

玉米小斑病抗性种质鉴定及 生理生化分析

高刚强¹, 刘海芳², 陈银银¹, 燕树锋³, 刘天学¹, 温涛¹,
高意帆¹, 赵霞³, 穆心愿³, 杨豫龙³

(1. 河南农业大学农学院, 郑州 450046; 2. 河南农业职业学院园艺园林学院, 郑州 451450;
3. 河南省农业科学院粮食作物研究所/河南省玉米绿色精准生产国际联合实验室, 郑州 450002)

摘要: 以200份玉米优良自交系为材料, 2022-2023年夏分别进行小斑病菌的田间接种, 综合两年数据共鉴定出高抗小斑病的玉米自交系3份, 分别为K22、CML50和齐319; 筛选到包括Mo17在内的抗性玉米自交系24份。选取K22和B73两个具有不同抗性水平的玉米自交系进行小斑病菌的室内接种。结果表明, 48 h和72 h时, 自交系K22叶片的病斑数、病斑面积和病斑面积比等各项指标均显著优于自交系B73, 进一步验证田间鉴定的准确性。48 h或72 h时, 高抗小斑病自交系K22与感病对照B73相比, 5种防御酶活性增加14.32%~70.45%。

关键词: 玉米; 小斑病; 种质资源; 防御酶; 真菌病害; 抗病性

中图分类号: S435.131

文献标识码: A

Identification of Resistant Maize Germplasm for Southern Leaf Blight and Physiological Characteristics Measurement

GAO Gang-qiang¹, LIU Hai-fang², CHEN Yin-yin¹, YAN Shu-feng³, LIU Tian-xue¹, WEN Tao¹,
GAO Yi-fan¹, ZHAO Xia³, MU Xin-yuan³, YANG Yu-long³

(1. College of Agronomy, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450046;

2. College of Horticulture and Landscape Architecture, Henan Vocational College of Agriculture, Zhengzhou 451450;

3. Cereal Institute, Henan Academy of Agricultural Sciences / Henan International Joint Laboratory on Maize
Precision Production, Zhengzhou 450002, China)

Abstract: Two hundred excellent inbred lines of maize were used as materials, and the field inoculation of SLB pathogen were conducted during the summers of 2022 and 2023, respectively. Three highly resistant inbred lines, namely K22, CML50, and Qi319, were identified and 24 resistant inbred lines, including Mo17, were screened based on the two-year data. Additionally, two maize inbred lines with different levels of resistance, K22 and B73, were selected for indoor inoculations with the SLB pathogen and the results showed that the various indexes of leaf lesion number, leaf lesion area and leaf lesion area ratio for K22 were significantly better than those for B73 at 48 and 72 hours, which furtherly validated the accuracy of field identification. The activity increase of 5 defense enzymes ranged from 14.32 to 70.45% in the highly resistant inbred line K22 compared to the susceptible control B73 while 48 or 72 hours.

Key words: Maize; Southern leaf blight; Germplasm resource; Defensive enzyme; Fungal disease; Disease resistance

录用日期: 2023-12-06

基金项目: 国家自然科学基金(32061143033)、河南省科技攻关项目(232102110255)、河南省农业科学院自主创新项目(2024ZC015)、
2024年河南省留学人员科研择优项目

作者简介: 高刚强(1998-), 河南驻马店人, 硕士, 主要从事玉米病害研究。E-mail: m13939159227@163.com

刘海芳为本文共同第一作者。E-mail: chachaliuhaifang@126.com

燕树锋和刘天学为本文共同通信作者。E-mail: sf_yan1983@126.com E-mail: tianxueliu2005@163.com

玉米是世界上重要的粮食和饲料作物,同时对工业、医药和能源生产等也是不可或缺的原料。近年来,中国玉米的种植面积超过了 4×10^7 hm²,为我国第一大粮食作物。2021年,国家“十四五”规划将每年粮食产能高于6.5亿t确定为约束性指标,玉米高产稳产对保障我国的粮食安全具有极其重要的作用。玉米小斑病是由病原菌异旋孢腔菌[*Cochliobolus heterostrophus* Drechsler, 无性态为小斑离蠕孢菌 *Bipolaris maydis* (Nishikado et Miyabe) Shoemaker]引起的真菌性植物病害,广泛分布于世界各大玉米主产区,一般可造成玉米减产10%以上,严重时造成的产量损失可达20%~30%,甚至超过40%^[1-4]。2021年,玉米小斑病被国家农作物品种审定委员会列为具有“一票否决”的病害。

玉米小斑病抗性种质鉴定是进行抗病基因挖掘和新品种选育的前提和关键^[5]。20世纪80年代后,Mo17、NC250和NC300等一批具有玉米小斑病抗性的自交系先后被鉴定出来,被国内外广泛用于玉米小斑病的基因定位和克隆程序。玉米生产上仍存在高抗小斑病种质资源缺乏、主推品种抗病性不强和病原菌致病力出现分化提升等问题^[6,7]。邢光耀调查了自然发病情况下10个玉米自交系的小斑病抗性,筛选到浚92-6等3个较为抗病的自交系^[8]。蒙成等对76份外引改良的玉米自交系进行抗病性鉴定,筛选出M2015-4等6份高抗玉米小斑病材料^[9]。王昊等通过对68个玉米自交系接种小斑病菌,筛选出1个高抗玉米自交系金博士825^[10]。筛选和鉴定对小斑病具有广谱或高抗性的种质资源,是目前玉米小斑病研究的重点方向和任务,也是解决玉米小斑病防控问题最经济有效的方法^[11]。

植物在长期进化过程中形成了复杂且有效的作用机制来适应环境条件的变化和抵御病原菌的侵染^[12,13]。病原菌侵染寄主后可直接或间接的影响寄主植株正常的新陈代谢,并引发一系列的生理生化变化。与此同时,植物体内会产生一系列防御酶和增加一些缓冲物质的含量,使植株恢复正常的代谢水平,提高植物的抗病性^[14]。多项研究表明,苯丙氨酸解氨酶(PAL)、多酚氧化酶(PPO)、超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)是5种极为重要的防御酶,与玉米的抗病性密切相关,其在玉米小斑病研究方面的相关报道较少^[15-17]。

本研究以不同来源的玉米自交系为材料,经两年田间接菌鉴定,筛选获得具有玉米小斑病抗性的优良种质,为解决我国玉米生产上小斑病抗性种质缺乏问题提供材料基础。选取经鉴定后高抗玉米小

斑病的自交系和感病对照,研究室内培养条件下小斑病菌侵染后不同抗性材料的发病情况和生理生化指标的变化,为抗病新基因挖掘和种质资源利用等提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

玉米小斑病菌O小种由河南省农业科学院植物保护研究所提供。玉米抗小斑病鉴定群体(200份自交系),分别由49份CIMMYT来源优良自交系、28份美国玉米种质扩增计划(GEM)自交系和国内骨干自交系等组成,来自于中国农业科学院植物保护研究所。酶活性测定所需试剂盒均购置于苏州格锐思生物科技有限公司。

1.2 测定项目与方法

2022、2023年夏,用来进行小斑病抗性鉴定的200份玉米自交系种植于河南省农业科学院试验基地内,其中Mo17和B73分别为抗病和感病对照。鉴定材料随机排列,每50~100份鉴定材料,设1组对照。田间种植行长为4m,行距为60cm,株距为25cm,每份材料种植1行。

使用PNA培养基进行小斑病原菌的活化培养,7d后将培养好的病原菌接种到装有煮熟且无菌高粱粒的厚牛皮纸袋中,25~28℃将纸袋封口培养1~2周,当菌丝体布满高粱粒时,干燥保存待用。

玉米13叶期至抽雄初期,用清水充分洗脱高粱粒表面菌丝体,过滤后加入终浓度为0.01%的吐温,配置成分生孢子浓度为 1×10^5 ~ 1×10^6 个/mL的悬浮液进行田间喷施,每株用量为5~10mL。按照中华人民共和国农业行业标准NY/T 1248.2-2006《玉米抗病虫性鉴定技术规范第2部分:玉米抗小斑病鉴定技术规范》进行田间管理、病情级别划分和抗性评价等。鉴定材料病情级别1、3、5、7和9分别代表抗性水平为高抗、抗、中抗、感和高感。将2022-2023年的病情级别求平均值后,病情级别范围为1~9,按照1~2级为高抗、3~4级为抗、5~6级为中抗、7~8级为感、9级为高感的标准进行两年综合抗性评价。

选取两年田间鉴定均表现为高抗的自交系K22和感病自交系B73种植在人工气候箱中,气候箱设定16h光/8h暗、温度26℃、湿度60%。每盆播种4粒,放置于气候箱中生长16d左右即可用于接菌。用水、吐温(终浓度0.01%)和小斑病菌配置成分生孢子浓度为 1×10^4 ~ 1×10^5 个/mL的悬浮液,分别对B73和K22植株进行喷施,以喷水和吐温混合液的处理

为对照。接菌后设置气候箱温度为28℃、湿度为90%、黑暗条件下保湿培养24 h后,恢复正常光照培养。取样和植株病情调查时间设置为0、12、24、48和72 h。

病斑数=病斑数量总和/叶片数;

病斑面积=病斑面积总和/叶片数;

病斑面积比=病斑面积总和/取样叶面积总和×100%。

不同抗性水平自交系的PAL、PPO、SOD、POD和CAT活性均使用苏州格锐思生物科技有限公司相应的试剂盒进行测定,严格按照说明书的试验步骤和要求进行操作。

1.3 数据处理与分析

使用Microsoft Excel 2010软件计算平均值和年度间病情级别的相关系数,并进行柱形图绘制;运用SPSS 25.0软件进行统计分析和显著性测试(LSD, $P <$

0.05);使用R-4.3.1软件Circlize绘制聚类热图;采用ImageView软件提取叶片发病面积。

2 结果与分析

2.1 玉米抗小斑病田间鉴定结果的描述统计

2022-2023年夏,连续两年对200份优良玉米自交系组成的群体进行小斑病抗性的田间鉴定。由鉴定结果的描述统计可知,2022年、2023年和两年综合病情级别的平均值分别为6.05、5.89和5.97,最大值和最小值均为1和9;标准偏差分别为1.58、1.71和1.53;方差分别为2.49、2.92和2.33;偏度分别为-0.24、-0.46和-0.51;峰度分别为-0.06、0.19和0.20(表1)。此外,对2022、2023年各材料病情级别进行年度间的相关性分析。结果表明,相关系数为0.72,表明病情级别在年度间存在较高的正相关性。

表1 玉米小斑病病情级别的描述统计

Table 1 Descriptive statistics of disease rating scales for southern leaf blight(SLB) in maize

年份 Year	最小值 Minimum value	最大值 Maximum value	平均值 Average value	标准偏差 Standard deviation	方差 Variance	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis	相关系数 Correlation coefficient
2022年	1	9	6.05	1.58	2.49	-0.24	-0.06	0.72
2023年	1	9	5.89	1.71	2.92	-0.46	0.19	
综合	1	9	5.97	1.53	2.33	-0.51	0.20	

2.2 2022-2023年综合病情级别的聚类分析

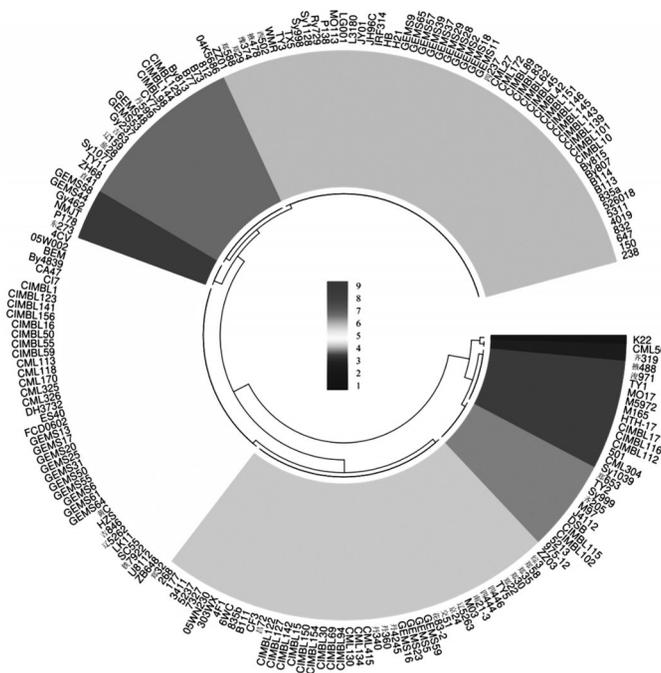


图1 两年综合病情级别的聚类分析

Fig.1 Cluster analysis of comprehensive disease rating scales over two years

对200份优良玉米自交系进行小斑病抗性的田间鉴定后,由两年综合病情级别的聚类分析可知,病情级别为1的材料为K22;病情级别为2的材料分别为CML50和齐319,上述3份材料表现为高抗玉米小斑病;病情级别为3的材料分别为掖488、浚971、TY1、Mo17、M5972、M165、HTH-17、CIMBL17、CIMBL116、CIMBL112、501、Sy1039和CML304;病情级别为4的材料分别为5213、975-12、CIMBL102、CIMBL115、DSB、J4112、M97、齐205、Sy999、TY2和郑653,上述24份材料表现为抗玉米小斑病(图1)。

其中,抗性对照Mo17的病情级别为3,表现为抗玉米小斑病;感病对照B73的病情级别为8,表现为感病。

2.3 2022-2023年综合抗性评价结果的统计分析

对200份优良玉米自交系进行小斑病抗性的田间鉴定后,由两年综合的抗性评价结果统计分析可知,被鉴定为高抗、抗、中抗、感和高感的自交系分别有3、24、89、78和6份,所占比例分别为1.5%、12%、44.5%、39%和3%(表2)。

表2 两年综合抗性评价结果的统计分析

Table 2 Statistical analysis of comprehensive resistance evaluation results over two years

项目 Item	高抗 Highly resistant	抗 Resistant	中抗 Moderately resistant	感 Susceptible	高感 Highly susceptible	总计 Total
频率	3	24	89	78	6	200
百分比	1.5%	12%	44.5%	39%	3%	100%

2.4 不同抗性水平玉米自交系的室内接菌鉴定

选取K22和B73两个具有不同抗性水平的玉米自交系进行小斑病菌室内接种,0、12、24、48和72h时分别调查K22和B73植株的感病情况,发现0~24h时两者均未出现明显的感病症状;随着小斑病菌侵染时间的延长,48h和72h时感病症状明显。由表3可知,48h时高抗玉米小斑病自交系K22和感病对照B73叶片的病斑数分别为9.25和43.00个,

病斑面积分别为0.70 cm²和3.16 cm²,病斑面积比分别为1.95%和5.56%;72h时K22和B73叶片的病斑数分别为8.25个和41.25个,病斑面积分别为0.81 cm²和4.57 cm²,病斑面积比分别为3.07%和13.41%。综上所述,48h和72h时,自交系K22叶片的病斑数、病斑面积和病斑面积比等各项指标均显著优于自交系B73,进一步验证了这两个材料抗小斑病田间鉴定的准确性。

表3 不同抗性水平玉米自交系室内接菌结果分析

Table 3 Results analysis of indoor inoculation for maize inbred lines with different resistance levels

材料 Material	调查时间(h) Investigation time	病斑数 Leaf lesion number	病斑面积(cm ²) Leaf lesion area	病斑面积比(%) Leaf lesion area ratio
B73	48	43.00±11.97 a	3.16±0.94 a	5.56±1.77 b
	72	41.25±9.39 a	4.57±1.71 a	13.41±6.79 a
K22	48	9.25±5.46 b	0.70±0.18 b	1.95±0.53 c
	72	8.25±3.50 b	0.81±0.04 b	3.07±1.30 b

2.5 玉米小斑病菌侵染对不同抗性水平自交系多种酶活性的影响

由高抗小斑病玉米自交系K22和感病自交系B73植株体内PAL和PPO活性的变化可知,随着小斑病菌侵染时间的延长,K22和B73的PAL活性均呈逐步上升趋势,72h时两者的PAL活性均达到最大值。此时,K22与感病对照B73相比,PAL活性增加70.45%,差异达显著水平;K22与相应未接菌处理对照相比,PAL活性增加45.31%,差异达显著水

平。随着小斑病菌侵染时间的延长,K22和B73的PPO活性均呈逐步上升趋势,72h时两者的PPO活性均达最大值。此时,K22与感病对照B73相比,PPO活性增加14.32%,差异达显著水平;K22与相应未接菌处理对照相比,PPO活性增加43.12%,差异达显著水平(图2)。

由图3可知,高抗小斑病玉米自交系K22和感病自交系B73植株体内SOD、POD和CAT活性的变化,随着小斑病菌侵染时间的延长,K22和B73的

SOD活性均呈逐步上升趋势。48 h时,K22与感病对照B73相比,SOD活性增加32.29%,差异达显著水平;K22与相应未接菌处理对照相比,SOD活性增加47.44%,差异达显著水平。随着小斑病菌侵染时间的延长,K22和B73的POD活性均呈逐步上升趋势,72 h时两者的POD活性均达最大值。此时,K22与感病对照B73相比,POD活性增加30.91%,差异

达显著水平;K22与相应未接菌处理对照相比,POD活性增加26.41%,差异达显著水平。随着小斑病菌侵染时间的延长,K22和B73的CAT活性均呈先升高后降低的趋势,48 h时两者的CAT活性均达到最大值。此时,K22与感病对照B73相比,CAT活性增加58.86%,差异达显著水平;K22与相应未接菌处理对照相比,CAT活性增加125.11%,差异达显著水平。

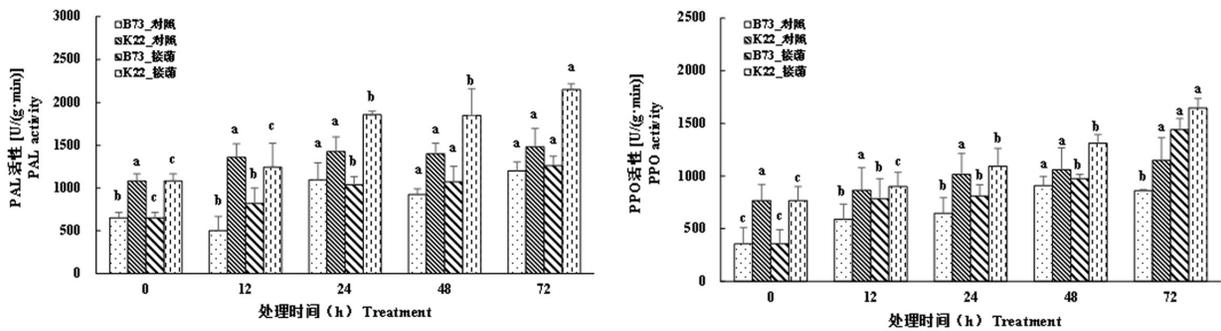


图2 玉米小斑病菌侵染对不同抗性水平自交系PAL和PPO活性的影响

Fig.2 Effects of SLB pathogen infection on the PAL and PPO activities of inbred lines with different resistance levels in maize

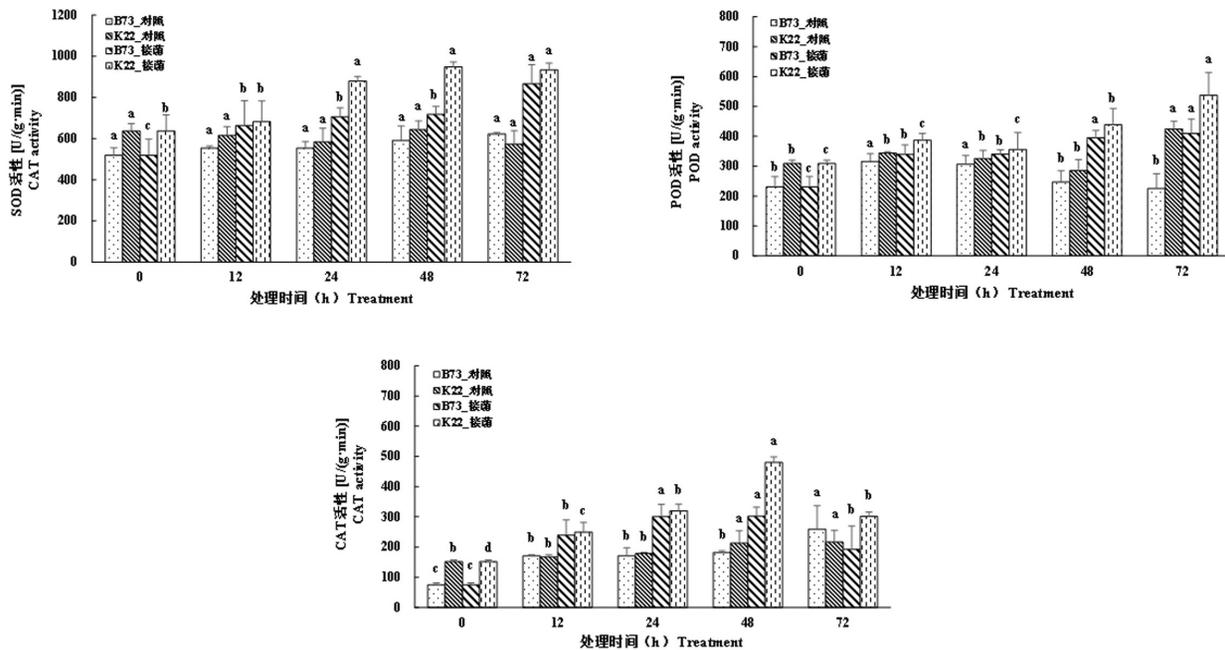


图3 玉米小斑病菌侵染对不同抗性水平自交系POD、SOD和CAT活性的影响

Fig.3 Effects of SLB pathogen infection on the POD, SOD and CAT activities of inbred lines with different resistance levels in maize

3 结论与讨论

玉米小斑病是我国黄淮海和京津冀等玉米主产区重要病害之一,一般可造成玉米减产10%以上,该病在玉米各个生育期均可发生,生产上以抽雄和灌浆期发病较为严重,主要发病部位为叶片,也可入侵叶鞘、苞叶和果穗等。筛选和鉴定对玉米小斑病具有广谱或高抗性的种质资源是生产上解决玉米小斑病防控问题最经济有效的方法。张志方等以8份玉

米自交系及其组配的28个杂交组合为材料,进行小斑病菌的人工接种鉴定,表明Mo17表现抗病、丹340表现中抗、B73表现感病和昌72表现高感^[18]。赵子麒等对48份玉米自交系进行抗小斑病田间鉴定,表明郑58和CML170等表现为抗病,Mo17、6WC、昌72和4CV等表现为中抗,B73表现高感。本研究通过2022–2023年田间小斑病菌的人工接种鉴定,表明齐319抗性为高抗,Mo17抗性为抗病,4CV、6WC和丹340抗性为中抗,B73抗性为感病。

玉米抗病性是其植株与病原菌在长期的协同进化过程中相互选择、相互适应的结果,在该过程中PAL和PPO两种防御酶起着至关重要的调节作用^[19]。PAL是连接初级代谢和苯丙胺酸代谢,催化苯丙胺类代谢第一步反应的关键酶,并能催化木质素和植保素合成等,使植物形成不利于病原菌感染的内环境^[20]。PPO是酚类代谢系统中关键酶,通过催化木质素和醌类化合物,形成保护性屏障,使植物免受病原菌感染,同时也可形成醌类等化合物,直接发挥抗病的作用^[21]。王铁兵等以玉米高抗瘤黑粉病自交系齐319和高感自交系掖478为材料,进行瘤黑粉病原菌的接种,结果表明,2个自交系的PAL和PPO活性显著增强^[22]。王光达等以吉林省玉米早熟和中早熟区种植的4个玉米品种及其亲本为材料,研究表明,PAL和PPO防御酶与玉米大斑病抗性密切相关,当植株受到大斑病菌感染后,抗性品种中这两种防御酶活性比对照有明显增高。本研究室内喷施小斑病菌后,随着病菌感染时间的延长,PAL和PPO活性均呈逐步上升趋势,72 h时K22与感病对照B73相比,PAL和PPO活性分别增加70.45%和14.32%,差异达到显著水平。

玉米在正常生长状态下,体内活性氧含量保持着动态的平衡,当植物受到病原菌感染后,体内活性氧产生和清除这一动态平衡被打破,当活性氧含量升高到一定程度时,将会对玉米植株本身造成伤害,为了减轻活性氧的伤害,玉米会增加SOD、POD和CAT等抗氧化酶活性来抵御氧化损伤^[23-25]。赵思琪等研究灰斑病感染条件下SOD、POD和CAT活性的变化,结果表明,灰斑病胁迫可使玉米叶片这3种氧化酶活性显著增加,与感病品种相比抗性品种激发出更高的氧化酶活性。张文洁和王威等分别利用抗感玉米材料,进行人工接种瘤黑粉病研究,结果表明,抗病亲本的SOD、POD和CAT活性升幅均高于感病亲本^[26,27]。本研究表明,48 h或72 h时,高抗小斑病自交系K22与感病对照B73相比,这3种防御酶活性增加30.91%~58.86%。

玉米小斑病抗性种质缺乏是生产上小斑病严重危害的主要原因之一。本研究以200份玉米优良自交系为材料,连续两年进行小斑病的田间接种,共鉴定出优于抗性对照Mo17的自交系3份,筛选到与Mo17抗性水平相当的自交系23份。此外,还对两个不同抗性水平玉米自交系进行室内接种,研究小斑病菌感染对抗感玉米品种病斑数、病斑面积和病斑面积比等指标以及PAL、PPO、POD、SOD和CAT等酶活性的影响,为玉米抗小斑病种质利用、基因挖

掘和新品种选育等提供必要的前提和基础。

参考文献:

- [1] GREGORY L, AYERS J, NELSON R. Predicting yield losses in corn from southern corn leaf blight[J]. *Phytopathology*, 1978, 68: 517-521.
- [2] BYRNES K, PATAKY J, WHITE D. Relationships between yield of three maize hybrids and severity of southern leaf blight caused by race O of *bipolaris maydis*[J]. *Plant Disease*, 1989, 73: 834-840.
- [3] LI Y, CHEN L, Li C, et al. Increased experimental conditions and marker densities identified more genetic loci associated with southern and northern leaf blight resistance in maize[J]. *Scientific Reports*, 2018, 8: 68-48.
- [4] 赵子麒,赵雅琪,林昌朋,等. 48份玉米自交系抗病性的精准鉴定[J]. *中国农业科学*, 2021, 54(12): 2510-2522.
ZHAO Z Q, ZHAO Y Q, LIN C P, et al. Precise evaluation of 48 maize inbred lines to major diseases[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2021, 54(12): 2510-2522. (in Chinese)
- [5] 陆宁海,吴利民,郎剑锋,等. 河南省玉米小斑病菌生理小种鉴定及致病力分化[J]. *湖北农业科学*, 2015, 54(7): 1603-1606.
LU N H, WU L M, LANG J F, et al. Identification of physiological races and pathogenicity differentiation of *bipolaris maydis* in Henan province[J]. *Hubei Agricultural Sciences*, 2015, 54(7): 1603-1606. (in Chinese)
- [6] 陆宁海,吴利民,郎剑锋,等. 新乡地区玉米小斑病菌小种群体结构及致病性分析[J]. *河南科技学院学报*, 2016, 44(1): 23-27.
LU N H, WU L M, LANG J F, et al. Analysis on population structure and pathogenic and pathogenicity differentiation of *bipolaris maydis* in Xinxiang[J]. *Journal of Henan Institute of Science and Technology*, 2016, 44(1): 23-27. (in Chinese)
- [7] 任春梅,杨柳,缪倩,等. 江苏省玉米小斑病菌的分离鉴定及致病力分析[J]. *南方农业学报*, 2020, 51(10): 2454-2460.
REN C M, YANG L, MIAO Q, et al. Isolation identification and pathogenicity analysis of *bipolaris maydis* in Jiangsu[J]. *Journal of Southern Agriculture*, 2020, 51(10): 2454-2460. (in Chinese)
- [8] 邢光耀. 不同玉米自交系对小斑病和灰斑病的抗性分析[J]. *玉米科学*, 2008, 16(5): 140-143.
XING G Y. Resistance analysis on the southern leaf blight and corn gray leaf spot of corn inbred lines[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2008, 16(5): 140-143. (in Chinese)
- [9] 蒙成,黄艳花. 外引改良玉米自交系对广西主要病害抗性鉴定[J]. *江苏农业科学*, 2019, 47(7): 111-115.
MENG C, HUANG Y H. Identification of main disease resistance of modified maize self-breeding lines in Guangxi area[J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2019, 47(7): 111-115. (in Chinese)
- [10] 王昊,李素荣,吴春来,等. 海口玉米小斑病菌病原菌的分离及抗病自交系的筛选[J]. *分子植物育种*, 2023, 21(4): 1224-1231.
WANG H, LI S R, WU C L, et al. Isolation of pathogen of maize southern leaf blight disease in Haikou and screening of maize resistant inbred line[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2023, 21(4): 1224-1231. (in Chinese)
- [11] 李智强,张祥辉,刘文德. 玉米小斑病研究进展[J]. *植物保护*, 2023, 49(5): 80-88.
LI Z Q, ZHANG X H, LIU W D. Recent progress on maize resis-

- tance to southern corn leaf blight[J]. *Plant Protection*, 2023, 49(5): 80–88. (in Chinese)
- [12] 郭祖国,王梦馨,崔林,等. 6种防御酶调控植物体应答虫害胁迫机制的研究进展[J]. *应用生态学报*, 2018, 29(12): 4248–4258.
GUO Z G, WANG M X, CUI L, et al. Research progress on the underlying mechanisms of plant defense enzymes in response to pest stress[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, 29(12): 4248–4258. (in Chinese)
- [13] 王光达,黄初女,吴委林,等. 不同玉米品种对大斑病的抗性及相关防御酶活性的关系研究[J]. *玉米科学*, 2014, 22(5): 146–152.
WANG G D, HUANG C N, WU W L, et al. Defense enzyme activities and the resistance to northern leaf blight of different hybrids in maize[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2014, 22(5): 146–152. (in Chinese)
- [14] 赵思琪,曲比伍合,罗婷,等. 玉米对灰斑病胁迫的生理生化响应[J]. *华北农学报*, 2022, 37(4): 190–197.
ZHAO S Q, QUBI W H, LUO T, et al. Physiological and biochemical responses of maize to gray leaf spot stress[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2022, 37(4): 190–197. (in Chinese)
- [15] OSEI R, YANG C, WEI L, et al. Effects of combined application of salicylic acid and proline on the defense response of potato tubers to newly emerging soft rot bacteria(*Lelliottia amnigena*) infection[J]. *Sustainability*, 2022, 14(14): 8870–8870.
- [16] YASMIN H, SHAH Z A, MUMTAZ S, et al. Alleviation of banded leaf and sheath blight disease incidence in maize by bacterial volatile organic compounds and molecular docking of targeted inhibitors in *Rhizoctonia solani*[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14, 1218615.
- [17] HAMIDI S, GOGOI R, KUMAR A, et al. Tackling banded leaf and sheath blight disease of maize through activation of host defense[J]. *Frontiers in Agronomy*, 2023, 5, 1229717.
- [18] 张志方,张素娟,张守林,等. 玉米自交系小斑病抗性鉴定及遗传参数分析[J]. *河南农业科学*, 2022, 51(10): 36–43.
ZHANG Z F, ZHANG S J, ZHANG S L, et al. Identification and genetic parameters analysis of resistance to southern leaf blight of maize inbred lines[J]. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2022, 51(10): 36–43. (in Chinese)
- [19] 薛春生,肖淑芹,韩洪强,等. 灰斑病菌毒素对玉米植株防御酶系活性的影响及诱导抗性作用[J]. *西北农林科技大学学报*, 2008, 36(9): 175–180.
XUE C S, XIAO S Q, HAN H Q, et al. Influence of cercospora zeae-maydis toxin on defense enzyme activities and its function in the induced resistance of corn[J]. *Journal of Northwest A & F University*, 2008, 36(9): 175–180. (in Chinese)
- [20] 尚军,吴旺泽,马永贵. 植物苯丙烷代谢途径[J]. *中国生物化学与分子生物学报*, 2022, 38(11): 1467–1476.
SHANG J, WU W Z, MA Y G. Phenylpropanoid metabolism pathway in plants[J]. *Chinese Journal of Biochemistry and Molecular Biology*, 2022, 38(11): 1467–1476. (in Chinese)
- [21] 韩倩云,王坤立,温馨,等. 多酚氧化酶的分离纯化及生理功能的研究进展[J]. *食品工业*, 2020, 41(5): 261–267.
HAN Q Y, WANG K L, WEN X, et al. Purification and physicochemical properties of plant polyphenol oxidase[J]. *The Food Industry*, 2020, 41(5): 261–267. (in Chinese)
- [22] 王铁兵,王鹏,王婷,等. 玉米抗瘤黑粉病生理生化特性及基因表达分析[J]. *玉米科学*, 2022, 30(6): 165–171, 178.
WANG T B, WANG P, WANG T, et al. Analysis of physiological and biochemical characteristics and gene expression of maize resistance to common smut[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2022, 30(6): 165–171, 178. (in Chinese)
- [23] APEL K, HIRT H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2004, 55: 373–399.
- [24] 黄飞燕,于凯,李晚忱,等. 玉米对南方锈病抗性的生化基础研究[J]. *玉米科学*, 2012, 20(2): 138–143.
HUANG F Y, YU K, LI W C, et al. Relationship of biochemical parameters of corn inbred lines and their resistance to southern corn rust[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2012, 20(2): 138–143. (in Chinese)
- [25] 鄢洪海,吴菊香,张茹琴,等. NO和H₂O₂在玉米抗弯孢菌侵染中的生理作用机制[J]. *华北农学报*, 2016, 31(1): 162–169.
YAN H H, WU J X, ZHANG R Q, et al. Regulation mechanisms of NO and H₂O₂ in maize against *curvularia lunata*[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2016, 31(1): 162–169. (in Chinese)
- [26] 王威,张金文,张菲菲,等. 接种瘤黑粉病对不同抗性玉米品种生理生化指标的影响[J]. *甘肃农业大学学报*, 2010, 45(6): 94–98.
WANG W, ZHANG J W, ZHANG F F, et al. Effects of inoculated common smut on physiological and biochemical indexes in maize with different resistance[J]. *Journal of Gansu Agricultural University*, 2010, 45(6): 94–98. (in Chinese)
- [27] 张文洁,王洋,李阳,等. 瘤黑粉菌侵染对抗感玉米自交系苗期叶片的影响[J]. *沈阳农业大学学报*, 2021, 52(6): 651–659.
ZHANG W J, WANG Y, LI Y, et al. Infection of stillage maydis between resistant and susceptible leaves of maize inbred line at seedling stage[J]. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 2021, 52(6): 651–659. (in Chinese)

(责任编辑:姜媛媛)