分子水平上的方法,人工接种评估发病严重度的方法被

广泛采用^[25-26]。但是,目前众多的报道基本上是针对区域性病原菌的致病力测定,所涉及的病原菌种类较少。大部分的研究主要是针对不同种的镰刀菌的致病力差异,不同的报道所使用的方法、材料不同,缺乏可比性,且优势群体内部的致病力差异相关报道较少,其致病力分化情况缺乏系统的研究。本研究采用 Yang 等使用的纸塔法^[27],对来自全国各地的小麦茎基腐病菌进行不同种间的致病力测定,对优势镰刀菌进行种内的致病力测定,该方法适合进行大规模的菌株致病力测定,试验周期较其他方法明显缩短且在试验过程中温度、湿度等生长条件较为稳定,试验操作较为简便。本研究将为该病的防治和抗病育种工作奠定一定的基础。

1 材料与方法

1.1 材料

供试菌株:共包含 139 株假禾谷镰刀菌、20 株黄色镰刀菌、17 株禾谷镰刀菌、16 株中华镰刀菌 *Fusarium sinensis*、15 株木贼镰刀菌、11 株锐顶镰刀菌 *F. acuminatum* 和 6 株亚洲镰刀菌 *F. asiaticum*,菌株信息见表 1。其中,139 株假禾谷镰刀菌菌株来自 6 个不同省份(河北 31 株,河南 18 株,内蒙古 10 株,山东 26 株,山西 34 株,陕西 20 株),包含 2 种毒素化学型(3ADON 为 42 株,15ADON 为 97 株)。所有菌株均是从表现茎基腐病的小麦病株上分离,由中国农业科学院植物保护研究所作物细菌病害研究组提供。

供试小麦品种:‘铭贤 169’,由中国农业科学院植物保护研究所麦病研究组提供。

供试培养基:PDA 培养基,用于镰刀菌的培养;3%绿豆汤培养基:绿豆 30 g,去离子水 1 L,将 30 g 绿豆倒入沸腾的 1 L 去离子水中,8 min 后用纱布过滤定容至 1 L,最后在 121℃ 的高压灭菌锅中灭菌 20 min,室温下保存待用,用于镰刀菌的孢子悬浮液制备。

试验仪器:恒温培养箱,美尔特公司;植物气候培养箱,瑞华仪器公司;可控温摇床,INFORS Company。

表 1 供试镰刀菌菌株信息

Table 1 Information of *Fusarium* in this study

株

省份 Province	总计 Total	假禾谷镰刀菌 <i>F. pseudograminearum</i>	黄色镰刀菌 <i>F. culmorum</i>	禾谷镰刀菌 <i>F. graminearum</i>	中华镰刀菌 <i>F. sinensis</i>	木贼镰刀菌 <i>F. equiseti</i>	锐顶镰刀菌 <i>F. acuminatum</i>	亚洲镰刀菌 <i>F. asiaticum</i>
安徽 Anhui	5	0	5	0	0	0	0	0
河北 Hebei	49	31	0	6	4	5	3	0
河南 Henan	45	18	0	5	11	5	4	2
内蒙古 Inner Mongolia	31	10	10	0	0	5	4	2
宁夏 Ningxia	5	0	5	0	0	0	0	0
山东 Shandong	33	26	0	6	1	0	0	0
山西 Shanxi	34	34	0	0	0	0	0	0
陕西 Shaanxi	20	20	0	0	0	0	0	0
四川 Sichuan	2	0	0	0	0	0	0	2
总计 Total	224	139	20	17	16	15	11	6

1.2 试验方法

1.2.1 镰刀菌的培养及孢子悬浮液的制备

取出一80℃保存的菌株,在超净工作台中用刀挑取带有菌丝的部位接种于 PDA 培养基上,在 28℃培养箱中避光培养,直至菌丝长满培养皿,用 5 mm 打孔器沿着菌落边缘打取菌饼,接种 5 个菌饼于盛有 100 mL 3%绿豆汤培养基的 150 mL 三角瓶中。在 28℃,220 r/min 的恒温摇床中培养 7 d,用三层灭菌擦镜纸过滤孢子悬浮液于 50 mL 离心管中,在光学显微镜下用血球计数板进行孢子量计数,并将分生孢子液浓度稀释或浓缩至 1.0×10^6 个/mL。将制备好的孢子悬浮液放置 4℃冰箱保存备用。

1.2.2 供试小麦的培养

供试小麦品种为‘铭贤 169’,选择健康饱满的小麦籽粒置于 500 mL 烧杯中,用 75%乙醇浸泡 30 s 后,0.1%次氯酸钠溶液表面消毒 1 min,再用灭菌水冲洗至杯中溶液清澈,每隔 20 min 换水,3 次后用无菌水淹没小麦并置于室温下 12 h;12 h 后将小麦均匀铺于放有滤纸的托盘中,并放

置于 23℃,相对湿度 65%的植物气候培养箱中,待小麦种子露白后用镊子挑取健康的小麦于铺有灭菌滤纸的保鲜盒中,在上述条件的植物气候培养箱中培养 48 h,待小麦芽长至 5 mm 左右拿出即可用于接种茎基腐菌。

1.2.3 苗期接种

苗期致病力测定参考 Yang 等^[27]的方法并略作修改,小麦种子经萌发催芽长至 5 mm 左右,将 8 粒发芽种子浸于 1×10^6 个/mL 孢子悬浮液中 1 min 后,将其呈直线均匀置于灭菌的湿润无纺布上,将无纺布从一端向另一端卷起,置于 50 mL 的离心管中,每个菌株 3 个重复,在 23℃,RH 65%的植物气候培养箱中培养,每 2 d 补水 1 次,14 d 后,调查茎腐病发病情况。

1.2.4 室内调查

病害调查参考 Li 等^[28]使用的 0~5 级分级标准,进行适当修改建立严重度分级标准(表 2),接种后第 14 天调查并记录每个发病严重度等级下的小麦株数。计算其病情指数^[29]。

表 2 小麦茎基腐病苗期发病严重度分级标准

Table 1 Severity classification and symptom description of <i>Fusarium</i> crown rot at seedling stage	
严重度分级 Severity classification	症状描述 Symptom description
0	无症状
1	胚芽鞘部分坏死(不超过 1/2);第一片叶正常
2	胚芽鞘明显坏死(超过 1/2);第一片叶正常
3	胚芽鞘超过 1/2 或完全坏死;第一片叶出现轻微萎蔫或卷曲
4	胚芽鞘完全坏死;第一片叶严重萎蔫与卷曲,但不呈干枯状
5	胚芽鞘完全坏死;第一片叶严重萎蔫与卷曲,呈完全干枯状

1.3 数据分析

使用 Excel 软件对镰刀菌致病力试验进行记录和数据统计,并利用 R 语言的 glm 模块分别对供试镰刀菌的病情指数和菌株种、毒素化学型、地理来源进行广义线性模型拟合,拟合时采用类泊松分布,再使用 anova 函数进行方差分析,最后利用 glht 函数进行多重比较,多重比较的方法选择 Tukey 法。

2 结果与分析

2.1 不同种镰刀菌的致病力分化

在 $\alpha=0.05$ 显著性水平,置信区间 95% 条件下,进行差异显著性测验。试验结果见表 3,在所有镰刀菌种中,黄色镰刀菌、禾谷镰刀菌、假禾谷镰刀菌及亚洲镰刀菌致病力强于其他镰刀菌菌种。黄色镰刀菌的致病力显著高于假禾谷镰刀菌和亚洲镰刀菌,假禾谷镰刀菌、禾谷镰刀菌及亚洲镰刀菌三者之间无显著性差异。中华镰刀菌、木贼镰刀菌和锐顶镰刀菌表现出较弱的致病性。其中,假禾谷镰刀菌群体病情指数标准误差最大,说明其个体间致病力差异最大。

2.2 不同地理来源的假禾谷镰刀菌的苗期致病力分化

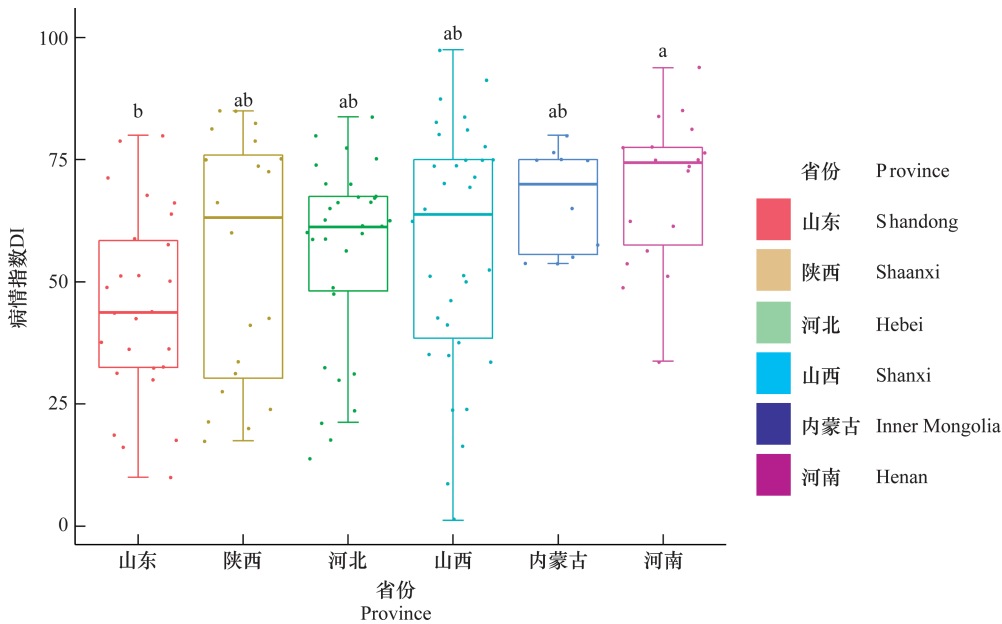
针对不同地理来源的假禾谷镰刀菌群体(表 1)的苗期致病力进行差异性分析。结果见图 1,来自山东的假禾谷镰刀菌群体的致病力显著低于来自河南的假禾谷镰刀菌群体。其余地区的假禾谷镰刀菌群体对‘铭贤 169’苗期致病力无显著性差异。

表 3 镰刀菌不同种对小麦苗期致病力¹⁾

Table 3 Pathogenicity of different *Fusarium* species at wheat seedling stage

种 Species	平均病情指数 Mean disease index
中华镰刀菌 <i>F. sinensis</i>	(2.73±1.89)d
木贼镰刀菌 <i>F. equiseti</i>	(3.00±2.66)cd
锐顶镰刀菌 <i>F. acuminatum</i>	(10.06±9.81)c
亚洲镰刀菌 <i>F. asiaticum</i>	(45.88±18.40)b
假禾谷镰刀菌 <i>F. pseudograminearum</i>	(56.49±21.82)b
禾谷镰刀菌 <i>F. graminearum</i>	(61.32±15.86)ab
黄色镰刀菌 <i>F. culmorum</i>	(74.48±10.63)a

1) 数据后不同小写字母表示差异显著 ($P<0.05$)。
Different lowercase letters after the data indicate significant differences ($P<0.05$).



图中不同小写字母表示差异显著 ($P<0.05$), 下同。
Different lowercase letters in the chart indicate significant differences ($P<0.05$). The same applies below.

图 1 不同省份的假禾谷镰刀菌群体对小麦苗期的致病力

Fig. 1 Pathogenicity of the *Fusarium pseudograminearum* population in different provinces at wheat seedling stage

2.3 不同毒素化学型的假禾谷镰刀菌的苗期致病力分化

假禾谷镰刀菌群体可以产生 3ADON 和

15ADON 毒素,针对不同毒素化学型的假禾谷镰刀菌群体(表 1)苗期致病力进行差异性分析。结果表明(图 2),产毒类型为 3ADON 的假禾谷镰刀菌群体

致病力显著高于 15ADON 群体。

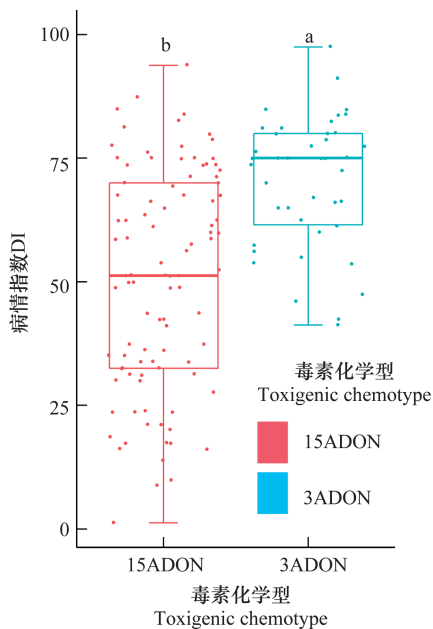


图 2 不同毒素化学型的假禾谷镰刀菌群体致病力比较

Fig. 2 Pathogenicity of the *Fusarium pseudograminearum* population with different toxigenic chemotype

3 结论与讨论

近些年来,受到气候条件及耕作方式的影响,小麦茎基腐病在我国主要麦区发病面积迅速上升,自 2016 年以来在黄淮海区连续暴发,现已成为我国小麦生产最重要的病害之一,每年造成严重的经济损失,对该病的防治显得尤为重要。而明确不同病原菌致病力分化是对该病害进行有效防治的重要前提。

不同种类的小麦茎基腐病菌的致病力不同。已有研究表明,假禾谷镰刀菌和黄色镰刀菌显示出较高的致病力,而木贼镰刀菌侵染的小麦病情指数最低^[26,30],本研究结果与之较为相符。本研究结果表明,不同镰刀菌种对苗期‘铭贤 169’的茎基部致病力不同,黄色镰刀菌、禾谷镰刀菌、假禾谷镰刀菌及亚洲镰刀菌致病力较强,说明此 4 种镰刀菌在小麦茎基部的寄生适应能力高于其他镰刀菌。其中,黄色镰刀菌的致病力显著高于假禾谷镰刀菌及亚洲镰刀菌,这与范学锋^[5]的研究结果有所不同,可能是由于不同的苗期致病力测定方法所造成的致病力结果不同,在本试验中,小麦的生长温度为 23℃,该温度略低于大部分镰刀菌的最佳生长温度,但黄色镰刀

菌更适应冷凉的环境^[31],这可能是其致病力测试结果虽然更强,但并未在黄淮海区成为优势病原菌的原因之一。而作为茎基腐病的非优势菌中华镰刀菌、木贼镰刀菌和锐顶镰刀菌的致病力较弱,远低于优势菌种,这与众多报道相符^[32-33]。

此外,本研究表明,假禾谷镰刀菌群体内的苗期致病力变异性较大,致病力分化较为丰富。朱运启等^[4]发现,不同地区的假禾谷镰刀菌菌株间存在明显的致病性分化,Pouzeshimiab 等^[34]的研究表明,假禾谷镰刀菌菌株在致病力上具有较大的变异,这与本研究基本一致。贺小伦^[35]针对黄淮海区的优势镰刀菌假禾谷镰刀菌进行致病力测定显示,菌株之间致病力差异十分明显,但菌株的致病力与地理来源之间无相关性。本试验结果表明,多数省份假禾谷镰刀菌群体间致病力无显著差异,仅来自河南地区的假禾谷镰刀菌群体致病力略强于山东群体。本课题组前期研究发现假禾谷镰刀菌为北方麦区的优势种,且假禾谷镰刀菌的分离频率在河南占据绝对优势^[5],这也解释了为何长期以来河南茎基腐病发生较为严重。本研究表明,假禾谷镰刀菌群体内存在明显的致病力分化,这可能与本试验选择了较多数量的假禾谷镰刀菌菌株存在一定的关系,且该菌种来源较为丰富,这可能是其致病力变异较大的原因之一。此外,真菌病毒可能会影响镰刀菌的致病力,可以减弱寄主致病性和改变寄主表型并抑制寄主菌丝的生长、减少孢子数量等^[36-37]。目前已有报道表明,假禾谷镰刀菌中存在真菌病毒,对寄主菌株具有弱毒作用,会造成病原真菌的致病力下降^[38]。这可能也是导致菌株之间致病力变异较大的原因之一,但是真菌病毒对菌株致病力的影响还需在今后的试验中进一步验证。

假禾谷镰刀菌毒素对小麦的发芽、幼苗的生长有一定的抑制作用^[39]。目前未见有关不同毒素化学型假禾谷镰刀菌苗期致病力的报道,但已有众多有关不同毒素化学型禾谷镰刀菌及亚洲镰刀菌生物学特性及适合度的报道。Ward 等^[40]的研究表明,产 3ADON 的禾谷镰刀菌在北美洲普遍存在,且产 3ADON 的禾谷镰刀菌群体的菌丝生长速率、繁殖能力均显著高于 15ADON 群体,其作为主要致病菌群在北美洲的分布范围正在逐步扩大。在我国,ZHANG 等^[41]的研究表明,产毒类型为 3ADON 的亚洲镰刀菌在致病性、菌丝生长速率、产毒能力等方

面均强于产 NIV 毒素化学型的菌株。江航^[42]对不同毒素化学型的禾谷镰刀菌进行致病力分析表明,产 3ADON 和 NIV 型毒素的禾谷镰刀菌致病力强于产 15ADON 型。张向向^[43]研究表明,亚洲镰刀菌与禾谷镰刀菌均为产 3ADON 型毒素的菌株致病力强于产 15ADON 型,但差异并不显著。本研究结果显示,产 3ADON 型毒素的假禾谷镰刀菌对小麦苗期茎基部的致病力显著强于产 15ADON 型,但是 3ADON 群体在适合度的其他方面是否更强还需在今后进行深入的研究。

截至目前,对于小麦茎基腐病的发病严重度的评估方法尚未有统一的标准,有基于叶鞘的枯褐程度^[38],测量小麦苗的腐烂长度、株高及腐烂层数^[44],根据发病植株茎基部发病情况判定等^[45];且不同研究者所使用的方法有所差异,Zhou 等^[32]通过病粒谷物定殖的方法,对感病品种小麦进行致病力测定、Li 等^[28]将萌发的幼苗浸泡在孢子悬浮液中进行侵染、Wallwork 等^[46]使用小麦天然培养基接种法、Mitter 等^[44]采用麦苗茎基部滴注法等。本研究采用纸塔法进行,该方法适用于针对大规模菌株的致病力测定,发病周期较短,植株的生长条件较为恒定,不同批次的致病力测定结果较为稳定。但是,该方法在病原菌接种的过程中要求较高的无菌操作技术,且试验操作过程要求较为细致;此外,在苗期致病力评级过程中可能会存在个人主观意识,不同人对病级的分级可能会存在一定的误差。目前所报道的有关该病致病力测定的方法多样,这导致了众多致病力测定的结果差异性较大,且缺乏可比性。因此,未来应侧重于建立系统且合理的小麦茎基腐病致病力评价体系,统一其测定方法及严重度分级标准,使得不同的研究结论具有可比性,对提高我国小麦茎基腐病的抗性育种效率及精准防治具有重要意义。

参考文献

- [1] ZHANG Xiangxiang, SUN Haiyan, SHEN Chengmei, et al. Survey of *Fusarium* spp. causing wheat crown rot in major winter wheat growing regions of China [J]. *Plant Disease*, 2015, 99(11): 1610–1615.
- [2] SAREMI H, AMMARELLOU A, JAFARY H. Incidence of crown rot disease of wheat caused by *Fusarium pseudograminearum* as a new soil born fungal species in North West Iran [J]. *Pakistan Journal of Biological Sciences*, 2007, 10(20): 3606.
- [3] TIM P, XU Xiangming, DAVID P. Association of *Fusarium* species in the wheat stem rot complex [J]. *European Journal of Plant Pathology*, 2003, 109(7): 769–774.
- [4] 朱运启, 靳鹏飞, 王峭, 等. 陕西省小麦茎基腐病原菌鉴定及其致病力分析[J]. *植物保护学报*, 2022, 49(3): 824–831.
- [5] 范学锋. 中国小麦茎基腐病原菌群体组成及遗传结构分析[D]. 北京: 中国农业科学院, 2021.
- [6] 孟程程, 孙晓凤, 张莉, 等. 山东省小麦茎基腐病的病原鉴定[J]. *山东农业大学学报(自然科学版)*, 2019, 50(5): 753–757.
- [7] CHAKRABORTY S, LIU Chunji, MITTER V, et al. Pathogen population structure and epidemiology are keys to wheat crown rot and *Fusarium* head blight management [J]. *Australasian Plant Pathology*, 2006, 35(6): 643–655.
- [8] LIU Chunji, OGBONNAYA F C. Resistance to *Fusarium* crown rot in wheat and barley: a review [J]. *Plant Breeding*, 2015, 134(4): 365–372.
- [9] MCKNIGHT T, HART J. Some field observations on crown rot disease of wheat caused by *Fusarium graminearum* [J]. *Queensland Journal of Agricultural and Animal*, 1966, 23: 373–378.
- [10] 徐飞, 宋玉立, 周益林, 等. 2013–2016 年河南省小麦茎基腐病的发生危害情况及特点[J]. *植物保护*, 2016, 42(6): 126–132.
- [11] MURRAY G M, BRENNAN J. Estimating disease losses to the Australian barley industry [J]. *Australasian Plant Pathology*, 2010, 39(1): 85–96.
- [12] SMILEY R W, GOURLIE J A, EASLEY S A, et al. Pathogenicity of fungi associated with the wheat crown rot complex in Oregon and Washington [J]. *Plant Disease*, 2005, 89(9): 949–957.
- [13] KLEIN T A, BURGESS L W, ELLISON F W. The incidence and spatial patterns of wheat plants infected by *Fusarium graminearum* group 1 and the effect of crown rot on yield [J]. *Australian Journal of Agricultural Research*, 1991, 42(3): 399–407.
- [14] FAN Xuefeng, YAN Zhen, YANG Meixin, et al. Contamination and translocation of deoxynivalenol and its derivatives associated with *Fusarium* crown rot of wheat in Northern China [J/OL]. *Plant Disease*, 2021. DOI: 10.1094/PDIS-03-21-0612-RE.
- [15] WINTER M, SAMUELS P L, DONG Y, et al. Trichothecene production is detrimental to early root colonization by *Fusarium culmorum* and *F. graminearum* in *Fusarium* crown and root rot of wheat [J]. *Plant Pathology*, 2019, 68(1): 185–195.
- [16] 邓渊钰, 孙海燕, 李伟, 等. 小麦茎基腐镰孢菌致病力的快速测定[J]. *麦类作物学报*, 2016, 36(11): 1547–1552.
- [17] 胡海燕, 董清峰, 李冬梅, 等. 河南省小麦茎基腐病调查及优势病原分析[J]. *核农学报*, 2021, 35(8): 1802–1808.

- [18] 马璐璐. 秸秆还田对海河平原小麦茎基腐优势病原菌的影响[D]. 保定: 河北农业大学, 2019.
- [19] HOLLAWAY G J, EVANS M L, WALLWORK H, et al. Yield loss in cereals, caused by *F. culmorum* and *F. pseudograminearum*, is related to fungal DNA in soil prior to planting, rainfall, and cereal type [J]. *Plant Disease*, 2013, 97(7): 977–982.
- [20] LIDDELL C M. The comparative pathogenicity of *Fusarium graminearum* group 1, *Fusarium culmorum* and *Fusarium crookwellense* as crown, foot and root rot pathogens of wheat [J]. *Australasian Plant Pathology*, 1985, 14(2): 29–32.
- [21] BACKHOUSE D. Modelling the behaviour of crown rot in wheat caused by *Fusarium pseudograminearum* [J]. *Australasian Plant Pathology*, 2014, 43(1): 15–23.
- [22] NOE L K, MARK W S. Assessment of *Fusarium pseudograminearum* and *F. culmorum* biomass in seedlings of potential host cereal species [J]. *Plant Disease*, 2017, 101(12): 2116–2122.
- [23] HOGG A C, JOHNSTON R H, DYER A T. Applying real-time quantitative PCR to *Fusarium* crown rot of wheat [J]. *Plant Disease*, 2007, 91(8): 1021–1028.
- [24] TUNALI B, NICOL J M, HODSON D, et al. Root and crown rot fungi associated with spring, facultative, and winter wheat in Turkey [J]. *Plant Disease*, 2008, 92(9): 1299–1306.
- [25] 周海峰. 黄淮麦区小麦茎基腐病原鉴定及其致病性研究[D]. 郑州: 河南农业大学, 2014.
- [26] NORA A N, IMANE L, CHRISTINE D, et al. Occurrence of *Fusarium* head blight and *Fusarium* crown rot in Algerian wheat; identification of associated species and assessment of aggressiveness [J]. *European Journal of Plant Pathology*, 2019, 154(3): 499–512.
- [27] YANG Xueming, MA Jun, LI Haobing, et al. Different genes can be responsible for crown rot resistance at different developmental stages of wheat and barley [J]. *European Journal of Plant Pathology*, 2010, 128(4): 495–502.
- [28] LI Xiangmin, LIU Chunji, CHAKRABORTY S, et al. A simple method for the assessment of crown rot disease severity in wheat seedlings inoculated with *Fusarium pseudograminearum* [J]. *Journal of Phytopathology*, 2008, 156(11/12): 751–754.
- [29] 金京京, 齐永志, 王丽, 等. 小麦种质对茎基腐病抗性评价及优异种质筛选[J]. *植物遗传资源学报*, 2020, 21(2): 308–313.
- [30] SAEDEH D F, PARISSA T, MAHROKH F R. Identification and pathogenicity of *Fusarium* spp., the causal agent of wheat crown and root rot in Iran [J]. *Journal of Plant Pathology*, 2020, 102(1): 143–154.
- [31] SCHERM B, BALMAS V, SPANU F, et al. *Fusarium culmorum*: causal agent of foot and root rot and head blight on wheat [J]. *Molecular Plant Pathology*, 2013, 14(4): 323–341.
- [32] ZHOU Haifeng, HE Xiaolun, WANG Shuo, et al. Diversity of the *Fusarium* pathogens associated with crown rot in the Huanghuai wheat-growing region of China [J]. *Environmental Microbiology*, 2019, 21(8): 2740–2754.
- [33] XU Fei, YANG Gongqiang, WANG Junmei, et al. Spatial distribution of root and crown rot fungi associated with winter wheat in the North China plain and its relationship with climate variables [J/OL]. *Frontiers in Microbiology*, 2018, 9: 1054. DOI: 10.3389/fmicb.2018.01054.
- [34] POUZESHIMAB B, RAZAVI M, ZARE R, et al. The genetic structure and aggressiveness of *Fusarium pseudograminearum* populations in Iran [J]. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 2016, 123: 257–266.
- [35] 贺小伦. 小麦茎基腐病优势病原菌假禾谷镰孢的遗传多样性及致病性分析[D]. 郑州: 河南农业大学, 2016.
- [36] 王婧涵, 李鹏飞, 乙引, 等. 侵染镰刀菌病毒的研究进展[J]. *贵州农业科学*, 2015, 43(7): 57–60.
- [37] 刘忱, 张美玲, 舒灿伟, 等. 真菌病毒的研究进展[J]. *中国植保导刊*, 2016, 36(9): 18–27.
- [38] ZHANG Xiaoting, GAO Fei, ZHANG Fang, et al. The complete genomic sequence of a novel megabirnavirus from *Fusarium pseudograminearum*, the causal agent of wheat crown rot [J]. *Archives of Virology*, 2018, 163(11): 3173–3175.
- [39] 郑中玲. 河南省小麦茎基腐病发生因素分析及其防治研究[D]. 新乡: 河南科技学院, 2020.
- [40] WARD T J, CLEAR R M, ROONRY A P, et al. An adaptive evolutionary shift in *Fusarium* head blight pathogen populations is driving the rapid spread of more toxigenic *Fusarium graminearum* in North America [J]. *Fungal Genetics & Biology*, 2008, 45(4): 473–484.
- [41] ZHANG Hao, VANDER L T, WAALWIJK C, et al. Population analysis of the *Fusarium graminearum* species complex from wheat in China show a shift to more aggressive isolates [J/OL]. *PLoS ONE*, 2012, 7(2): e31722. DOI: 10.1371/journal.pone.0031722.
- [42] 江航. 黄淮地区禾谷镰刀菌毒素化学型及对小麦致病性的研究[D]. 郑州: 河南农业大学, 2016.
- [43] 张向向. 我国冬小麦主产省小麦茎基腐镰孢菌组成、地理分布及致病基因研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2014.
- [44] MITTER V, LIU Chunji, CHAKRABORTY S, et al. A high-throughput glasshouse bioassay to detect crown rot resistance in wheat germplasm [J]. *Plant Pathology*, 2006, 55(3): 433–441.
- [45] SMILEY R W, GOURLIE J A, EASLEY S A, et al. Crop damage estimates for crown rot of wheat and barley in the Pacific Northwest [J]. *Plant Disease*, 2005, 89(6): 595–604.
- [46] WALLWORK H, BUTT M, CHEONG J P E, et al. Resistance to crown rot in wheat identified through an improved method for screening adult plants [J]. *Australasian Plant Pathology*, 2004, 33(1): 1–7.