

· 有害生物成灾与流行机制 ·

小麦赤霉病流行成灾原因分析及防控对策探讨

马忠华* 陈云 尹燕妮

浙江大学生物技术研究所, 杭州 310058

[摘要] 近年来,小麦赤霉病在我国呈加重发生态势,严重威胁小麦的安全生产。此外,病菌产生的多种真菌毒素对人畜健康构成严重威胁。本文从气候变化、耕作制度改变、小麦品种抗性、病菌抗药性等方面,分析了赤霉病流行成灾的主要原因。在此基础上,结合当前赤霉病防控研究进展以及存在的关键科学问题,探讨病害持续绿色防控的对策建议。

[关键词] 小麦赤霉病;成灾原因;防控策略

由禾谷镰孢菌复合种(*Fusarium graminearum* complex)引起的赤霉病是小麦上一种重要的真菌病害,在世界各地均有发生,气候湿润多雨的温带地区为害尤其严重。20世纪,该病害主要发生在我国长江中下游小麦产区,常年发生面积4000万~5000万亩。2010年以来,受气候变暖、抗病品种缺乏以及秸秆大量还田等因素影响,赤霉病在长江中下游和黄淮麦区频繁流行成灾,已经成为小麦主产区重要病害。近五年,全国年均发病面积约7800万亩,约占小麦种植面积的20%,对小麦安全生产构成了严重威胁^[1]。此外,赤霉病在欧美地区也呈明显加重发生态势。2003年至今,美国国会设立专项经费,持续资助美国大小麦赤霉病倡议组织(US Wheat and Barley Scab Initiative, USWBSI),开展赤霉病及其毒素防控技术研究,力求最大限度降低病害带来的严重损失^[2]。

赤霉病不仅影响产量,赤霉菌在抵御外界各种生物和非生物胁迫时,能产生大量脱氧雪腐镰刀菌烯醇(DON)和玉米赤霉烯酮(ZEN)等真菌毒素,真菌毒素污染的小麦及其产品若被人畜食用,会引起呕吐、腹泻、流产、死胎等问题,严重危害人畜健康^[3]。因此,世界上100多个国家制定了赤霉病菌毒素的限量标准,我国农产品中DON和ZEN限量标准分别为1mg/kg和60μg/kg。中国农科院加工所真菌毒素防控团队2012年测定了长江中下游和黄淮麦区采集的84份小麦样品发现,DON毒素检出



马忠华 浙江大学农业与生物技术学院教授、博导,长期从事植物病害化学防治和真菌毒素防控研究。入选国家杰出青年科学基金、中组部“万人计划”中青年科技领军人才、农业农村部现代农业产业技术体系岗位专家和全国农业科研杰出人才、科技部中青年科技创新领军人才等荣誉称号。发表论文发表100余篇,入选

Elsevier中国高被引学者;以主要完成人获国家科技进步二等奖2项。

率为95%,毒素平均含量为3881.2μg/kg,严重超过限量标准^[4]。2017年山东省食品安全检测中心对山东市场上的100份面包和饼干样品检测发现,DON毒素检出率为95%^[5]。江苏省农科院食品安全与营养研究所监测发现,2010、2012、2015和2016年我国多个主产省小麦样品中DON毒素超标率问题比较严重^[6]。近年来,镰刀菌毒素污染问题已经引起有关部门高度重视。为此,加强赤霉病成灾机理及防控技术研究,对保证我国粮食丰收和农产品质量安全具有重要意义。

1 小麦赤霉病流行成灾的主要因素

1.1 温湿型气候有利于病害流行成灾

小麦赤霉病是典型的温湿气候型重大流行性病害,小麦抽穗扬花期的高温高湿天气特别容易导致病害爆发成灾。受全球气候变暖、雨区北移、小麦播种推迟等因素影响,长江中下游和黄淮麦区小麦抽

穗扬花期遇到接连阴雨天气的概率明显增加^[7]。此外,高产密植栽培导致田间密闭、寡照,雾霾和结露也增加了田间湿度,为病害流行成灾创造了有利的小气候条件。

1.2 高产优质抗病品种缺乏

目前,除长江中下游麦区种植的扬麦、宁麦、镇麦等一些春性品种有较好的抗病性之外,我国大部分麦区种植的品种对赤霉病缺乏抗病性。此外,受品种特性的限制,扬麦、宁麦等品种在淮河以北地区不能种植,因此,生产上缺乏兼具优质、高产、抗病的优良品种^[8]。近年来,在国家自然科学基金、国家小麦产业技术体系和重点研发计划的支持下,黄淮小麦主产区非常重视赤霉病抗病育种工作,培育了一些优质高产的抗病材料^[9],有望在赤霉病防控中发挥积极作用。

1.3 秸秆大量还田增加了田间菌源量

秸秆还田作为改善土壤结构、增加土壤肥力的重要措施,近十年来,在我国大面积推广应用。但是,由于赤霉病在还田的秸秆上能够大量生长繁殖,秸秆还田导致田间病菌菌源量显著增加,加重病害流行成灾的风险。赤霉病菌在自然界以腐生为主,具有高适合度和强竞争力的优势,在土壤表层及表面未腐烂的秸秆上大量繁殖,为病害暴发流行提供了充足菌源。我们连续三年对江苏省不同地区 14 个代表性田块检测发现,在没有药剂防治之前,麦穗上赤霉病菌的平均带菌率达到 40%~68%(马忠华等,未发表)。此外,2016 年安徽省小麦产业技术体系田间调查也发现,玉米秸秆还田的地块中,小麦赤霉病的病穗率是未还田对照区的 2.78 倍^[10]。可见,秸秆还田导致赤霉病菌大量积累,增加了病害流行成灾的风险。

在普遍推广秸秆还田之前,赤霉病的显症期主要集中在小麦扬花后 1~2 周,扬花结束后 20 天左右,病害症状基本稳定,病情不再加重。但随着田间菌源量不断积累,赤霉病发生规律也出现了新的变化。例如,小麦灌浆后期遇阴雨天气,病菌在麦穗上能快速生长,导致病情迅速上升。这一阶段,病菌难以侵入到已经灌浆的小麦籽粒内部,而是主要在麦穗和籽粒表面以腐生状态生长,并能产生大量毒素。灌浆后期,病菌感染不会引起小麦籽粒严重干瘪,收割机在收割小麦时,难以去除这部分被病菌感染的籽粒,更容易导致毒素污染超标问题。

此外,由于赤霉病菌不仅侵染小麦,也可以侵染

水稻、玉米等作物,引起水稻和玉米的穗腐。近年来,赤霉病菌在田间大量繁殖和积累,由此引起的玉米和水稻穗腐问题也逐渐加重,值得重视。

1.4 病菌抗药性影响药剂防治效果

目前,多菌灵、戊唑醇和氰烯菌酯等几种杀菌剂是我国防治赤霉病的主要药剂。自 20 世纪 70 年代后期以来,多菌灵及其复配药剂被广泛用于防治小麦赤霉病,但由于长期使用,江苏、安徽和河南南部等地区已经普遍出现该药剂的抗性菌株,不少县市抗性菌株的比例超过 20%,严重影响药剂的防治效果。因此,抗药性严重的地区,应停止使用多菌灵及其复配药剂防治赤霉病,换用氰烯菌酯、氟唑菌酰胺、戊唑醇等不同作用机理药剂,并且严格限制每类药剂的使用次数。全国农技中心联合相关专家监测还发现,2019 年江苏、安徽、山东、河南、湖北等地都出现了低频率的戊唑醇抗性菌株^[11]。因此,上述地区应加强病菌抗药性监测,及时了解病菌抗药性的发生发展情况,科学选用药剂,保证防治效果。

2 赤霉病菌在田间强竞争力的生物学机理

2.1 病菌生长繁殖快

与大多数腐生真菌或以腐生为主的致病真菌相比,赤霉病菌生长繁殖速度快。在营养条件适宜的情况下,该病菌菌丝的生长速率可以达到 0.8 mm/h。此外,秸秆还田使得大量未腐熟的秸秆残留在土壤表面,为赤霉病菌的有性繁殖提供大量基质。调研发现,由于玉米秸秆比水稻秸秆更不容易腐烂,赤霉病菌在玉米秸秆上产生的子囊壳数量比在水稻秸秆上多 140%~180%。

2.2 病菌产生的多种色素提高了病菌的抗逆性

在自然界中,赤霉病菌菌丝中可以产生大量的粉红色和黄色的镰刀菌素,病菌的子囊壳中也产生大量的黑色素,这些色素能很好地保护病菌抵抗紫外线的损害。最近研究还发现,镰刀菌素不但对果蝇等多种昆虫有直接的毒害作用,而且,通过色素颜色的趋避作用,抵御多种昆虫对病菌的取食和危害,进而提高病菌在自然环境下的适合度^[12]。

2.3 病菌产生的多种毒素增强了病菌在自然界的竞争力

赤霉病菌能够产生包括 DON、ZEN 在内的多种真菌毒素,DON 能够抑制生物体的蛋白合成。部分毒素不仅对人畜有害,也是病菌侵染植物的重要

致病因子^[13]。DON毒素合成缺失的病菌突变体虽然能够侵染小穗,但不能在穗轴中扩展^[14]。比较基因组研究发现,赤霉病菌含有67个潜在的次生代谢基因簇,多于大多数病原真菌^[15]。病菌产生的大量次生代谢物质,如DON、Culmorin和Aurofusarin等具有抑菌活性,能显著改变植物的微生物群落,形成更有利于病菌生长和繁殖的微生态环境^[16]。

目前,国内外对DON毒素合成调控开展了大量研究,明确了参与毒素合成的酶由15个TRI基因编码。TRI5基因编码单端孢霉烯合酶,负责单端孢霉烯生物合成的第一步,即催化焦磷酸法尼脂(farnesyl pyrophosphate, FPP)转化为单端孢霉二烯(trichodiene, TDN)。随后,单端孢霉二烯顺次被Tri4、Tri101、Tri11和Tri3催化转变为丽赤壳菌素(calonectrin, CAL)。TRI4编码了一个多功能的细胞色素P450单氧化酶,在毒素生物合成过程中负责四步氧化反应,丽赤壳菌素在Tri4的催化下在7-和8-位加氧形成两个羟基,然后形成3,15-diADON,再由TRI8编码的分泌型酯酶催化,水解去掉3或者15位的乙酰基形成3-ADON或15-ADON,最后在酯酶的催化下,形成DON^[17]。

自从2007年Kistler等人在Nature公布赤霉病菌基因组序列以来,中国、美国、日本、韩国以及欧洲等多个团队对赤霉病菌毒素合成调控机制开展了一系列研究,明确毒素合成基因簇及其相关基因的主要功能;发现多种生物和非生物因子,包括pH、碳源、氮源、光照和植物叶表微生态等对毒素合成有重要的调控作用;系统解析了蛋白激酶、磷酸酶和转录因子的生物学功能,明确了cAMP、HOG等信号途径在赤霉病菌毒素合成中的作用;解析了组蛋白甲基化、乙酰化等表观遗传修饰对赤霉病菌毒素合成的调控机理^[18-21]。生防菌绿针假单胞菌株ZJU60能够分泌抑菌活性物质吩嗪-1-甲酰胺,该活性物质能与赤霉病菌组蛋白乙酰转移酶结合并抑制其活性,降低组蛋白的乙酰化修饰水平,从而抑制毒素合成基因的表达,进而抑制病菌毒素合成^[22]。

近来研究还发现,在DON毒素合成过程中,病菌的肌球蛋白FgMyoI与细胞骨架蛋白Actin互动并提供机械动力,重塑核周内质网形成球状、产DON毒素的特殊“细胞器”,称之为DON毒素体(DON-Toxisome)^[23]。参与DON毒素合成的催化酶主要定位在毒素体上。FgMyoI还能与核糖体蛋白FgAsc1互动,调控TRI基因的表达。有趣的

是,新型杀菌剂氰烯菌酯通过作用于FgMyoI,进而抑制DON毒素体形成,使得病菌不能合成毒素^[24]。相关研究结果为毒素防控提供了新思路和新策略。

2.4 病菌拥有丰富的ABC转运蛋白有助于其抵抗环境胁迫

ABC(ATP-binding cassette)转运蛋白通常含有ATP结合结构域和跨膜结构域,将细胞内的致病因子、外源有毒化合物、重金属等,通过主动运输的方式泵出胞外。多数真菌基因组中存在30~45个ABC转运蛋白的编码基因,而赤霉病菌中含有62个ABC转运蛋白,丰富的ABC转运蛋白在病菌抵抗各种胁迫时起重要作用^[25]。例如,赤霉病菌中ABC转运蛋白FgAtm1有助于病菌抵抗高铁胁迫。FgAtm1缺失导致病菌细胞内铁积累,破坏铁的动态平衡,使得菌体不能正常生长。进一步研究发现,FgAtm1缺失导致细胞质中铁硫蛋白亚硝酸还原酶和黄嘌呤脱氢酶酶活降低,激活转录因子FgAreA,而FgAreA可以结合铁转录因子FgHapX启动子区,进而正向调控FgHapX转录,被激活的FgHapX起转录抑制子作用,抑制铁利用基因的表达;此外,FgHapX通过抑制另一个转录抑制子FgSreA达到激活铁吸收基因表达。因此,FgAtm1通过转录因子级联调控病菌体内铁动态平衡,使得病菌在水稻-小麦轮作生态区,适应水田环境下高铁胁迫的环境^[25]。

3 小麦赤霉病防控策略探讨

在今后较长的一段时间里,小麦赤霉病在我国仍将维持高频率流行态势。因此,从长远来看,必须在种植结构调整、抗病品种选育、高效防病抑毒药剂创制、绿色生态调控技术研发等方面取得突破,才能实现病害持续绿色防控。

3.1 加强抗病品种的培育和推广应用

抗病品种选育和合理布局是控制小麦赤霉病的根本措施。近十多年来,针对小麦抗侵染、抗扩展和低毒素积累,发现了200多个与赤霉病抗性相关的数量性状位点(QTL),尽管大部分位点对赤霉病抗性的贡献比较低,但以我国高抗赤霉病品种“望水白”和“苏麦3号”为研究材料,已经克隆到Fhb1位点上的抗病基因,该基因编码一个富含组氨酸的钙离子结合蛋白(Histidine-rich calcium-binding protein)^[26, 27]。由于Fhb1的抗赤霉病特性不仅存

在剂量效应, 在一些品种中还受到抑制因子的影响。因此, 深入解析 Fhb1 抗赤霉病的分子机制及其抗病效应的主要抑制因子, 为 Fhb1 基因的有效利用提供技术支撑。

此外, 针对高抗赤霉病的小麦种质资源缺乏、抗性材料的遗传背景狭窄、农艺性状较差等问题, 国内外已开展小麦近缘植物的抗赤霉病资源发掘, 拓展小麦抗赤霉病资源的遗传基础。目前, 已发现在普通小麦近缘种属中, 大赖草、偃麦草、纤毛鹅观草、鹅观草等植物中存在一些抗赤霉病种质资源。最近, 山东农业大学科研团队从小麦近缘植物长穗偃麦草中克隆到抗赤霉病的新基因 Fhb7, 该基因编码一种谷胱甘肽转移酶(GST), 通过脱环氧化作用去除禾谷镰刀菌侵染时产生的毒素, 从而赋予长穗偃麦草对赤霉病的抗性。此外, Fhb7 基因导入不同小麦栽培品种中均能显著提高其对赤霉病和茎基腐病的抗性, 并且不会造成产量损失, 为小麦抗赤霉病育种提供了一个重要的基因资源^[28]。

今后一段时间, 进一步加强赤霉病抗病基因的筛选、精细定位和实际效应评价将是赤霉病抗病育种的重要内容。高质量小麦基因组的发布以及数千个不同品种的重测序数据, 为赤霉病抗病基因的克隆提供了有利条件^[29], 而且, 高通量表型组平台的构建和利用, 有助于精准评价多个 QTL 位点重组效应^[30], 将对赤霉病抗病育种产生重要的影响。

在品种推广应用方面, 需要实施相同生态区域主推品种和搭配品种相对统一, 解决品种“多、乱、杂”现象。此外, 需要进一步优化小麦生产布局, 在稳定主产区小麦种植面积基础上, 积极引导病害流行频率高的沿江地区, 改种油菜、蔬菜、绿肥等作物, 或实施间隙休耕, 降低病害流行风险。

3.2 完善秸秆还田技术

秸秆粗放还田使得大量未腐熟的秸秆残留在土壤表面, 非常有利于赤霉病菌的生长繁殖。因此, 应加大秸秆饲料化、能源化、基料化和原料化利用的比例, 适当减少还田的秸秆量。在推行秸秆还田时, 应制订并实施秸秆机械化还田作业标准, 结合秸秆腐熟还田、堆沤还田、生物反应堆等措施, 加快秸秆腐熟分解, 降低赤霉病菌菌源基数。

还田秸秆对植物和土壤微生物组产生重要影响。最近, Cobo-Diaz 等人通过元编码和共现网络相结合分析技术, 解析了大田玉米秸秆上的微生物群落及其与不同致病镰刀菌物种的互作关系,

发现具有拮抗作用的 *Sphingomonas* 属细菌以及 *Sarocladium* 和 *Epicoccum* 属真菌与致病镰刀菌 (*F. graminearum* 和 *F. avenaceum*) 呈现显著的负相关性, 表明高适应性的拮抗微生物组合有望在赤霉病防控中发挥积极作用^[31]。因此, 今后一段时间, 完善微生物核心种群的高通量筛选技术体系, 探索秸秆还田条件下农田微生物种群对病菌致病及寄主抗性的影响, 阐明微生物组中种群的协同演化规律, 构建健康麦田核心微生物种群, 可为病害生态调控提供新思路、新技术和新产品。

3.3 加强防病抑毒新药剂的研发

在赤霉病及其毒素防控方面, 研发和合理使用化学药剂是防治病害的关键措施之一。在新药剂研发方面, 发现和创制结构新颖的农药活性先导物, 构建小分子化合物库, 突破靶向农药智能设计与合成前沿技术, 创制特安全、超高效、低抗性风险的既防治病害又抑制毒素的绿色小分子农药, 是防治赤霉病药剂研发的努力方向。

目前, 除常规化学农药之外, 利用 RNA 干扰技术开发的小 RNA 农药, 受到越来越多的关注。小 RNA 农药通过特异结合靶标生物中特定 mRNA, 从而干扰靶标生物的正常生长及其对寄主植物的危害。但是, 小 RNA 在自然界中的不稳定性是制约小 RNA 农药研发重要的瓶颈^[32]。近来, 澳大利亚昆士兰大学开发了农用 RNA 喷剂 (BioClay), 将针对黄瓜花叶病毒 (CMV) 的双链小 RNA 分子与黏土纳米颗粒紧密结合, 使双链小 RNA 分子在植物叶面长时间滞留并缓慢释放; 喷药后 20 天内, 仍然有效保护植物免受病毒侵染^[33]。该技术为小 RNA 的商业化开发带来曙光。在防治赤霉病的小 RNA 农药探索方面, 国内外多个研究团队已经鉴定了一批控制赤霉病菌生长、致病和毒素合成的关键基因^[18-21], 且通过寄主诱导的基因沉默技术, 验证了小 RNA 能够有效沉默病菌靶标基因^[34-36]。因此, 随着小 RNA 农药研发技术的不断完善, 小 RNA 农药有望在赤霉病防控中发挥重要作用。

在药剂使用技术方面, 多年多点试验表明, 齐穗至扬花初期是药剂防治的最适时期, 病菌一旦侵染寄主后再使用药剂, 难以达到防治病害的效果。目前我国防治赤霉病的主要药剂有多菌灵、氰烯菌酯、戊唑醇、丙硫菌唑和氟唑菌酰胺等。鉴于当前长江中下游、江淮、黄淮南部等常发区, 赤霉病菌对多

菌灵已经普遍产生抗药性,因此,这些地区应避免使用多菌灵及其复配药剂防治赤霉病。此外,应优先选用耐雨水冲刷的剂型和雾滴细的高效植保机械,药剂施药时要保证有效成分和助剂的剂量,确保防病抑毒治效果。

参 考 文 献

- [1] Chen Y, Kirstle HC, Ma Z. *Fusarium graminearum* trichothecene mycotoxins: Biosynthesis, regulation, and management. *Annual Review of Phytopathology*, 2019, 57: 15—39.
- [2] McMullen M, Bergstrom G, De Wolf E, et al. A unified effort to fight an enemy of wheat and barley: *Fusarium* head blight. *Plant Disease*, 2012, 96(12): 1712—1728.
- [3] Merhej J, Richard-Forget F, Barreau C. Regulation of trichothecene biosynthesis in *Fusarium*: recent advances and new insights. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2011, 91(3): 519—528.
- [4] Selvaraj J, Zhao Y, Sangare L, et al. Limited survey of deoxynivalenol in wheat from different crop rotation fields in Yangtze-Huaihe river basin region of China. *Food Control*, 2015, 53: 151—155.
- [5] Jiang D, Chen J, Li F, et al. Deoxynivalenol and its acetyl derivatives in bread and biscuits in Shandong province of China. *Food Additives and Contaminants Part B*, 2018, 11(1): 43—48.
- [6] Qiu J, Xu J, Shi J. *Fusarium* toxins in Chinese wheat since the 1980s. *Toxins*, 2019, 11(5): e248.
- [7] 刘万才, 刘振东, 冲黄, 等. 近10年农作物主要病虫害发生危害情况的统计和分析. *植物保护*, 2016, 42(5): 1—9.
- [8] 程顺和, 张勇, 别同德, 等. 中国小麦赤霉病的危害及抗性遗传改良. *江苏农业学报*. 2012, 28(5): 938—942.
- [9] 徐婷婷, 王永军, 狄佳春, 等. 小麦抗赤霉病鉴定及其抗病基因的检测. *麦类作物学报*, 2019, 39(11): 1301—1308.
- [10] 陈云, 王建强, 杨荣明, 等. 我国小麦赤霉病发生危害形势及防控对策. *植物保护*, 2017, 43(5): 11—17.
- [11] 全国农技中心. 2019年全国农业有害生物抗药性监测报告. <https://www.natesc.org.cn/>.
- [12] Xu Y, Vinas M, Alsarrag A, et al. Bis-naphthopyrone pigments protect filamentous ascomycetes from a wide range of predators. *Nature Communications*, 2019, 10(1): e3579.
- [13] Jia LJ, Tang HY, Wang WQ, et al. A linear nonribosomal octapeptide from *Fusarium graminearum* facilitates cell-to-cell invasion of wheat. *Nature Communications*, 2019, 10(1): e922.
- [14] Kimura M, Tokai T, Takahashi-Ando N, et al. Molecular and genetic studies of *Fusarium* trichothecene biosynthesis: Pathways, genes, and evolution. *Bioscience, Biotechnology and Biochemistry*, 2007, 71(9): 2105—2123.
- [15] Kovalchuk A, Driessen AJ. Phylogenetic analysis of fungal ABC transporters. *BMC genomics*, 2010, 11: e177.
- [16] Nandhitha V, Nancy K. Mycotoxins in conversation with bacteria and fungi. *Frontiers in Microbiology*, 2019, 10: e403.
- [17] McCormick SP, Stanley AM, Stover NA, et al. Trichothecenes: from simple to complex mycotoxins. *Toxins*, 2011, 3(7): 802—814.
- [18] Wang C, Zhang S, Hou R, et al. Functional analysis of the kinome of the wheat scab fungus *Fusarium graminearum*. *PLoS Pathogens*. 2011, 7(12): e1002460.
- [19] Yun Y, Liu Z, Yin Y, et al. Functional analysis of the *Fusarium graminearum* phosphatome. *The New Phytologist*, 2015, 207(1): 119—134.
- [20] Liu H, Wang Q, He Y, et al. Genome-wide A-to-I RNA editing in fungi independent of ADAR enzymes. *Genome Research*, 2016, 26(4): 499—509.
- [21] Son H, Seo Y-S, Min K, et al. A phenome-based functional analysis of transcription factors in the cereal head blight fungus, *Fusarium graminearum*. *PLoS Pathogens*, 2011, 7(10): e1002310.
- [22] Chen Y, Wang J, Yang N, et al. Wheat microbiome bacteria can reduce virulence of a plant pathogenic fungus by altering histone acetylation. *Nature Communications*, 2018, 9(1): e3429.
- [23] Kistler HC, Broz K. Cellular compartmentalization of secondary metabolism. *Frontier in Microbiology*, 2015, 6: e68.
- [24] Tang GF, Chen Y, Xu JR, et al. The fungal myosin I is essential for *Fusarium* toxosome formation. *PLoS Pathogens*, 2018, 14(1): e1006827.
- [25] Wang Z, Ma T, Huang Y, et al. A fungal ABC transporter FgAtml regulates iron homeostasis via the transcription factor cascade FgAreA-HapX. *PLoS Pathogens*, 2019, 15(9): e1007791.

- [26] Li G, Zhou J, Jia H, et al. Mutation of a histidine-rich calcium-binding protein gene in wheat confers resistance to Fusarium head blight. *Nature Genetics*, 2019, 51(7): 1106—1112.
- [27] Su Z, Bernardo A, Tian B, et al. A deletion mutation in TaHRC confers Fhb1 resistance to Fusarium head blight in wheat. *Nature Genetics*, 2019, 51(7): 1099—1105.
- [28] Wang H, Sun S, Ge W, et al. Horizontal gene transfer of Fhb7 from fungus underlies Fusarium head blight resistance in wheat. *Science*, 2020, 368(6493): eaba5435.
- [29] Singh K, Chhuneja P, Gupta OP, et al. Shifting the limits in wheat research and breeding using a fully annotated reference genome. *Science*, 2018, 361(6403): eaar7191.
- [30] Ma Z, Xie Q, Li G, et al. Germplasms, genetics and genomics for better control of disastrous wheat Fusarium head blight. *Theoretical and Applied Genetics*, 2020, 133(5): 1541—1568.
- [31] Cobo-Diaz JF, Baroncelli R, Le Floch G, et al. Combined metabarcoding and co-occurrence network analysis to profile the bacterial, fungal and Fusarium communities and their interactions in maize stalks. *Frontiers in Microbiology*, 2019, 10: e261.
- [32] Sang H, Kim J. Advanced strategies to control plant pathogenic fungi by host? induced gene silencing (HIGS) and spray? induced gene silencing (SIGS). *Plant Biotechnology Reports*, 2020, 14: 1—8.
- [33] Mitter N, Worrall EA, Robinson KE, et al. Claynanosheets for topical delivery of RNAi for sustained protection against plant viruses. *Nature Plants*, 2017, 3: 16207.
- [34] Koch A, Kumar N, Weber L, et al. Host-induced gene silencing of cytochrome P450 lanosterol C14 alpha-demethylase-encoding genes confers strong resistance to Fusarium species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, 110(48): 19324—19329.
- [35] Cheng W, Song XS, Li HP, et al. Host-induced gene silencing of an essential chitin synthase gene confers durable resistance to Fusarium head blight and seedling blight in wheat. *Plant Biotechnology Journal*, 2015, 13(9): 1335—1345.
- [36] Wang M, Wu L, Mei Y, et al. Host-induced gene silencing of multiple genes of *Fusarium graminearum* enhances resistance to Fusarium head blight in wheat. *Plant Biotechnology Journal*, 2020, online, doi: 10.1111/pbi.13401.

Epidemiological Analysis and Management Strategies of Fusarium Head Blight of Wheat

Ma Zhonghua* Chen Yun Yin Yanni

Institute of Biotechnology, Zhejiang University, Hangzhou 310058

Abstract In the last a few years, Fusarium head blight (FHB) caused by the *Fusarium graminearum* complex has become a major threat to the wheat production in China and other countries. In addition to yield reduction, mycotoxins produced by the pathogens also pose a serious threat to human and animal health. In this review, we summary the main reasons for the epidemics of FHB including the changes in climate and farming system, the lack of resistant wheat variety and the development of fungicide resistance in the pathogen populations. Moreover, we discuss the sustainable management strategies based on the current research progresses and the key scientific questions in this disease.

Keywords fusarium head blight of wheat; epidemiological factors; management strategies

(责任编辑 齐昆鹏 吴妹)

* Corresponding Author, E-mail: zhma@zju.edu.cn