

DOI: 10.19462/j.cnki.zgzy.20240606006

玉米抗弯孢霉叶斑病遗传机理研究进展

曾令楠¹ 杨 韦¹ 方 玉^{1,2} 申广勒¹ 王 慧¹ 汪和廷¹
齐 影¹ 董思源¹ 陈应南君¹ 张从合^{1,2}

(¹安徽荃银高科种业股份有限公司/农业农村部杂交稻新品种创制重点实验室,合肥 230088;

²上海中科荃银分子育种技术有限公司,上海 200233)

摘要:弯孢霉叶斑病是一种由真菌感染引起的世界性病害,严重危害玉米群体生长和产量,研究弯孢霉叶斑病的遗传性状为培育抗病型玉米种质提供有效的理论依据。主要从玉米弯孢霉叶斑病菌生物学特性、弯孢霉叶斑病抗性基因、抗病机理机制研究进展等方面对玉米抗弯孢霉叶斑病的研究现状进行总结。提出利用基因编辑技术结合分子生物学和细胞生物学进一步明确抗性基因的功能、转导通路、抗性机理机制,明确生物防治中木霉菌诱导植物免疫系统的作用机制以及防御系统互作动态过程中信号转导途径,为创制高抗病性玉米种质奠定基础。

关键词:玉米;弯孢霉叶斑病;致病基因;抗性类型;抗病机理

Research Progress on Genetic Mechanism of Resistance to Curvularia Leaf Spot in Maize

ZENG Lingnan¹, YANG Wei¹, FANG Yu^{1,2}, SHEN Guangle¹, WANG Hui¹, WANG Heting¹,
QI Ying¹, DONG Siyuan¹, CHEN Yingnanjun¹, ZHANG Conghe^{1,2}

(¹Win-All Hi-Tech Seed Co., Ltd./Key Laboratory of Hybrid Rice New Varieties Creation, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Hefei 230088; ²Shanghai ZKW Molecular Breeding Technology Co., Ltd., Shanghai 200233)

玉米作为重要的粮油、饲料、水果蔬菜、能源等多元化用途作物及我国第一大粮食作物,在全球粮食作物研究上具有重大的战略意义。抗病品种生产过程中的单一轮作种植,使病原菌生理小种变异,加之作物秸秆还田等多方面的因素造成玉米病害的加剧^[1]。弯孢霉叶斑病是玉米常见的叶面真菌病害之一,在世界范围内广泛分布^[2-5]。弯孢菌是近几十年来中国玉米产区的主要病原菌之一,已在世界范围内蔓延,在中国河南省^[6]、黑龙江省^[7]、美国肯塔基州^[8]、密西西比州^[9]等地均有报道,且显著降低了作物产量。

玉米弯孢霉叶斑病(CLS, Curvularia leaf spot)是一种典型的气流性传播病害,属于堆积型病菌,

病原种类可分为新月弯孢(*C. lunata*)、不等弯孢(*C. inaequalis*)、棒状弯孢(*C. clavata*)以及苍白弯孢(*C. pallescens*)等^[10],致病因子最强的为新月弯孢菌,为优势种,该病菌广泛分布于世界各地,对我国的玉米生产安全造成严重威胁^[11]。该病最早发现于我国水稻、高粱等作物上,1956年首次发现并报道出该病害发生在玉米作物上,随后在美国、印度等地陆续报道^[12]。不同玉米品种的CLS症状差异很大,根据玉米叶片病变的大小、形状和颜色,将玉米品种分为抗病性(R)、中间型(M)和易感型(S)^[13]。该病的危害在我国逐年加剧,与玉米大(小)斑病的危害相差无几,已引起研究者的广泛关注。本文主要综述了玉米弯孢霉叶斑病致病相关基因的定位,以及与之相关的其他弯孢霉叶斑病通路基因的研究进展和抗病机制研究,不

基金项目:安徽省农作物和畜禽良种联合攻关(玉米)

通信作者:张从合

仅可以为玉米抗弯孢霉叶斑病育种提供新的思路 and 策略,还为玉米病害的有效防控提供重要参考,并为培育创制高抗病性玉米种质奠定坚实的理论基础。

1 玉米抗弯孢霉叶斑病遗传研究进展

1.1 病菌生物学特性 研究病原菌的生物学特性是了解弯孢霉叶斑病的基础,不同学者对弯孢霉菌的生物特性提出了不同观点。研究者分别从水稻和玉米上分离出新月弯孢病菌,发现温度 28~32℃、pH6~9 时最适宜病菌的生长;温度 25~35℃、相对湿度 90% 以上、pH 值 3~8 时最适宜分生孢子的萌生,温度 55℃ 时会导致孢子死亡,温度与生长速率呈正相关;分生孢子处于水滴状时萌发速率最大,光照对于菌丝没有显著影响,但对孢子生长具有抑制作用,光暗交替可以促进孢子的形成^[10,14]。在水稻苗期检测到菌落分离株中发现的蜡样芽孢杆菌(B41)和芽孢杆菌(B35)对弯孢霉菌具有防治作用^[15]。学者对引起弯孢霉叶斑病的几种病菌进行比较,总结发现:20~30℃ 是菌丝生长、25~35℃ 是孢子生长的最适温度,pH 最适范围为 6~7,葡萄糖是最适生长碳源,通过人工培养均能产生不同色素以及致病毒素^[16]。病菌菌落的颜色和致病力之间没有相关性,致病性与菌落生长速率呈负相关,与产孢率呈正相关^[17]。从碳源和氮源对不同菌落生物防治的影响进行研究,发现 pH 值为 4、5、9 时新月弯孢菌(DT-68)菌丝发育速率最快^[18]。新月弯孢菌为典型的异宗配合真菌,Mating type1-1 (MAT1-1)和 Mating type 1-2 (MAT1-2)为新月弯孢菌的两种交配型,两种交配型在同一地区的菌株中可能同时存在,也可能只有一种存在,但是在部分地区两交配型出现偏分离状,在新月弯孢菌菌株中发现两菌株比率近 1:1^[19]。病原菌生长发育过程中受金属离子的影响,CINPS2 基因是胞内铁载体生物合成途径中的关键基因,外施 Fe³⁺ 可以恢复缺失的 CINPS2 基因,扭转假囊、子囊及子囊孢子发育不良局面^[20]。

1.2 致病基因研究进展 目前国内外对于新月弯孢菌是弯孢霉叶斑病优势致病菌的论点已达成统一意见,其他种类的弯孢菌受地理位置、气候等环境因素影响较大,绝大多数情况下与新月弯孢病害一起发病,并不能单独造成严重威胁。目前针对于新月弯孢菌的致病性挖掘主要集中在致病因子、致病相

关基因、交配基因、致病相关通路等的研究,致病因子包括角质酶、细胞壁降解酶、毒素、黑色素、铁离子以及其他毒力因素。

在侵染宿主植物的过程中,角质层和细胞壁等植物保护屏障会受到病原真菌分泌的角质酶(Cutinase, EC 3.1.1.74)和细胞壁降解酶(CWDEs, Cell wall-degrading enzymes)的破坏,导致植物体感染病害^[21]。研究人员从新月弯孢菌基因组中鉴定出有 13 个角质酶基因,分别为 *CICUT1*~*CICUT13*,其中 *CICUT7* 基因缺失对真菌渗透有一定影响,会导致致病性降低^[22]。病原菌入侵宿主后会产生漆酶(Laccase, EC 1.10.3.2),已从致病菌中鉴定出 8 个漆酶基因(*CILAC1*~*CILAC8*),与其他真菌漆酶的进化过程和功能具有相似性,其中玉米大斑病菌漆酶基因 *StLAC1*、*StLAC2* 影响病原菌的发育生长^[23-25]。PG 基因家族中鉴定出 *Clpg1*、*Clpg2*、*Clpg3* 以及 *Clpg4* 基因成员参与病原菌与植物的互作^[26],*Clpg1* 基因敲除会使 PG 酶活性下调、孢子萌发率降低,导致病菌致病力减弱,说明 *Clpg1* 基因通过调控病菌的 PG 活性调节病菌的致病性^[27]。*NOX1* 是位于细胞膜上的基因,*NOX1* 和 *NOXR* 基因的敲除导致交配型基因 *MAT1-2-1* 和 *NPS* 基因表达下调,致病力显著下降,弯孢病菌生殖生长涉及的基因有:*NOX1*、*CINOXR*、*CIAP1*、*CISOD1*、*CICAT4*、*CIK1* 以及 *CISCHA*^[28]。交配型基因 *CIMAT1-1-1*、*CIMAT1-2-1* 敲除并回补后发现病原菌毒力下降,*MAT* 基因影响了病原菌的无性发育,*CIMAT* 基因在病原菌侵入过程中参与了细胞壁完整性和渗透适应性的反应^[29]。

玉米弯孢霉叶斑病会产生 4 种毒素:脱氢弯孢霉毒素(α , β -dehydrocurvularin)、布雷菲德菌素 A (BFA, Brefeldin A)、甲基-(5-羟甲基)呋喃-2-羧酸盐(Methyl-(5-hydroxymethyl) furan-2-carboxylate, M5HF2C)、糖类或糖蛋白毒素^[28,30-31]。非寄主专化型毒素 M5HF2C 和黑色素的生物合成是由很多基因共同调控的,其中 *CIPKS18* 基因的缺失降低了 5-(羟甲基)呋喃-2-羧酸甲酯毒素的产生,*CIPKS18* 基因不仅参与 1,8-二羟基萘的黑色素合成通路,还参与病原菌诱导 M5HF2C 毒素的生物合成途径^[32-33]。*clt-1* 对毒素、黑色素产生有明显调控作用,显著提高了病菌的致病力^[34]。*ClVelB*

不仅参与调控分生孢子的形成,还参与黑色素和M5HF2C毒素的合成,此外,*ClVelB*基因还参与调控致病性,影响*Clt-1*的表达且影响毒素的合成^[35-36]。*ClXyn24*、*ClAxe43*、*Brn1*、*PKS18*、*VelB*基因参与合成毒素和黑色素途径,其中*Brn1*基因是合成黑色素途径的主要基因^[37-39]。*Brn1*基因对黑色素合成、毒素合成代谢具有关键调控作用,*Brn1*和*Clt-1*之间存在某种关联性,*Brn1*基因沉默或敲除的情况下,其株系的致病力会下降,*Clt-1*基因与*ClVelB*基因存在相辅相成的影响,敲除*ClVelB*基因会导致*Clt-1*的表达量下降,两基因同时沉默或敲除时,突变株毒素的产生能力下降,聚半乳糖醛酸酶、聚甲基半乳糖醛酸酶和纤维素酶等细胞降解酶活性均降低^[35-36,39]。

黑色素是病原菌侵害宿主的关键致病因子,根据合成中间产物差异可将其分为: γ -谷氨酰胺酰-3,4-对苯二酚(GDHB)、儿茶酚、多巴(DOPA)、1,8-二羟基萘(DHN,1,8-Dihydroxynaphthalene),其中多数黑色素的形成是通过DHN途径,DHN也是最常见的毒力因子,广泛存在于真菌合成黑色素途径^[39-40]。*NOX2*和*CIM1*基因敲除病菌的菌落颜色变浅,在转录组中,*NOX2*和*CIM1*分别调控了DHN-黑色素生物合成基因*CISCD1*和*CIBRN1*的表达,且*CIM1*负向调控*NOX2*的表达,*NOX2*介导的活性氧信号途径与*CIM1*介导的细胞壁完整性信号途径共同调控胞内DHN黑色素生物合成,与玉米弯孢霉叶斑病菌的致病力呈显著正相关关系^[41-42]。DHN-黑色素形成相关的酶类基因,如*PKS18*、*Brn2*、*Scd*、*Brn1*等均已被克隆。参与黑色素合成调控的基因与毒素合成通路间有部分相同,例如PKs系统、木糖/木聚糖代谢系统,说明黑色素和毒素基因间具有相关性,可进一步挖掘通路调控的相关基因。

铁离子对致病力具有关键作用,涉及的关键基因有*CLNPS6*、*Clftr1*^[43]。 Δ *Clnps6*在玉米B73叶片细胞中诱导铁的再分配,并导致活性氧(ROS, Reactive oxidative species)爆发,增强植物对弯孢菌的抗性,植株感染病菌后,参与ROS产生的呼吸爆发氧化酶同源物(*ZmRBOH4*)和NADP依赖性苹果酸酶4(*ZmNADP-ME4*)的表达显著上调,参与铁稳态的茉莉酸(JA, Jasmonic Acid)生物合成基因

脂氧合酶(*ZmLOX*)、烯氧化物合酶(*ZmAOS*)、GA降解基因赤霉素2- β -双加氧酶(*ZmGA2OX6*)和ABA降解基因脱落酸羟化酶(*ZmABH1*、*ZmABH2*)均上调表达,*ZmFER1*在限铁条件下通过ROS爆发正调控玉米对新月弯孢菌的抗性,因此铁离子在激活玉米对弯孢霉菌的抗性中具有重要作用^[44]。

调控该病原菌致病性的相关信号通路包括:有丝分裂原激活蛋白激酶(MAPK, Mitogen-activated protein kinase)信号通路、环化腺苷酸(cAMP)信号途径、G蛋白- PKC 信号通路和 Ca^{2+} 信号途径^[37,45],信号通路涉及的关键基因,如MAPK信号通路基因*Clf*、*Clh1*、*Clm1*、*Clf-Map2k*、*Clk1*和锚定蛋白基因*Clste50*,cAMP-PKA信号通路基因*PKAr*、*Pde2*,小GTPase基因*Clg2P*,甘油二酯的蛋白激酶C(PKC)信号通路基因*Pkc*^[45]。

上述玉米抗性基因的挖掘为玉米抗弯孢霉叶斑病分子辅助育种奠定了基础,玉米抗病性是复杂的数量遗传性状,同时受基因的显性、上位性以及加性等效应的制约,病原体也存在遗传多样性,尽管目前抗弯孢霉叶斑病基因的发掘和定位已有广泛研究,但位点的有效性以及通路间的互作效应仍有待进一步考究。

2 玉米抗弯孢霉叶斑病机理研究现状

玉米弯孢霉叶斑病抗性机理可以分为四大类:miRNA介导的抗病响应、木霉菌诱导抗病因子的响应、弯孢霉毒素的诱导抗性作用和弯孢霉菌的被动抗性(抗弯孢霉菌的生理生化研究)。玉米植株的抗性不仅涉及到植物体内酶、激素等化学物质的合成抵制病原体入侵,还与玉米的生长发育时期以及气候环境等相关,玉米弯孢霉叶斑病抗性是通过多种抗性通路共同作用的结果。

2.1 miRNA介导的抗病响应 miRNA在植物与病原菌互作中起着重要作用,对植物生长发育以及外界胁迫应答等具有重要的响应作用,miRNA通过裂解靶基因来调控基因表达^[46]。在病原菌侵入时,miRNA通过调控基因的上调表达或下调表达介导玉米抗弯孢霉叶斑病的可能途径;植株在被病原菌侵入后,部分miRNA表达抑制,抗病反应与miRNA的表达具有一致性,且miRNA与其对应的靶基因表达模式通常呈负相关关系^[47]。

MicroRNAs (miRNAs)作为转录后调控因子,经常导致翻译抑制和基因沉默;研究发现 miRNA PC-732 和 miRNAs PC-169 分别可切割 metacaspase 1 (AMC1)和 thioredoxin 家族蛋白(Trx);MicroRNA 在介导玉米弯孢叶斑病抗性中具有关键性作用,当敲除 miRNAs PC-732 时,植株对病原病菌的敏感性增强,PC-732 的靶基因抑制抗病相关基因的表达,这将有助于快速阐明玉米对弯孢菌的抗性机制^[48]。刘震等^[49]将构建的 miRNA:PC732 载体转导到玉米植株上后,鉴定发现过量表达的 PC732 会使玉米感病性增强,抑制表达的会使玉米抗病性增强,通过深入分析发现 PC732 的过量表达使 CICMA1 蛋白表达量下降,导致植株抗性下降。

2.2 木霉菌诱导抗病因子的响应 木霉菌 (*Trichoderma*)是重要的农作物生物病害防治微生物,不仅对农药残留、重金属、化肥等农化物质有明显的吸附或降解作用,还对盐渍化土壤有明显的修复功能。常见的木霉菌有 100 个菌种,包括哈茨木霉 *T.harzianum*、里氏木霉 *T.reesei* 和深绿木霉 *T.atroviride* 等^[50],利用基因编辑在木霉菌中获得 *Tri5* 和 *Tbtri5* 基因,验证了基因 *Tri5* 和 *Tbtri5* 是木霉素合成途径关键基因^[51]。哈茨木霉菌 (*Trichoderma harzianum*)可以诱导植物免疫系统基因表达,植物可以通过植物—木霉菌—病原菌互作,激发植物产生防御反应,诱导产生抗性^[52]。研究发现,哈茨木霉菌的介导会使种子新月弯孢菌的敏感性更高,*Thc6* 基因参与调控茉莉酸代谢,通过调控相关通路抑制玉米弯孢霉叶斑病产生^[53]。激发蛋白是木霉菌产生的一种诱导抗性因子,10 μ g/mL 浓度的大多数菌株发酵液蛋白可诱导离体叶片产生明显的抗性,激发蛋白激发离体叶片使病斑面积减少 30%~50%,症状明显减轻^[54]。

2.3 弯孢菌毒素诱导抗性作用 毒素通常为诱导植株产生防御的激发因子,相关报道较为少见。积累的黑色素附着在细胞壁上,是维持细胞膨胀压力所必需的,也是介导植物叶片感染所必需的^[55]。研究发现,抗病品种中毒素对苯丙氨酸解氨酶(PAL)、过氧化物酶(POD)的敏感性要高于感病品种,超氧化物歧化酶(SOD)活性在抗病品种中活性受到抑制,因此毒素在一定范围内可作为植株产生抗病性的诱导因子^[56]。玉米植株在生长过程

中各部位对毒素的敏感性存在差异,新月弯孢菌毒素对种子根的生长具有显著抑制作用,对芽的影响不显著^[57]。超氧化物歧化酶基因 *Sod* 已被发现与毒力增强密切相关,*Sod* 基因通过在植株感染早期调节黑色素生成来影响毒力,但 *Sod* 的破坏对黑色素合成相关基因 *brn1* 和 *scd* 的转录表达并未造成影响^[58]。

2.4 抗弯孢霉菌的生理生化研究 Tansukh 等^[59]在 3 种生物制剂(酒精粗提物、丙酮萃取物和激发剂与粘结剂混合物)对弯孢霉体外抑菌活性研究中发现,与对照相比,100% 酒精提取物对病菌菌丝的抑制可达到 77.82%、79.84%,采用部分纯化的丙酮萃取物对病菌菌丝的抑制可达到 81.45%、83.47%。在植物致病真菌的培养环境中添加特定浓度的精油可以有效抑制真菌发育,7.5 μ L/mL 浓度的柠檬香茅精油可以减缓弯孢霉叶斑病的发展^[3]。在对玉米弯孢霉叶斑病进行综合防治时,外施适当浓度的 2-羟基苯甲酸、维生素 B2 和维生素 K3 等试剂,可有效降低病害情况^[60]。植物抵御逆境胁迫过程中,一氧化氮(NO)和过氧化氢(H₂O₂)均是重要抗病信号分子,当病原菌入侵宿主细胞时 NO 不仅可以通过清除机体内的活性氧抑制 H₂O₂ 的生成来抵御病菌扩散,还可以通过调控防御酶(如过氧化物酶、过氧化氢和超氧化物歧化酶等)的活性、诱导抗病和防御基因(如 *GST*、*CHS*)的转录来增强植株的抗病性,由于硝普钠(SNP)和过氧化氢(H₂O₂)试剂可以为玉米提供一氧化氮,因此外施适当浓度的 SNP 或者 H₂O₂ 可减缓玉米被弯孢霉叶斑病菌侵染的程度,减少发病率控制病害蔓延^[61-62]。

3 总结与展望

随着全球气候的变化、耐密株型高产玉米品种的推广、丰产遗传改良技术的应用以及农耕模式的变革,弯孢霉叶斑病的发病范围、危害程度日益加剧,目前玉米病害防治以化学防治为主,虽然化学防治实施效果良好、增产增效,但是大量的化学试剂不仅破坏生态环境、对人类的健康埋下隐患,还促使病原物抗化学药剂性增强,因此高抗弯孢霉叶斑病品种的研发具有十分重要的生产意义。研究病害的致病及抗性机理、定位抗性关键基因有助于抗病性强的玉米新品种的研发。

玉米弯孢霉叶斑病抗性受外在环境和品种抗

性等众多因素影响,关于弯孢霉菌的致病相关基因、致病分化以及生物防治等方面国内外都有研究报道,虽然定位了大量的抗性基因,但是大多数基因的功能未验证,并且仅 *ClVe1B*、*Clm1*、*Clk1* 以及 *Clt-1* 等少数抗弯孢霉叶斑病基因被克隆。目前我国在病原菌和寄主互作的关键基因挖掘上已有突破性进展,已通过品种杂交、自交等育种手段选育了高抗以及中抗品种,如豫 20、中玉 5 号、Mo17 等,但对于感病时期相关机理研究、相关酶的合成降解过程等还需进一步探究。玉米弯孢霉叶斑病的发病可能由多条通路多个基因共同调控,研究人员可以通过分子标记辅助技术将抗病基因多组合聚集在玉米品种中,通过有性杂交进一步明确基因稳定遗传特性,为玉米抗弯孢霉叶斑病遗传改良提供新种质。同时,还可以加大发掘及验证有效的抗弯孢霉叶斑病位点,深入研究致病机制以及信号转导机制、克隆抗性基因,为玉米抗弯孢霉叶斑病遗传改良提供基因资源。

玉米抗弯孢霉叶斑病遗传机理研究依旧有很多问题有待解决,首先是 miRNA 在植物与病原菌互作的分子机理和机制尚不清晰,可以通过测序、miRNA 微阵列芯片和 stem-loop RT-PCR 技术,研究分析 miRNA 介导的抗弯孢菌的分子调控机理。其次,生物防控技术成为国内外热门研究方向,如生物防治中木霉菌、放线菌 BPS2、枯草芽孢杆菌、洋葱伯克霍尔德氏菌(*Burkholderia cepacia*)和恶臭假单胞菌(*Pseudomonas putida*)等拮抗菌对病原菌具有很好的抑制作用,其中木霉菌是生物防治中重要且热门的研究课题。生物防治的应用也可避免造成环境的污染,但各拮抗菌和弯孢霉叶斑病的生防机制以及防御系统互动动态过程中信号转导途径研究不深入,研究者可以深入研究其诱导抗性的分子机制。另外,许多农民对于生物防治菌剂的使用并不了解,保护环境意识不强,造成生物防治菌剂的适用度不高,因此可以广泛宣传并提高种植户应用生物防治的意识,避免化学防治等造成的污染问题。

参考文献

- [1] 韩淑君,鲁振勇.我国玉米病害发生现状及防治措施.农业与技术,2015,35(4):94
- [2] Manzar N,Kashyap A S,Sharma P K,Srivastava A K. First report of

- leaf spot of maize caused by *Curvularia verruculosa* in India. Plant Disease,2024,13:793
- [3] Mourão C S D D,Pereira S D F T,Souza D J D. Essential oil of *Cymbopogon citratus* on the control of the *Curvularia* leaf spot disease on maize. Medicines,2017,4(3):62
- [4] Aroca T G,Doyle V P,Singh R,Price T,Collins K. First report of *Curvularia* leaf spot of corn,caused by *Curvularia lunata*,in the United States. Plant Health Progress,2018,19:140-142
- [5] Henrickson M,Koehler A M. First report of *Curvularia lunata* causing *Curvularia* leaf spot of corn in Delaware. Plant Disease,2022,106:319
- [6] 李冠楠.河南省两种玉米叶斑病菌遗传多样性分析及品种抗病性鉴定.郑州:河南农业大学,2020
- [7] 张艳菊,赵珊,杨森,周莹莹,赵伟.黑龙江省玉米弯孢霉叶斑病原鉴定.东北农业大学学报,2017,48(6):17-23
- [8] Anderson N R,Mehl K M,Neves D L,Bradley C A,Wise K A. First report of *Curvularia* leaf spot of corn,caused by *Curvularia lunata*,in Kentucky. Plant Disease,2019,103(10):2692
- [9] Madrid A M J,Allen T W,Vargas A,Connor A,Wilkerson T H. First report of *Curvularia* leaf spot of field corn,caused by *Curvularia lunata*,in Mississippi. Plant Disease,2022,106:1984
- [10] 赵珊.黑龙江省玉米弯孢霉叶斑病原种类鉴定及遗传多样性分析.哈尔滨:东北农业大学,2019
- [11] 李君,单莉杰,郑大浩,吴委林.玉米弯孢叶斑病致病及抗性机理研究现状.延边大学农学学报,2021,43(1):100-108
- [12] 梅丽艳,李志勇.黑龙江省玉米弯孢菌叶斑病菌生物学特性研究.黑龙江农业科学,2011(12):61-64
- [13] Zhao L,Tian X,Kong X,Zhang Y,Wang J,Li Y. A study on the maize yellow spot (*Curvularia* leaf spot) II. Types of symptom. Journal of Agricultural University of Hebei (in Chinese),1995,18:36-38
- [14] 朱明旗,赵利平,樊璐.玉米弯孢菌叶斑病菌生物学特性研究.西北农林科技大学学报:自然科学版,2004(4):44-46
- [15] Silva E S D M S B,Rodrigues A A C,Oliveira L J M G D,Silva E K C E,Pereira T D S. Sanity of rice seed,biocontrol,characterization and transmission of *Curvularia lunata* on rice seed-seedlings. Revista Ceres,2014,61(4):511-517
- [16] 李晓宇,石洁,董金皋.几种玉米弯孢霉叶斑病菌生物学特性的比较.河北农业大学学报,2002(3):61-64,69
- [17] Liu T,Zhao F Z,Wang Y Y,Hou J M,Zuo Y H. Comparative analysis of phylogenetic relationships,morphologies,and pathogenicities among *Curvularia lunata* isolates from maize in China. Genetics and Molecular Research,2015,14(4):12537-12546
- [18] 常建萍,李博,祁鹤兴.青贮玉米蠕形菌生物学特性及杀菌剂筛选.青海农林科技,2023(3):1-7
- [19] 李国福.新月弯孢菌(*Curvularia lunata*)交配型基因克隆分析及检测.沈阳:沈阳农业大学,2017
- [20] 刘克心.铁离子对新月弯孢菌(*Curvularia lunata*)有性世代发育的影响.沈阳:沈阳农业大学,2018
- [21] Kubicek C P,Starr T L,Glass N L. Plant cell wall-degrading

- enzymes and their secretion in plant-pathogenic fungi. Annual Review of Phytopathology, 2014, 52: 427-451
- [22] Liu T, Hou J, Wang Y, Jin Y, Borth W, Zhao F, Liu Z, Hu J, Zuo Y. Genome-wide identification, classification and expression analysis in fungal-plant interactions of cutinase gene family and functional analysis of a putative *CICUT7* in *Curvularia lunata*. Molecular Genetics & Genomics, 2016, 291 (3): 1105-1115
- [23] 周舒扬, 杨洪一, 赵敏, 梅丽艳. 黑龙江省玉米弯孢菌叶斑病病原鉴定及其产细胞壁降解酶和漆酶活性分析. 玉米科学, 2010, 18 (5): 126-130
- [24] 侯巨梅, 崔佳, 左豫虎, 王玉莹, 赵丰舟, 申永强, 刘铜. 玉米致病病菌新月弯孢漆酶基因家族鉴定与分子结构特征分析. 江苏农业科学, 2015, 43 (6): 32-36
- [25] 刘宁. 玉米大斑病菌漆酶基因家族鉴定及关键基因的功能解析. 保定: 河北农业大学, 2021
- [26] 刘震, 赵丰舟, 崔佳, 曲建楠, 刘铜, 左豫虎. 玉米弯孢叶斑病菌 *PG* 基因家族鉴定与表达分析. 玉米科学, 2018, 26 (4): 166-172
- [27] 崔佳, 赵丰舟, 刘震, 曲建楠, 刘铜, 左豫虎. 玉米弯孢叶斑病菌多聚半乳糖醛酸酶 *Cipgl* 基因功能验证. 植物保护, 2019, 45 (6): 163-169, 184
- [28] 王芬. NADPH 氧化酶(*NOX*)基因在玉米弯孢叶斑病菌有性生殖和致病力中的作用机制研究. 沈阳: 沈阳农业大学, 2021
- [29] Liu K X, Jia J Q, Chen N, Fu D D, Sun J Y, Zhao J M, Li J Y, Xiao S Q, Xue C S. Mating-type genes control sexual reproduction, conidial germination and virulence in *Cochliobolus lunatus*. Phytopathology, 2021, 112 (5): 1055-1062
- [30] 范永山, 曹志艳, 谷守芹, 董金皋. 不同诱导因素对玉米大斑病菌附着胞产生的影响. 中国农业科学, 2004, 37 (5): 769-772
- [31] 肖淑芹, 薛春生, 石莹, 高增贵, 薛继生. 玉米弯孢菌毒素理化性质及致病机理的研究. 玉米科学, 2006, 14 (4): 138-140
- [32] Lu Z X, Wang S Q, Dou K, Ren J H, Chen J. The interpretation of the role of a polyketide synthase *CIPKS18* in the pathogenicity of *Curvularia lunata*. Frontiers in Microbiology, 2022, 13: 853140
- [33] Gao J, Chen J. Involvement of a polyketide synthetase *CIPKS18* in the regulation of vegetative growth, melanin and toxin synthesis, and virulence in *Curvularia lunata*. The Plant Pathology Journal, 2017, 33 (6): 597-601
- [34] 倪璇, 高金欣, 余传金, 刘铜, 李雅乾, 陈捷. 玉米弯孢叶斑病菌 *clt-1* 基因生物信息学分析和启动子的功能鉴定. 中国生物工程杂志, 2017, 37 (3): 37-42
- [35] 高金欣. *clvelB* 和 *clt-1* 基因调控玉米弯孢叶斑病菌毒素合成的分子基础研究. 上海: 上海交通大学, 2019
- [36] Gao J X, Yu C J, Wang M, Sun J N, Li Y Q, Chen J. Involvement of a velvet protein *ClvelB* in the regulation of vegetative differentiation, oxidative stress response, secondary metabolism, and virulence in *Curvularia lunata*. Scientific Reports, 2017, 7 (1): 46054
- [37] 王新华, 高金欣, 高士刚, 刘铜, 陆志翔, 李雅乾, 陈捷. 玉米新月弯孢叶斑病研究进展. 植物病理学报, 2019, 49 (4): 433-444
- [38] 刘铜, 刘力行, 高士刚, 刘志诚, 陈捷. 玉米弯孢霉叶斑病菌 *Brn1* 基因功能分析 // 中国植物病理学会. 中国植物病理学会 2009 年学术年会论文集. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2009: 979
- [39] 曹志艳, 杨胜勇, 董金皋. 植物病原真菌黑色素与致病性关系的研究进展. 微生物学通报, 2006 (1): 154-158
- [40] 曹志艳. 玉米大斑病菌黑色素合成途径相关基因的克隆及功能分析. 保定: 河北农业大学, 2010
- [41] 毛秀文. *CINox1* 和 *CINox2* 基因影响玉米弯孢叶斑病菌 (*Curvularia lunata*) 致病性作用的研究. 沈阳: 沈阳农业大学, 2018
- [42] 李辉, 刘畅, 李国福, 路媛媛, 何瑞玘, 薛春生. 玉米弯孢叶斑病菌 NADPH 氧化酶生物信息学分析和 *ATMT* 敲除载体的构建. 玉米科学, 2014, 22 (1): 30-36
- [43] 路媛媛. 铁离子通道关键酶基因 *CINPS6* 和 *CIFtr1* 调控玉米弯孢叶斑病菌致病力的分子机制. 沈阳: 沈阳农业大学, 2018
- [44] Fu D D, Li J Y, Yang X, Li W L, Zhou Z R, Xiao S Q, Xue C S. Iron redistribution induces oxidative burst and resistance in maize against *Curvularia lunata*. Planta, 2022, 256 (3): 46
- [45] 赵丰舟, 刘震, 侯巨梅, 崔佳, 左豫虎, 刘铜. 玉米弯孢叶斑病菌 *Fus3/Kss1*-MAPK 级联途径的相关基因鉴定与结构特征分析. 农学学报, 2017, 7 (1): 84-90
- [46] Sunkar R, Li Y F, Jagadeeswaran G. Functions of microRNAs in plant stress responses. Trends in Plant Science, 2012, 17 (4): 196-203
- [47] 刘震. 与玉米弯孢叶斑病抗性相关的 miRNA 筛选与鉴定. 大庆: 黑龙江八一农垦大学, 2018
- [48] Wang W W, Liu Z, An X Y, Jin Y Z, Hou J M, Liu T. Integrated high-throughput sequencing, microarray hybridization and degradome analysis uncovers MicroRNA-mediated resistance responses of maize to pathogen *Curvularia lunata*. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23 (22): 14038
- [49] 刘震, 陈迪, 张锋涛, 张荣意, 缪卫国, 邢梦玉, 刘铜. 玉米 miRNA : PC732 在抗弯孢霉叶斑病中的调控机理研究 // 中国植物病理学会. 中国植物病理学会 2018 年学术年会论文集. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2018: 379
- [50] Cams W, Bissett J. Trichoderma and gliocladium. London : Taylor & Francis Group, 1998
- [51] Singh A, Shukla N, Kabadwal B C, Tewari A K, Kumar J. Review on Plant-Trichoderma-Pathogen interaction. International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences, 2018, 7 (2): 2382-2397
- [52] 李梅, 田莹, 蒋细良. 植物内生木霉菌研究进展. 中国生物防治学报, 2020, 36 (2): 155-162
- [53] Fan L L, Fu K H, Yu C J, Li Y Y, Li Y Q, Chen J. The6 protein, isolated from *Trichoderma harzianum*, can induce maize defense response against *Curvularia lunata*. Journal of Basic Microbiology, 2015, 55 (5): 591-600
- [54] 唐俊, 孙文良, 伍柯瑾, 刘力行, 陈捷. 木霉菌发酵液蛋白对玉米弯孢菌叶斑病的诱导抗性作用. 安徽农业科学, 2009, 37 (18):

导、政府推动的策略,通过整合优势资源,合力打造闽西稻米品牌,提高知名度;还要确保在现有市场销售份额的基础上,利用龙岩市农业科学研究所人才和科研积累,培养稻谷加工及销售团队,充分挖掘市场潜能,扩大市场占有率。

3.4 加强与科研院校的交流合作,积极争取科研及示范推广经费 加强与福建农林大学农学院、福建省农业科学院水稻研究所、三明市农业科学院等本省以及华南农业大学、广东省农业科学院、广州市农业科学院、汕头市农业科学研究所等外省科研院校的交流合作,构建高效精准的现代生物育种技术体系应用于育种实践,提高育种效率和水平,提升闽西香型优质稻新品种创新选育能力。积极谋划申报的2023年福建省科技厅农业引导性(重点)项目“香型优质稻种质资源创制和新品种选育”、福建省农业关键核心技术攻关项目“水稻关键核心技术攻关及其配套栽培技术研究”、福建省农业农村厅2023年特色现代农业发展专项“水稻‘三控’绿色栽培技术”等项目均被立项,确保水稻育种科研顺利开展。

4 结语与展望

总之,闽西水稻育种团队应以立足闽西农业为己任,发扬科学家精神和劳模精神^[9],加强香型优质稻种质创制与新品种选育攻关,旨在创制一批集株叶形态好、香味浓、优质、长粒、抗性好等优良性状于一体的香型优质稻中间材料,育成香型优质稻系列新品种,通过福建省农作物品种审定委员会审定,集成高产高效栽培技术研究,在闽西香型优质稻区进

一步推广应用,为家庭农场、水稻专业合作社、种粮大户、科技示范户、稻谷加工企业等输送农业科技;进而减少环境污染,提高稻米品质和种粮效益,为保障龙岩市农业科学研究所香型优质稻新品种产出、保障闽西地区粮食安全和促进乡村振兴、发展新质生产力贡献科技力量。

参考文献

- [1] 商全玉,刘安晋,王松,张习文,刘显元,吴俊彦,张文忠. 高纬度寒冷地区水稻育种现状及展望. 中国稻米,2022,28(5): 129-132
- [2] 张倩倩,王书玉,刘贺梅,孙建权,胡秀明,殷春渊,王和乐,张金霞,田芳慧. 稻米品质育种现状及改良策略. 分子植物育种. <https://kns.cnki.net/kcms2/detail/46.1068.S.20230801.1028.002.html>
- [3] 彭玉林,徐淑英,游月华,戴展峰,左生力,黄水明,陈萍萍,郑云峰,付思远,潘丽燕,赖丽婷,马益虎. 龙岩市水稻育种研究现状与产业发展对策. 安徽农学通报,2022,24(3): 41-44
- [4] 朱永生,魏毅东,蒋家焕,李齐向,董瑞霞,郑菲艳,陈丽萍,王晓方,谢华安,张建福. 抗病优质杂交稻品种野香优699的选育与应用. 福建农业学报,2023,38(12): 1405-1413
- [5] 魏伟谦,石红,古子怀. 梅州市稻米产业发展现状及提升对策. 福建稻麦科技,2020,38(2): 62-64
- [6] 李腾飞,苏毅清,刘丹妮. 我国稻米产业的发展现状、面临困境及应对策略研究. 食品工业,2016,37(10): 224-228
- [7] 蔡巨广,廖荣周,许鸿江,胡荣华,张以华. 将乐县水稻产业现状调查报告. 福建稻麦科技,2019,37(4): 57-60
- [8] 陈基旺,帅泽宇,屠乃美. 湖南再生稻发展现状与对策分析. 中国稻米,2018,26(5): 68-72
- [9] 何建桥,徐生,陈文超,刘健明,夏伟光. 南京市耕地质量提升的实践与成效. 江苏农业科学,2020,48(17): 283-286

(收稿日期: 2024-06-21)

(上接第14页)

8563-8564,8566

- [55] Ryder L S,Dagdas Y F,Kershaw M J,Venkataraman C,Talbot N J. A sensor kinase controls turgor-driven plant infection by the rice blast fungus. Nature,2019,574: 423-427
- [56] 陈捷,蔺瑞明,高增贵,薛春生,鄢洪海,郭红莲. 玉米弯孢叶斑病菌毒素对寄主防御酶系活性的影响及诱导抗性效应. 植物病理学报,2002,32(1): 43-48
- [57] 郭新梅,宋琳,裴玉贺,宋希云. 玉米新月弯孢菌产毒素条件的研究. 中国农学通报,2009,25(15): 22-25
- [58] Gao S G,Ni X,Li Y Y,Fu K H,Yu C J,Gao J X,Wang M,Li Y Q,Chen J. *Sod* gene of *Curvularia lunata* is associated with the virulence in maize leaf. Journal of Integrative Agriculture,2017,16(4): 874-883
- [59] Tansukh B,Mukesh M,Kanika S. Comparative analysis of

- bioformulations against *Curvularia lunata* (Wakker) Boedijn causing leaf spot disease of maize. Archives of Phytopathology and Plant Protection,2021,54(5-6): 261-272
- [60] 易成波,叶华智. 外源化学物质对玉米抗弯孢菌叶斑病的诱导作用. 植物保护,2005,31(5): 31-35
- [61] Marcia G,Pozo M J,Alexander M,Ales S,Adame-Alvarez R M,Martin H. Glucanases and chitinases as causal agents in the protection of *Acacia* extrafloral nectar from infestation by phytopathogens. Plant physiology,2010,152(3): 1705-1715
- [62] 鄢洪海,吴菊香,张茹琴,迟玉成,宋希云,夏淑春. NO 和 H₂O₂ 在玉米抗弯孢菌侵染中的生理作用机制. 华北农学报,2016,31(1): 162-169

(收稿日期: 2024-06-06)