

山西省玉米大斑病菌生理小种 结构组成与交配型分析

罗柳艳^{1,2}, 马周杰¹, 任建凯^{1,2}, 杨俊伟¹, 贾鑫¹, 赵变平¹,
李彦良¹, 王星醒¹, 温胜慧¹, 王建军¹

(1. 山西农业大学玉米研究所/国家植物保护忻州观测实验站, 山西 忻州 034000; 2. 山西农业大学农学院, 山西 太谷 030801)

摘要: 为了明确山西省玉米大斑病菌生理小种与交配型的结构组成, 利用 *Ht* 单基因鉴别寄主对 2022 年采自山西省 11 个市(30 个市/区/县)的 87 株玉米大斑病菌进行生理小种鉴定, 采用交配型鉴定特异性引物对供试菌株进行交配型测定。结果表明, 山西玉米大斑病菌生理小种结构组成十分复杂, 87 株病菌中共发现 0、1、N、13、23、1N、2N、3N、123、12N、13N、23N、123N 共 13 个生理小种, 123N 号以 22.99% 分布频率成为优势生理小种, N 号以 16.09% 分布频率成为次优势生理小种。供试菌株对 *Ht1*、*Ht2*、*Ht3* 和 *HtN* 的毒性频率分别为 56.32%、47.13%、49.43% 和 86.21%。交配型测定结果显示, 87 株分离株中包括 3 种交配型, 即 A、a 和 Aa 交配型, 其比例分别为 43.68%、51.72% 和 4.60%。

关键词: 玉米; 玉米大斑病菌; 生理小种; 毒力分析; 交配型

中图分类号: S435.131

文献标识码: A

Analysis of Physiological Races and Mating Types of *Setosphaeria turcica* in Shanxi Province

LUO Liu-yan^{1,2}, MA Zhou-jie¹, REN Jian-kai^{1,2}, YANG Jun-wei¹, JIA Xin¹, ZHAO Bian-ping¹,

LI Yan-liang¹, WANG Xing-xing¹, WEN Sheng-hui¹, WANG Jian-jun¹

(1. Maize Research Institute, Shanxi Agricultural University/

Xinzhou Observation and Experiment Station of National Plant Protection, Xinzhou 034000;

2. Agricultural College, Shanxi Agricultural University, Taigu 030801, China)

Abstract: To elucidate the structure of physiological races and mating types of *Setosphaeria turcica* in Shanxi province, the physiological races of 87 isolates of *S. turcica* collected from 30 cities/districts/counties in 11 geographical regions in Shanxi in 2022 were identified by using differential hosts containing *Ht* single resistance gene. Additionally, the mating type specific primers were used to determine the mating types of the tested isolates. The results showed that the composition of physiological races of *S. turcica* in Shanxi was very complex, a total of 13 physiological races were identified in 87 isolates, such as 0, 1, N, 13, 23, 1N, 2N, 3N, 123, 12N, 13N, 23N and 123N, in which race 123N and race N were the dominant and sub-dominant races with the distribution frequencies of 22.99% and 16.09%, respectively. The toxicity frequency of the tested isolates to *Ht1*, *Ht2*, *Ht3* and *HtN* was 56.32%, 47.13%, 49.43% and 86.21% respectively. The results of mating type determination showed that there were three mating types of A, a and Aa in 87 isolates, with the proportion of 43.68%, 51.72% and 4.60%, respectively.

Key words: Maize; *Setosphaeria turcica*; Physiological race; Toxicity analysis; Mating type

录用日期: 2024-03-03

基金项目: 忻州市科技计划项目(20220506)、山西省基础研究计划
青年科学研究项目(202203021212438)

作者简介: 罗柳艳(1996-), 女, 壮族, 硕士, 从事玉米病害研究。

E-mail: lly559919@163.com

温胜慧和王建军为本文共同通信作者。

玉米大斑病自 1876 年在意大利首次被报道后, 迅速传播至全球^[1]。1899 年我国首次报道了该病害的发生, 起初主要分布在东北三省(黑龙江、吉林、辽宁)^[2]。随后, 该病害迅速遍及全国各地, 尤其在华北北部、东北、西北以及南方冷凉山区等玉米种植区发病程度最为严重^[3], 该病害的发生会导致玉米一般发生年份减产损失 15% ~ 20%, 严重发生年份感病

品种减产高达50%以上^[4]。2005年,齐齐哈尔玉米大斑病暴发,发病面积达39万hm²,发病株率达85%以上,减产30%以上^[5]。2012年,玉米大斑病的发生造成吉林省严重发生地块产量损失24.19%~46.15%^[6]。2013–2019年,在东北三省累计发病面积达2 005.87万hm²,累计损失达246.34万t,占玉米所有病害造成损失的57.63%^[7]。大斑病也是影响山西省玉米生产的主要叶部病害之一,1990–2004年,忻州市在玉米大斑病流行年造成田间发病率100%,减产高达40%^[8]。2009–2013年,昔阳县出现有58%的地块发病,减产26%^[9]。2011年,黎城县发病率达60%以上,严重发病地块减产40%^[10]。2015年,芮城大斑病一般病株率为35%~56%,最高病株率高达86%^[11]。数据表明,该病害的发生严重影响了我国玉米产业发展。

玉米大斑病的发生流行与品种的抗病性和病原菌生理小种的不断变异密切相关^[12]。我国在20世纪70年代首次报道0号小种存在^[13],该小种出现导致我国北方春玉米区大斑病严重发生,减产约17亿kg^[14]。20世纪80年代通过选育出丹599、沈137等抗性品种后该病害基本得到控制^[15]。2003年,我国由最初报道的1个小种上升至11个小种^[16]。2012年,我国已经鉴定出16个生理小种,其中,0号和1号小种为优势生理小种^[17]。我国北方春玉米区、西南玉米区以及南方丘陵玉米区在2003–2004年及2012–2014年大斑病发生大暴发^[18],对我国玉米产业造成严重影响。2007年,隗爽^[19]报道山西省存在8个生理小种,优势生理小种为12和12N号小种,2007–2008年连续两年出现大斑病大发生或偏重发生^[20]。2011年,张治家报道山西省存在3个生理小种,首次发现123N号小种,其中,0号为优势生理小种^[21],2011–2014年连续4年该病害大发生或偏重发生。2018年,吉佩^[22]报道了山西省存在15个生理小种,其中,优势生理小种为123N号小种,该省玉米大斑病偏重发生,全省发生466.67万hm²左右,严重影响玉米产业发展^[23]。玉米大斑病菌为异宗配合真菌,有性生殖受交配型基因*MAT*控制,交配型A和a分别由*MAT1-1*和*MAT1-2*控制^[24]。有性生殖是引起大斑病菌遗传变异的原因之一。研究发现,自然界中玉米大斑病菌主要分为A、a交和Aa 3种交配型^[25]。玉米大斑病菌在不同年份以及不同地理区域间,交配型的组成和比例不同,这可能与有性生殖引起遗传变异有关^[26–27]。

本研究对2022年采自山西省玉米种植区的玉米大斑病菌病样进行分离纯化鉴定,对菌株进行生

理小种鉴定与交配型测定,明确山西省玉米大斑病生理小种和交配型结构组成情况,为进一步该病害的综合防治及抗病育种提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料

供试材料:2022年通过采集山西省11个市(30个市/区/县)的玉米大斑病病叶标样,用标本纸装好后带回实验室进行病原菌分离实验。

鉴别寄主:A619Ht1、A619Ht2、A619Ht3、A619HtN以及不含任何抗性基因的玉米自交系品种A619(均由山西农业大学玉米研究所保存)。

供试培养基,包括水琼脂培养基(WA):琼脂20 g,蒸馏水1 000 mL;马铃薯葡萄糖培养液(PD):马铃薯200 g,葡萄糖20 g,蒸馏水1 000 mL;马铃薯葡萄糖琼脂培养基(PDA):马铃薯200 g,葡萄糖20 g,琼脂20 g,蒸馏水1 000 mL。

试剂:供试2×Taq plus Master Mix、Goldview 核酸染料和TAE均购自于天根生化科技有限公司,DM2000 DNA Marker和植物基因组DNA提取试剂盒均购自于康为世纪有限公司,PCR引物均由上海生工生物工程股份有限公司合成。

1.2 实验方法

1.2.1 病原菌分离培养

采用单孢分离法^[28]从玉米大斑病病叶标样上分离病原菌,在超净工作台中,通过敲打叶片将孢子转移到水琼脂培养基中,使用简单的无菌自制针头在4倍物镜下挑取单个孢子并转移到PDA培养基上,置于25℃的恒温培养箱进行黑暗培养7 d,4℃保存菌种。同时使用PD培养液振荡培养3~5 d,进行菌丝DNA提取。经分离培养,通过形态学、显微观察及分子生物学鉴定确定为大斑病菌87株,其地理来源信息见表1,菌株编号由采集市/区/县汉语拼音首字母缩写加数字组成。

1.2.2 玉米大斑病菌DNA提取及检测

使用双层无菌纱布对振荡培养的菌液进行过滤,将菌丝挑至2 mL的无菌离心管中,加入钢珠(直径5 mm)使用超精细粉碎机进行粉碎研磨10 min后,利用植物基因组DNA提取试剂盒提取各菌株DNA,吸取1 μL样品,点样于微量核酸蛋白浓度测定仪测定OD₂₆₀/OD₂₈₀,分析其浓度与纯度,-20℃保存备用。

1.2.3 生理小种鉴定

鉴别寄主种植:选择无虫害无机械损伤的鉴别寄主种子,25℃黑暗条件下催芽2 d,将萌芽后的种

子播种于直径约为 15 cm 的花盆中,每盆播种 5 粒种子,出苗后留苗 3 株待接种。

孢子悬浮液制备:将纯化好的玉米大斑病菌菌株转接至 PDA 培养基上,置于 25 ℃ 恒温培养箱中黑暗条件下培养 7~10 d。用无菌水清洗培养皿中的菌落,并用双层纱布过滤,配置成 10⁵~10⁶ 个/mL 的孢子悬浮液。为了提高分生孢子悬浮液在叶片表面的黏附力,向悬浮液中加入吐温-20 使其终浓度为 0.1%。

接种:待鉴别寄主长至 4~6 叶期时,使用手持式喷雾器将孢子悬浮液接种于鉴别寄主植株上,接种完成后的植株分别用透明塑料布单独罩住,避免

交叉污染,每个处理 3 次重复,在 25~28 ℃ 的条件下培养 48 h 后,转移到温室中正常管理。在接种 14 d 后,检查鉴别寄主叶片病斑反应类型。

鉴定标准:病斑反应类型包括两种,其中,褪绿斑(R 型)表现为发病初形成水渍状黄绿色的小斑点,中期为中间褐色、边缘黄色晕圈梭型病斑,此类病斑出现早,扩展慢;萎蔫斑(S 型)表现为发病初期为灰绿色水浸状病斑,中期为中间灰褐色、边缘无明显晕圈的梭型病斑,此类病斑出现晚,扩展快。

生理小种命名:生理小种参照刘国胜^[29]的新命名法,生理小种的毒力公式为有效抗病基因/无效抗病基因,以无效抗病基因的序号作为该小种的名称。

表 1 山西省玉米大斑病病菌分离物来源地点
Table 1 The sources location of isolates of *Setosphaeria turcica* collected form Shanxi province

地理区域 Geographical region	市/区/县 City/District/County	菌株编号 Isolate number	地理区域 Geographical region	市/区/县 City/District/County	菌株编号 Isolate number
长治市	潞州区	CLZ01-CLZ03	太原市	阳曲县	TYQ01-TYQ02
	屯留区	CTL01-CTL03		小店区	TXD01-TXD03
	上党区	CSD01-CSD02		清徐县	TQX01-TQX03
运城市	盐湖区	YYH01-YYH04	晋中市	榆次区	JYC01-JYC03
	芮城县	YRC01-YRC02		寿阳县	JSY01-JSY02
晋城市	陵川县	JLC01-JLC03		榆社县	JYS01-JYS03
	泽州县	JZZ01-JZZ03	忻州市	昔阳县	JXY01-JXY04
	高平市	JGP01-JGP02		原平市	XYP01-XYP04
临汾市	洪洞县	LHT01-LHT03		忻府区	XXF01-XXF03
	侯马市	LHM01-LHM03	大同市	崞岚县	XKL01-XKL04
	尧都区	LYD01-LYD04		浑源县	DHY01-DHY03
阳泉市	孟 县	YYX01-YYX03		左云县	DZY01-DZY03
	郊 区	YJQ01-YJQ03	朔州市	山阴县	SSY01-SSY02
吕梁市	兴 县	LXX01-LXX02		朔城区	SSC01-SSC03
	汾阳市	LFY01-LFY03		应 县	SYX01-SYX03

1.2.4 交配型分子鉴定

以提取的 DNA 为模板,参照张泗举^[30]提出的玉米大斑病菌交配型测定引物对山西省 87 株病菌进行 PCR 扩增。A 交配型基因 *MAT1-1* 鉴定引物为 F(5'-ACAGGCTACTACATCACAATCC-3') 和 R(5'-ATAGTCGATCAATTCAGGCATG-3'),a 交配型基因 *MAT1-2* 鉴定引物为 F(5'-CGTCCGATGAACTGCTGGATC-3') 和 R(5'-ACGCAGGTGTTCTTCTTTTCGC-3')。PCR 反应体系(20 μL):2×Power Taq PCR Master Mix, 10 μL;上游引物 1 μL;下游引物 1 μL;DNA 模板 1 μL;ddH₂O 补足至 20 μL。A 交配型 PCR 反应程序:95 ℃ 预变性 5 min;94 ℃ 变性 1 min,55 ℃ 退火 35 s,70 ℃ 延伸 90 s,37 个循环;70 ℃ 最终延伸 10 min;4 ℃ 保存产物。a 交配型 PCR 反应程序:95 ℃ 预变性

5 min;94 ℃ 变性 1 min,53 ℃ 退火 40 s,72 ℃ 延伸 45 s,37 个循环;72 ℃ 最终延伸 10 min;4 ℃ 保存产物。PCR 扩增产物经 1.0%(w/v)琼脂糖凝胶电泳检测,根据扩增条带有无及大小确定交配类型。

2 结果与分析

2.1 玉米大斑病菌生理小种鉴定结果

生理小种鉴定结果显示,山西省玉米大斑病菌共包括 13 个生理小种,分别为 0、1、N、13、23、1N、2N、3N、123、12N、13N、23N、123N 号生理小种。其中,123N 为山西的优势生理小种,占比为 22.99%;N 为次优势生理小种,占比为 16.09%;1N 和 13N 号生理小种的占比均为 10.34%;其余生理小种占比均低于 10%(表 2)。

表2 山西省玉米大斑病菌生理小种组成及频率
Table 2 Composition and frequency of physiological race of *Setosphaeria turcica* in Shanxi province

生理小种 Physiological race	反应型 Reactive type				菌株数量(株) No. of isolates	频率(%) Frequency
	Ht1	Ht2	Ht3	HtN		
0	R	R	R	R	6	6.90
1	S	R	R	R	1	1.15
N	R	R	R	S	14	16.09
13	S	R	S	R	2	2.30
23	R	S	S	R	2	2.30
1N	S	R	R	S	9	10.34
2N	R	S	R	S	7	8.05
3N	R	R	S	S	5	5.75
123	S	S	S	R	1	1.15
12N	S	S	R	S	7	8.05
13N	S	R	S	S	9	10.34
23N	R	S	S	S	4	4.60
123N	S	S	S	S	20	22.99
总 计	-	-	-	-	87	100.00

2.2 不同地理区域玉米大斑病菌生理小种结构组成及毒性频率分析

根据各市在山西省的分布位置将采集病害标样地点划分为3不同地理区域,分别为晋南地区(包括长治市、运城市、晋城市 and 临汾市)、晋中地区(包括阳泉市、吕梁市、晋中市和太原市)和晋北地区(包括忻州市、朔州市和大同市)。对不同地理区域玉米大斑病菌生理小种的组成情况进行分析(表3),结果表明,晋南地区生理小种的组成情况最复杂,存在12

个生理小种,出现频率较高的是123N(25.0%)、3N(12.5%)和13N(12.5%)号生理小种;晋北地区生理小种组成情况次之,存在10个生理小种,出现频率较高的是123N(28.0%)、N(16.0%)和13N(16.0%)号生理小种;晋中地区的生理小种组成情况最少,存在9个生理小种,出现频率较高的是N(26.7%)和123N(16.7%)号生理小种,其次是1N(13.3%)和12N(13.3%)号生理小种。1号和123号生理小种仅在晋南和晋北地区被鉴定到;与晋南和晋北地区相比,13和23N

表3 山西省不同地理区域玉米大斑病菌生理小种组成
Table 3 Physiological races composition of *Setosphaeria turcica* in different geographical regions of Shanxi province 株

地理区域 Geographical region		各生理小种菌株数量 Number of isolates of each physiological race													总 数 Sum
		0	1	N	13	23	1N	2N	3N	123	12N	13N	23N	123N	
晋南地区	长治市	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2	3	1	8
	运城市	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	2	0	1	6
	晋城市	2	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	3	8
	临汾市	0	1	1	0	0	2	1	2	0	0	0	0	3	10
	总 计	2	1	2	1	1	3	2	4	0	1	4	3	8	32
晋中地区	阳泉市	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	2	6
	吕梁市	0	0	0	0	0	2	2	0	0	1	0	0	0	5
	晋中市	0	0	5	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	11
	太原市	3	0	2	0	1	0	0	1	0	2	0	0	2	8
	总 计	3	0	8	0	1	4	3	1	0	4	1	0	5	30
晋北地区	忻州市	0	0	2	1	0	0	2	0	1	1	1	0	3	11
	大同市	1	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	2	6
	朔州市	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	3	1	2	8
	总 计	1	0	4	1	0	2	2	0	1	2	4	1	7	25

号生理小种未在晋中地区鉴定到;与晋南和晋中地区相比,23和3N号生理小种未在晋北地区鉴定到。

根据毒力公式对87株玉米大斑病菌进行毒性频率分析可知(表4),从所有区域来看,菌株对抗性基因 *HtN* 的毒性频率最高,为86.21%;对 *Ht2* 的毒性频率最低,为47.13%。进行毒力分析发现,各区域

均鉴定出对 *Ht1*、*Ht2*、*Ht3* 和 *HtN* 基因有毒力的菌株。晋南地区和晋北地区对 *Ht2* 的毒性频率最低,晋中地区对 *Ht3* 的毒性频率明显低于其他两个地区,说明山西省不同地理区域的玉米大斑病菌优势种群有所差异,为该地区玉米抗病品种的种植和推广提供科学依据。

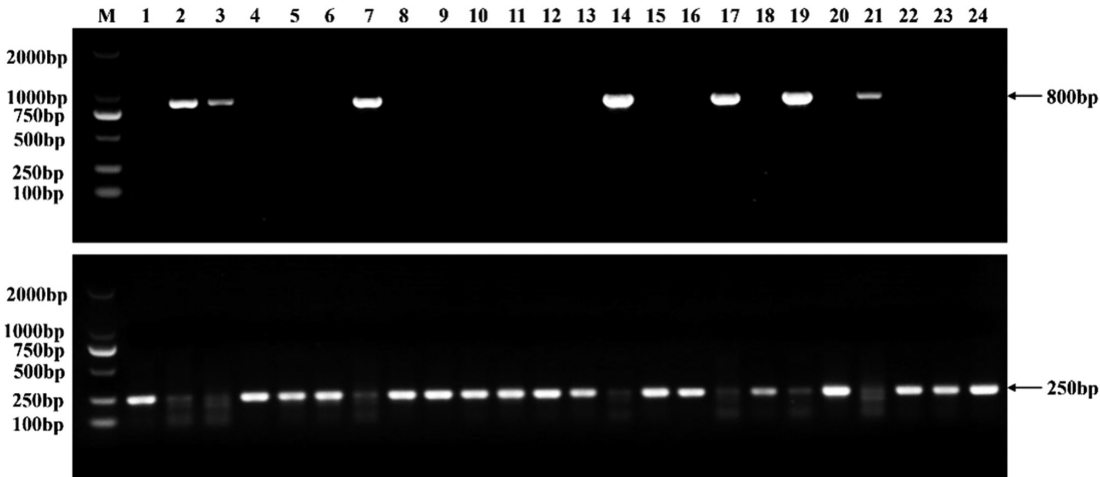
表4 山西省不同地理区域玉米大斑病菌对 *Ht* 抗性基因的毒性频率
Table 4 Virulence frequency of *Ht* resistance genes with *Setosphaeria turcica* in different geographical region of Shanxi province

地理区域 Geographical region	无毒频率(%) Avirulence frequency	每种 <i>Ht</i> 基因的毒力频率(%) Virulence frequency of each <i>Ht</i> gene				菌株数量(株) No. of isolates
		<i>Ht1</i>	<i>Ht2</i>	<i>Ht3</i>	<i>HtN</i>	
晋南地区	2.30	56.25	46.88	65.63	84.38	32
晋中地区	3.45	46.67	43.33	26.67	86.67	30
晋北地区	1.15	68.00	52.00	56.00	88.00	25
所有区域	6.90	56.32	47.13	49.43	86.21	87

2.3 山西玉米大斑病菌交配型结构组成

交配型测定结果显示,菌株扩增出250 bp左右的条带为a交配型,扩增出800 bp左右的条带为A

交配型,能同时扩增出以上两个条带为Aa交配型(图1)。



注:M表示DNA分子量标准;泳道1~3表示CLZ01~CLZ03;泳道4~6表示LFY01~LFY03;泳道7~8表示YYH01~YYH02;泳道9~12表示XKL01~XKL04;泳道13~15表示SYX01~SYX03;泳道16~18表示LHM01~LHM03;泳道19~21表示YYX01~YYX03;泳道22~24表示TQX01~TQX03。
Note: M, DL2000 Marker; Lane 1-3, CLZ01-CLZ03; Lane4-6, LFY01-LFY03; Lane7-8, YYH01-YYH02; Lane9-12, XKL01-XKL04; 13-15, SYX01-SYX03; Lane16-18, LHM01-LHM03; Lane9-21, YYX01-YYX03; Lane22-24, TQX01-TQX03.

图1 部分供试菌株交配型基因 *MAT1-1* 和 *MAT1-2* 电泳图谱
Fig.1 The electrophoresis results of mating type genes *MAT1-1* and *MAT1-2* of some rested isolates

对山西省87个菌株进行交配型测定统计结果显示(表5),A交配型共有38株,占总数的43.68%;a交配型共有45株,占总数的51.72%;Aa交配型最少,仅占总数的4.60%。A交配型和a交配型的比例接近于1:1。

3 结论与讨论

大斑病是影响玉米产量的主要病害之一,通过选育和种植抗病品种是减少该病害发生的重要措施之一。近年来,由于生理小种发生变异,我国东华北

表5 山西省不同地理区域玉米大斑病菌交配型测定

Table 5 Mating type determination of *Setosphaeria turcica* in different geographical region of Shanxi province

地理区域 Geographical region	菌株数量(株) No. of isolates	交配类型 Mating type		
		A	a	Aa
晋南地区	32	16(50.00%)	15(46.87%)	1(3.13%)
晋中地区	30	12(40.00%)	16(53.33%)	2(6.67%)
晋北地区	25	10(40.00%)	14(56.00%)	1(4.00%)
所有区域	87	38(43.68%)	45(51.72%)	4(4.60%)

注:表中括号内数值为交配类型占该地区的频率。
Note: The values in parentheses in the table represent the frequency of mating types in the respective region.

和西南地区陆续报道了16个生理小种^[31-35],而西北地区出现的小种数量相对较少,仅被报道了12个生理小种^[36-38]。目前,我国玉米产区的玉米大斑病菌优势生理小种主要以0号和1号小种为主^[39-40],在个别年份优势生理小种出现差异,2007-2009年,123N号为云贵地区优势生理小种;2017-2018年,123N号为山西省优势生理小种。本研究发现,123N号为山西省优势生理小种,且频率有所提升,同时鉴定的生理小种种类也有差异,表明山西省大斑病菌生理小种类型在持续发生变异。

新的生理小种及优势小种的改变都会加重大斑病的暴发^[41]。我国东华北地区在2006年报道了12号和123号等新生理小种,2007-2009年主栽品种的抗性由100%降至40%^[42]。2012年报道13N为优势生理小种^[43],2012-2014年主栽品种抗性由75%降至65%^[44-45]。2010年西南地区优势生理小种以0号为主,该地区主栽品种在2010-2020年对玉米大斑病的抗病(高抗、抗、中抗)由60.00%上升至84.80%^[46-47]。2013年西北地区优势生理小种以0号和1号为主,该地区主栽品种在2013-2017年对玉米大斑病的抗病(高抗、抗、中抗)由73.3%上升至82.22%^[48]。我国西南西北地区主栽品种抗性均呈上升趋势,这种现象可能是由于玉米产区中小种未出现明显分化有关,另一方面可能与主栽品种携带较强的抗性基因有关。

本研究中,通过对87株菌株进行检测,发现山西省大斑病菌存在A、a、Aa 3种交配型,其中A交配型与a交配型比例接近于1:1。以上数据表明,不同地区大斑病菌交配型的组成及比例存在差异,这种差异可能是由于各地区病原菌发生了有性生殖,导致遗传变异加剧的原因,还有可能受菌株数量的影响。本研究所采用的菌株相对较少,在今后应加大采样数量,更全面了解山西省玉米大斑病菌的交配型分布及比例。

参考文献:

[1] 浦子钢. 玉米抗大斑病育种研究现状[J]. 黑龙江农业科学, 2010(11): 129-132.
PU Z G. Study on the breeding of *Helminthosporium turcicum* resistance[J]. Heilongjiang Agricultural Sciences, 2010(11): 129-132. (in Chinese)

[2] 孙滨. 玉米大斑病的发生及其综合防控[J]. 辽宁农业科学, 2014(1): 89-90.
SUN B. Occurrence and comprehensive control of maize northern leaf blight[J]. Liaoning Agricultural Sciences, 2014(1): 89-90. (in Chinese)

[3] 刘杰, 姜玉英, 曾娟. 2012年玉米大斑病重发原因和控制对策[J]. 植物保护, 2013, 39(6): 86-90.
LIU J, JIANG Y Y, ZENG J. Analysis of northern corn leaf blight epidemic in 2012 and control countermeasures[J]. Plant Protection, 2013, 39(6): 86-90. (in Chinese)

[4] 纪伟波, 何海军, 赵松涛, 等. 黑龙江玉米大斑病菌生理分化研究[J]. 玉米科学, 2010, 18(1): 128-130, 134.
JI W B, HE H J, ZHAO S T, et al. Identification of physiological races of *Setosphaeria turcica* in northeast corn region of Heilongjiang[J]. Journal of Maize Sciences, 2010, 18(1): 128-130, 134. (in Chinese)

[5] 孙德全, 李绥艳, 林红, 等. 黑龙江省玉米主要病害发生原因分析及抗病育种对策[J]. 作物杂志, 2009(2): 90-93.
SUN D Q, LI S Y, LIN H, et al. Reasons of occurrence of maize diseases and breeding strategy for disease resistance in Heilongjiang province[J]. Crops, 2009(2): 90-93. (in Chinese)

[6] 苏前富, 贾娇, 李红, 等. 玉米大斑病暴发流行对玉米产量和性状表征的影响[J]. 玉米科学, 2013, 21(6): 145-147.
SU Q F, JIA J, LI H, et al. Effect of heavy damage causes by *Exserohium turcicum* to corn yield and characteristics[J]. Journal of Maize Sciences, 2013, 21(6): 145-147. (in Chinese)

[7] 张鑫, 杨普云, 任彬元, 等. 2008-2019年东北三省玉米病虫害发生为害和防治情况分析[J]. 中国植保导刊, 2021, 41(10): 83-90, 50.
ZHANG X, YANG P Y, REN B Y, et al. Statistical analysis of the occurrence, damage, and control of corn pests in the northeast of China from 2008-2019[J]. China Plant Protection, 2021, 41(10): 83-90, 50. (in Chinese)

[8] 赵书文, 杨秀林, 郭东. 玉米大斑病的流行原因与综合治理措施[J]. 中国植保导刊, 2005, 25(3): 10-12.

- ZHAO W S, YANG X L, GUO D. Epidemic causes of *Exserohilum turcicum* and its integrated management measures[J]. China Plant Protection, 2005, 25(3): 10–12. (in Chinese)
- [9] 贾玉芳. 昔阳县玉米大斑病发生情况及综合防治技术[J]. 农村经济与科技, 2013, 24(11): 34–35.
- JIA Y F. Occurrence and integrated control techniques of northern corn leaf blight in Xiyang county[J]. Rural Economy and Science–Technology, 2013, 24(11): 34–35. (in Chinese)
- [10] 杨琳娜, 李俊龙, 王文巧, 等. 玉米大斑病的发病原因分析及防治对策[J]. 种子科技, 2014, 32(5): 34–36.
- YANG L N, LI J L, WANG W Q, et al. Cause analysis and control countermeasures of maize northern leaf blight[J]. Seed Science & Technology, 2014, 32(5): 34–36. (in Chinese)
- [11] 陈淑芹, 谢义旭, 刘春潮, 等. 芮城县玉米大、小斑病的发生原因及防治对策[J]. 农业技术与装备, 2017(1): 62–63, 65.
- CHEN S Q, XIE Y X, LIU C C, et al. Corn *Exserohilum turcicum* ang *Bipolarism maydis* causes and prevention countermeasures[J]. Agricultural Technology & Equipment, 2017(1): 62–63, 65. (in Chinese)
- [12] 王建军, 杨书成, 王 燕, 等. 特用玉米品种抗大斑病鉴定与评价[J]. 安徽农业科学, 2011, 39(34): 21103–21104, 21230.
- WANG J J, YANG S C, WANG Y, et al. Identification and evaluation of particular corn hybrids with resistance against northern leaf blight[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2011, 339(34): 21103–21104, 21230. (in Chinese)
- [13] 潘顺法, 姜晶春, 马润芝, 等. 玉米大斑病防治研究[J]. 中国农业科学, 1980(3): 78–84.
- PAN S F, JIANG J C, MA R Z, et al. Studies on control of the northern corn leaf blight[J]. Scientia Agriculture Sinica, 1980(3): 78–84. (in Chinese)
- [14] 段灿星, 董怀玉, 李 晓, 等. 玉米种质资源大规模多年多点多病害的自然发病抗性鉴定[J]. 作物学报, 2020, 46(8): 1135–1145.
- DUAN C X, DONG H Y, LI X, et al. A large-scale screening of maize germplasm for resistance to multiple diseases in multiplot demonstration for several years under natural condition[J]. Acta Agronomica Sinica, 2020, 46(8): 1135–1145. (in Chinese)
- [15] 郑 飞, 崔亚坤, 王 森, 等. 玉米大斑病抗性育种研究进展与展望[J]. 安徽农业科学, 2018, 46(4): 15–18.
- ZHENG F, CUI Y K, WANG S, et al. Research progress ang forecast of maize resistance breeding to leaf blight[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2018, 46(4): 15–18. (in Chinese)
- [16] 孙淑琴, 温雷蕾, 董金泉. 玉米大斑病菌的生理小种及交配型测定[J]. 玉米科学, 2005, 13(4): 112–113, 123.
- SUN S Q, WEN L L, DONG J G. Identification of the physiological races and mating type of *Exserohilum turcicum*[J]. Journal of Maize Sciences, 2005, 13(4): 112–113, 123. (in Chinese)
- [17] 杨耿斌. 我国玉米大斑病生理小种动态与抗玉米大斑病材料筛选[J]. 农业科技通讯, 2014(6): 35–37.
- YANG G B. Physiological races dynamics of northern corn leaf blight and screening of resistant northern corn leaf blight materials in China[J]. Bulletin of Agricultural Science and Technology, 2014 (6): 35–37. (in Chinese)
- [18] 王晓鸣, 晋齐鸣, 石 洁, 等. 玉米病害发生现状与推广品种抗性对未来病害发展的影响[J]. 植物病理学报, 2006, 36(1): 1–11.
- WANG X M, JIN Q M, SHI J, et al. The status of maize diseases and the possible effect of variety resistance disease occurrence in the future[J]. Acta Phytopathologica Sinica, 2006, 36(1): 1–11. (in Chinese)
- [19] 隗 爽. 玉米抗大斑病 *Ht* 基因标记研究与山西省大斑病菌小种鉴定[D]. 北京: 中国农业科学院, 2009.
- [20] 常 鹏, 赵书文, 郭东东. 忻定盆地玉米大斑病发生规律与发生趋势预测[J]. 植物医生, 2015, 28(2): 9–10.
- CHANG P, ZHAO W S, GUO D D. Occurrence regularity and trend prediction of northern corn leaf blight in Xinding Basin[J]. Plant Health and Medicine, 2015, 28(2): 9–10. (in Chinese)
- [21] 张治家, 张 红, 杜慧平. 玉米品种对山西各地区大斑病生理小种抗性初探[J]. 天津农业科学, 2013, 19(6): 56–60.
- ZHANG Z J, ZHANG H, DU H P. Preliminary study on corn varieties for corn leaf blight resistance of physiological in Shanxi regions [J]. Tianjin Agricultural Sciences, 2013, 19(6): 56–60. (in Chinese)
- [22] 吉 佩. 山西玉米大斑病菌生理小种鉴定及苗期抗性评价体系建立[D]. 晋中: 山西农业大学, 2022.
- [23] 晋中市农业农村局. 山西省2018年农作物主要病虫发生趋势预报[DB/OL]. [2018–01–12]. https://nyncj.sxjz.gov.cn/njfw/content_217472.
- [24] 郭丽媛, 贾 慧, 曹志艳, 等. 玉米大斑病菌有性杂交后代的交配型与寄生适合度分化[J]. 中国农业科学, 2013, 46(19): 4058–4065.
- GUO L Y, JIA H, CAO Z Y, et al. Analysis on mating type and parasitic fitness diversity in sexual hybridization offsprings of *Setosphaeria turcica*[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2013, 46(19): 4058–4065. (in Chinese)
- [25] 杨贝贝, 杨 阳, 戴冬青, 等. 玉米大斑病菌交配型基因 *StMAT1-1* 和 *StMAT1-2* 表达与转录活性分析[J]. 农业生物技术学报, 2021, 29(4): 764–771.
- YANG B B, YANG Y, DAI D Q, et al. Expression and transcriptional activity analysis of mating type genes *StMAT1-1* and *StMAT1-2* in *Setosphaeria turcica*[J]. Journal of Agricultural Biotechnology, 2021, 29(4): 764–771. (in Chinese)
- [26] 王利智, 康志钰, 吴景芝, 等. 云南省玉米大斑病菌生理小种的鉴定及交配型分析[J]. 华中农业大学学报, 2011, 30(2): 187–192.
- WANG L Z, KANG Z Y, WU J Z, et al. Identification of physiological race and analysis of mating type of *Exserohilum turcicum* in Yunnan province[J]. Journal of Huazhong Agricultural University, 2011, 30(2): 187–192. (in Chinese)
- [27] 戴冬青, 王绍新, 刘 宁, 等. 玉米大斑病菌交配型组成鉴定及其有性生殖条件优化[J]. 植物保护学报, 2019, 46(3): 634–641.
- DAI D Q, WANG S X, LIU N, et al. Identification of mating type and optimization of sexual reproduction conditions of northern leaf blight fungus *Setosphaeria turcica*[J]. Journal of Plant Protection, 2019, 46(3): 634–641. (in Chinese)
- [28] 高金欣, 高增贵, 张小飞, 等. 一种简捷的玉米大斑病菌单孢分离方法[J]. 微生物学通报, 2010, 37(10): 1548–1550.

- GAO J X, GAO Z G, ZHANG X F, et al. A simple and feasible method for single-spore isolation of *Exserohilum turcicum*[J]. Microbiology China, 2010, 37(10): 1548–1550. (in Chinese)
- [29] 刘国胜,董金皋,邓有福,等. 中国玉米大斑病菌生理分化及新命名法的初步研究[J]. 植物病理学报, 1996, 26(4): 305–310.
- LIU G S, DONG J G, DENG Y F, et al. Preliminary study on physiologic specialization and new nomenclature for *Exserohilum turcicum* of corn in China[J]. Acta Phytopathologica Sinica, 1996, 26(4): 305–310. (in Chinese)
- [30] 张泗举. 玉米大斑病菌交配型基因片段的克隆与分析[D]. 保定:河北农业大学, 2008.
- [31] 苏前富,宋淑云,王巍巍,等. 吉林省玉米大斑病菌生理小种的组成变异与动态预测[J]. 玉米科学, 2008, 16(6): 123–125.
- SU Q F, SUN S Y, WANG W W, et al. The composition variation and dynamic forecast of *Exserohilum turcicum* races physiological variation in Jinlin province[J]. Journal of Maize Sciences, 2008, 16(6): 123–125. (in Chinese)
- [32] 高金欣,吕淑霞,高增贵,等. 东北地区2009年玉米大斑病菌生理小种鉴定与动态分析[J]. 玉米科学, 2011, 19(3): 138–140, 144.
- GAO J X, LÜ S X, GAO Z G, et al. Identification and dynamic analysis on physiological race of *Exserohilum turcicum* in northeastern China in 2009[J]. Journal of Maize Sciences, 2011, 19(3): 138–140, 144. (in Chinese)
- [33] 何泽民,李晚忱,王晓鸣. 云南、贵州玉米大斑病菌生理小种分化研究[J]. 植物保护, 2011, 37(2): 112–115.
- HE Z M, LI W C, WANG X M. Identification of *Setosphaeria turcica* races in Yunnan and Guizhou provinces[J]. Plant Protection, 2011, 37(2): 112–115. (in Chinese)
- [34] 王玉萍. 我国玉米大斑病病原菌变异研究[D]. 杨凌:西北农林科技大学, 2007.
- [35] 张小飞,李 晓,崔丽娜,等. 西南地区玉米大斑病菌生理小种鉴定[J]. 玉米科学, 2012, 20(4): 143–148.
- ZHANG X F, LI X, CUI L N, et al. Identification of the race of *Exserohilum turcicum* in southwest China[J]. Journal of Maize Sciences, 2012, 20(4): 143–148. (in Chinese)
- [36] 郭建国,杨凤珍,杜 蕙,等. 甘肃省玉米大斑病菌生理小种结构组成与交配型测定[J]. 植物保护, 2018, 44(6): 85–90, 106.
- GUO J G, YANG F Z, DU H, et al. Structural composition of physiological races and mating types of *Setosphaeria turcica* in Gansu[J]. Plant Protection, 2018, 44(6): 85–90, 106. (in Chinese)
- [37] 赵 辉,高增贵,张小飞,等. 我国玉米大斑病菌生理小种群动态分析[J]. 沈阳农业大学学报, 2008, 39(5): 551–555.
- ZHAO H, GAO Z G, ZHANG X F, et al. Population of physiological races of *Setosphaeria turcica* and its dynamic analysis in China [J]. Journal of Shenyang Agricultural University, 2008, 39(5): 551–555. (in Chinese)
- [38] 郭丽婕. 中国玉米大斑病菌的遗传多样性及交配型组成分析[D]. 保定:河北农业大学, 2015.
- [39] 马立功,孟庆林,石凤梅,等. 黑龙江省玉米大斑病菌生理小种组成及变化动态分析[J]. 玉米科学, 2022, 30(5): 143–148.
- MA L G, MENG Q L, SHI F M, et al. Analysis on the composition and dynamic changes of physiological races of *Exserohilum turcicum* in Heilongjiang province[J]. Journal of Maize Sciences, 2022, 30(5): 143–148. (in Chinese)
- [40] 纪莉景,栗秋生,王连生,等. 河北省玉米大斑病菌生理小种组成研究[J]. 玉米科学, 2013, 21(1): 125–127, 133.
- JI L J, LI Q S, WANG L S, et al. Composition of physiological races of *Exserohilum turcicum* in Hebei province[J]. Journal of Maize Sciences, 2013, 21(1): 125–127, 133. (in Chinese)
- [41] 周 羽,李 锋,刘显君,等. 部分青贮玉米种质资源对大斑病的抗性分析[J]. 河南农业, 2020(32): 19–21.
- ZHOU Y, LI F, LIU X J, et al. Resistance analysis of some silage maize germplasm resources to northern corn leaf blight[J]. Agriculture of Henan, 2020(32): 19–21. (in Chinese)
- [42] 于舒怡,傅俊范,周如军,等. 辽宁玉米大斑病流行监测及原因分析[J]. 湖北农业科学, 2011, 50(7): 1375–1377.
- YU S Y, FU J F, ZHOU R J, et al. Monitoring and causal analysis on epidemic of northern corn leaf blight in Liaoning province[J]. Hubei Agricultural Sciences, 2011, 50(7): 1375–1377. (in Chinese)
- [43] 杨耿斌,刘兴焱,何长安,等. 黑龙江省北部七县市玉米大斑病菌小种鉴定[J]. 中国种业, 2016(8): 51–54.
- YANG G B, LIU X Y, HE C A, et al. Identification of races of northern corn leaf blight in seven counties and cities in northern Heilongjiang province[J]. China Seed Industry, 2016(8): 51–54. (in Chinese)
- [44] 王 慧,王 翊,姜丽静,等. 黑龙江省主栽玉米品种对大斑病抗性评价[J]. 黑龙江农业科学, 2014(4): 8–10.
- WANG H, WANG Y, JIANG L J, et al. Resistance evaluation of main maize varieties for northern leaf blight in Heilongjiang province[J]. Heilongjiang Agricultural Sciences, 2014(4): 8–10. (in Chinese)
- [45] 陈晓旭,岳 辉,王作英,等. 辽宁省抗玉米大斑病骨干自交系的筛选与评价[J]. 农业科技通讯, 2016(6): 107–108.
- CHEN X X, YUE H, WANG Z Y, et al. Screening and evaluation of backbone inbred lines resistant to northern corn leaf blight in Liaoning province[J]. Bulletin of Agricultural Science and Technology, 2016(6): 107–108. (in Chinese)
- [46] 刘烨珏. 四川省主栽玉米品种对大斑病的抗性评价及大斑病菌群体结构研究[D]. 雅安:四川农业大学, 2013.
- [47] 崔丽娜,邹成佳,章振羽,等. 2020年西南玉米生产品种抗性监测[J]. 四川农业科技, 2021(9): 32–34.
- CUI L N, ZHOU C J, ZHANG Z Y, et al. Resistance monitoring of maize varieties in southwest China in 2020[J]. Sichuan Agricultural Science and Technology, 2021(9): 32–34. (in Chinese)
- [48] 陈光华,毛浓翔,林伟锋,等. 玉米大斑病品种抗病性对比试验[J]. 陕西农业科学, 2014, 60(5): 1–3.
- CHEN G H, MAO N X, LIN W F, et al. Comparative test of disease resistance of varieties with northern corn leaf blight[J]. Shaanxi Journal of Agricultural Sciences, 2014, 60(5): 1–3. (in Chinese)

(责任编辑:姜媛媛)