

玉米大斑病抗性育种研究进展与展望

郑飞, 崔亚坤, 王森, 袁建华* (江苏省农业科学院粮食作物研究所, 江苏南京 210015)

摘要 简述了玉米大斑病的发生情况、玉米大斑病抗性育种的研究现状, 分析了玉米大斑病抗性育种中出现的问题, 并指出未来的发展策略。
关键词 玉米; 大斑病; 育种进展
中图分类号 S513 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2018)04-0015-04

Research Progress and Forecast of Maize Resistance Breeding to Leaf Blight
ZHENG Fei, CUI Ya-kun, WANG Sen et al (Crop Institute, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing, Jiangsu 210015)
Abstract The occurrence situation of maize leaf blight and the research status of maize resistance breeding to leaf blight were briefly over-viewed. The problems in maize resistance breeding to leaf blight were analyzed. And finally, the development strategy in future was pointed.
Key words Maize; Leaf blight; Breeding progress

玉米是我国主要的粮食作物和饲料作物, 在农业生产中占有非常重要的地位。近几年, 因气候等因素的影响, 玉米大斑病频繁暴发, 严重影响玉米产量和质量。鉴于此, 笔者简述了玉米大斑病的发生情况、玉米大斑病抗性育种的研究现状, 分析了玉米大斑病抗性育种中出现的问题, 并指出未来的发展策略。

1 玉米大斑病的发生与危害

玉米大斑病又称条斑病、煤纹病、枯叶病、叶斑病等。它是由大斑凸脐蠕孢[*Exserohilum turcicum* (Pass.) Leonard et Suggs] 和有性态玉米毛球腔菌[*Setosphaeria turcica* (Luttr.) Leonard et Suggs] 引起的玉米主要病害之一, 主要危害玉米的叶片、叶鞘, 发病初期在叶片上产生长椭圆形的黄色或青灰色水浸状小斑点, 斑点沿叶脉向两端扩展呈边缘暗褐色、中央淡褐色或青灰色的梭形萎蔫斑。后期田间湿度大时, 病斑表面密生一层灰黑色霉状物, 尤以叶片背面多, 影响玉米光合积累养分, 甚至可使玉米严重减产^[1-3]。该病害自 1876 年在意大利发现以后, 快速席卷全世界^[4]。在我国, 玉米大斑病最早于 1899 年在东北三省(黑龙江、吉林、辽宁)发现^[5], 随后其他各省也开始出现。玉米大斑病多发生在冷凉地区; 除温度、湿度条件外(温度 20~28℃、相对湿度 90% 以上)^[6], 栽培条件、生态条件、环境条件、品种等也是决定其是否发生的因素^[7]。

2 国内外抗大斑病育种现状

2.1 生理小种的组成及其毒力表现 经国内外研究发现, 引起玉米大斑病的病原菌可分为 3 类: 玉米专化型(仅侵染玉米)、高粱专化型(侵染高粱、玉米、苏丹草、约翰逊草)、非专化型(可侵染玉米、高粱)。对于玉米专化型, 在世界范围内, 已鉴定出 1、2、3、4 和 5 号, 共 5 个生理小种^[8-9]; 其对应的毒力公式(有效抗性基因/无效抗性基因)分别为 *Ht1*、*Ht2*、*Ht3*、*HtN*/0, *Ht2*、*Ht3*、*HtN*/*Ht1*, *Ht1*、*HtN*/*Ht2*、*Ht3*,

Ht1/*Ht2*、*Ht3*、*HtN*, *Ht1*、*Ht3*/*Ht2*、*HtN*^[9-10](表 1)。因采用 1989 年 Leonard 等提出的新生理小种命名系统^[11], 其命名略有改变。目前, 我国已报道的大斑病菌生理小种有 0、1、2、3、N、12、13、1N、23、2N、3N、12N、123N、123、23N 和 13N 共 16 个类型的生理小种^[12-16]。同时, 浦子钢等^[4]研究表明, 虽然我国玉米大斑病菌种类生理分化日趋复杂, 但 0 号和 1 号小种仍为优势小种。

表 1 世界生理小种名称及其毒力公式
Table 1 The name of physiological race and their virulence formula in the world

序号 Code	生理小种名称 Name of physio- logical race	毒力公式 Virulence formula
1	1 号	<i>Ht1</i> 、 <i>Ht2</i> 、 <i>Ht3</i> 、 <i>HtN</i> /0
2	2 号	<i>Ht2</i> 、 <i>Ht3</i> 、 <i>HtN</i> / <i>Ht1</i>
3	3 号	<i>Ht1</i> 、 <i>HtN</i> / <i>Ht2</i> 、 <i>Ht3</i>
4	4 号	<i>Ht1</i> / <i>Ht2</i> 、 <i>Ht3</i> 、 <i>HtN</i>
5	5 号	<i>Ht1</i> 、 <i>Ht3</i> / <i>Ht2</i> 、 <i>HtN</i>

2.2 抗大斑病基因的来源及其遗传特性 玉米抗大斑病的基因有 2 种来源, 即质量抗性基因和数量抗性基因:

质量抗性基因是由单显性基因控制, 包括: *Ht1*、*Ht2*、*Ht3*、*HtN*, 其中 *Ht1* 毒性频率最高, *HtN* 最低, *Ht2*、*Ht3* 毒性频率居中; 质量抗性的病斑型为褪绿斑, 质量抗性基因具有可独立遗传和累加性。数量抗性基因由多基因控制, 分布在 12 条染色体上, 数量抗性的病斑型属萎蔫斑, 抗性表现为植株叶片上的病斑数量减少。数量抗性基因具有加性和上位性^[9]。

2.3 生理小种的鉴定 将各生理小种接种到单基因寄主上, 反应若干天后根据接种叶片的病斑形状进行判断。病斑可分为 R 型和 S 型。R 型: 病斑狭长, 初为黄绿色条形斑, 后中间变褐成坏死斑, 边缘有明显、较宽的黄色晕圈, 也有的仅出现黄褐色线状斑, 称为抗性斑; S 型: 病斑初为灰绿色水浸状斑, 后扩展为梭形大斑, 灰褐色, 边缘无明显黄色晕圈, 称为萎蔫斑^[17]。其反应情况见表 2。

2.4 我国抗大斑病育种情况 20 世纪 50 年代以前, 生产上主要为农家品种, 具有较强水平的抗性。进入 20 世纪 60 年

基金项目 江苏省农业科技自主创新资金项目(2016110307)。
作者简介 郑飞(1983—), 男, 重庆人, 助理研究员, 硕士, 从事玉米遗传育种研究。* 通讯作者, 博士, 研究员, 从事玉米遗传育种工作。
收稿日期 2017-11-29

表2 我国现有生理小种及其病斑反应型

Table 2 The physiological races in China and their scab infection types

生理小种 Physiological race	反应型 Infection type			
	Ht1	Ht2	Ht3	HtN
0	R	R	R	R
1	S	R	R	R
2	R	R	S	R
3	R	R	S	R
N	R	R	R	S
12	S	S	R	R
13	S	R	S	R
1N	S	R	R	S
23	R	S	S	R
2N	R	S	R	S
3N	R	R	S	S
123	SS	S	S	R
12N	S	S	R	S
13N	S	R	S	S
23N	R	S	S	S
123N	S	S	S	S

代,主要多是双交种、三交种、多交种、地方的品种,种质基础较丰富。20 世纪 60 年代以后,出现单交种,水平抗性减弱,玉米大斑病在我国大规模流行。育种人员对基础材料进行人工接种鉴定,成功地转育出了抗甸 1 1、单 891Ht1、铁 13Ht1 等一批骨干自交系,控制了玉米大斑病的流行^[18]。20 世纪 80 年代中期,采用回交法、复合杂交、轮回选择等方法进行群体改良,育种工作者育成了 178、P138、齐 319、丹 599、沈 137、18-599 等优良自交系,玉米大斑病得到了有效控制^[19]。20 世纪 90 年代,分子生物技术被广泛应用到玉米育种的研究中,研究者对大斑病抗性基因定位,加速玉米育种进程,提高选择效果^[20]。

当前,育种人员利用生物信息技术,多颜色空间中玉米叶部病害图像图论分割方法等^[21]构建病害图像模型^[22]、图像处理技术^[23],对大斑病进行全方位的研究。以东北三省为例,生产上种植的郑单 958、丹玉系列品种、克单系列品种、东单 60、东单 80、华单 208、铁 355/307 等均对玉米大斑病有一定的抗性。在育种过程中,还发现同一品种在不同地区抗性不同,先玉 335 在辽宁省属于中抗品种,但在黑龙江则为感病品种^[17,24-25]。

3 育种中存在的问题

3.1 玉米抗大斑病品种的选育问题

在玉米抗病性育种过程中每个世代都在病圃中进行,在人工接种大斑病的条件下严格选择。玉米大斑菌有与寄主间相互作用、共同进化的复杂性。故而在玉米现有生理小种的基础上,玉米大斑病菌可能发生变更,产生新的变异类型或者在适宜条件下原已发现的生理小种成为优势小种。近年来,随着我国玉米种植面积扩大,先玉 335、郑单 958 等品种大面积单一化种植造成玉米品种对大斑病抗性不断丧失,导致该病在我国东北及黄淮海玉米产区逐年加重。

王晓鸣等采用人工接种方法对 64 份自交系和 28 份育成材料进行鉴定,结果表明抗大斑病材料为 24 份,高抗材料只有 5 份,表明自交系抗大斑病材料较少。温室试验结果表

明,当前吉林省主栽品种和后续品种对强毒力菌株引起的玉米大斑病抗性水平较低。田间人工接种处理,品种抗性表现也不容乐观^[26]。实际生产中,要根据当地的实际情况,及时调整品种布局,避免先玉 335 系列品种单一化大面积种植引起的大斑病暴发所带来的生产风险。

3.2 玉米抗大斑病生理机制的研究问题

目前,关于各优势生理小种的致病机理还有很多空白,积极研究大斑病的致病机理有利于在生物化学病害防治上提供更加高效的防治药物,创造不利于发病的环境条件。

张振铎等^[27]研究表明,枯草芽孢杆菌对玉米大斑病有一定防效,该抑菌过程主要通过 cAMP 信号转导途径发挥作用,试验再次证明枯草芽孢杆菌极具生防应用价值,符合农业可持续发展要求,值得大面积推广应用。张莹等^[28]以水杨酸(SA)为诱导因子,以玉米与玉米大斑病菌构成的亲和性互作体系为研究对象,系统研究水杨酸诱导玉米抗大斑病的效果及相关的抗病机制。该研究表明,SA 预处理能使感病品种的抗病性增强,抗病品种的抗病性变得更强,而且主要表现为病株率、病斑数目和病斑面积减小。这些基础研究为其他叶面杀菌剂在实际生产中的应用提供了理论基础。

在植物病害生物防治系统中,生防微生物的生物防治机制是关注的重点,而植物病原物如何响应并抵抗或缓解生防微生物胁迫的机制往往被忽略。解淀粉芽孢杆菌是优良生防微生物,因其具有广谱高效的抑菌特性而备受关注。田雪亮等^[29]以解淀粉芽孢杆菌和玉米大斑病菌为生防互作系统,利用 RNA-seq 技术研究玉米大斑病菌对解淀粉芽孢杆菌生防胁迫响应的分子机制。虽然目前未发现植物病原真菌对生防微生物的抗性报道,但在持续的生防微生物抑菌活性物质胁迫下,植物病原真菌可能在响应或缓解的基础上发展出对生防的抗性。该研究在转录组水平揭示的玉米大斑病菌对解淀粉芽孢杆菌生防胁迫的响应模式,为后续进一步验证抗性相关基因的功能奠定基础。

另外,对大斑病菌的深入研究也有利于玉米抗病性的研究。国外专家为了研究玉米大斑病菌的遗传多样性,开发了 13 个微卫星标记和交配型的 PCR 引物。开发的标记可用于研究玉米大斑病菌结合玉米和高粱的复制方式,对阐明种群的遗传结构和遗传多样性具有重大作用。

4 抗玉米叶斑病育种的发展策略

4.1 积极引进、筛选、改良和创造优良的抗大斑病种质资源

丰富的抗病种质资源是有效进行抗病育种的基础,我国虽有丰富的玉米种质资源,但在玉米杂交种选系,特别是在抗病组合选配中得以应用的却很少。据报道,我国现已库存玉米种质资源材料 15 900 余份,其中已入目的地方玉米品种 11 743 份,国外材料 2 000 余份。应坚持国外引进和自主选育相结合的路线,加强自主选育的力度。利用国外引进的优良抗病自交系,对我国一些高、中感大斑病,但稳产性状优良的地方血缘自交系进行抗病改良。结合各生态区的气候条件、病原菌生理小种的分布情况,兼顾各稳产性状,选育出适合该生态区的抗病自交系,做到有的放矢。在改良抗病种质过

程中,通过有计划地配置抗×感、抗×抗杂交及回交组合,对杂种1代、2代、3代及回交后代用多个生理小种进行鉴定,观察其抗病性的分离比例,并经过适合性测验后,可分析出抗病基因的显隐性、基因对数、互作方式及其在小种抗谱上的差异,用以指导选配杂交组合及后代选择。通过接种多个生理小种,选择水平抗性较好的抗病种质,保证选育的抗病种质适宜不同的生态区域,延长抗病种质的利用年限^[4]。

4.2 选择常规育种中的自交系 要培育抗病、高产的杂交种,首先应以培育抗病、配合力强的自交系入手^[10]。许多育种者主张将单基因抗性和多基因抗性二者综合在一起,前者可抑制孢子的形成,后者可减少病斑的数量,二者互相补充和加强,使玉米抗大斑病稳定而持久^[31-32]。目前育种上主要采用复合杂交、轮回选择等方法,尽可能多地把抗病单基因集中到一个自交系中,形成多质系,再组配成高水平抗性的杂交种,并注意鉴定和筛选抗源,寻求抗源的多样化,防止新的毒力更强的生理小种出现,以免仅具单基因抗性的玉米丧失抗病性^[9]。

4.3 开展抗病多基因聚合育种 品种单一化会引发病害的大流行,给生产造成严重损失,在历史上已经有过多次惨痛的教训;而且随着能克服2个,甚至3个抗性基因的生理小种的出现,寻找新的抗性基因及应用多抗基因组合品种是未来利用品种控制玉米大斑病应采取的策略^[33]。通过聚合抗病质量基因,能够在一定程度上延缓病菌毒力的变异,延长基因的利用时期。在大斑病 *Ht* 基因组合效应方面已有研究:单基因的组在病斑数、病斑大小和单位面积产孢量等方面均表现出显著的抗病作用;*Ht* 基因间具有累加效应。张培高等^[33]的研究也表明,当 *HtN* 处于杂合状态时,基因对病斑数量和病斑面积的控制效应最强。*Ht1* 处于杂合状态时,控制产孢量的效应最强。*Ht2* 处于高水平垂直抗性杂合状态下,病斑扩展控制效应最低,将抗病质量基因与抗病数量基因聚合,是未来抗病育种中更需要开展的工作。以往的研究证明,遗传背景对显性单基因的抗病作用有很大的影响,单基因抗性与多基因背景相结合,将能够使抗病性得到更全面的发挥。发展玉米多基因转化和基因聚合技术,使其具有复合性状是未来玉米转基因技术研究的明显特点。孙越等^[34]将 *cry1AcM*、*epsps*、*GAT*、*ZmPIS* 基因同时导入玉米,获得了兼抗虫、抗除草剂、抗干旱优良复合性状的转基因玉米新材料^[35]。

4.4 应用现代技术 应用分子标记、染色体原位杂交、遗传作图等技术,对玉米大斑病抗性基因进行染色体定位,数量性状基因座(QTL)分析。通过对玉米抗大斑病单基因的定位、克隆、分离及遗传转化等,将其导入当前主栽玉米品种的研究工作也在进行之中。另外,应用分子标记辅助选择(MA)S及分子标记聚合育种技术将几个抗性单基因或者主效抗性QTL基因座聚合到一个品种中,这将使玉米抗病育种进入分子水平。可见,加强玉米抗病虫的分子遗传学基础研究,把现代分子生物学技术与常规育种紧密结合^[9],随着大量抗病基因分子标记的不断发掘及精确定位,分子标记辅助选择必将在玉米大斑病抗病育种中发挥重要的作用。

4.5 利用生物源和非生物源诱导抗病性 近几年,在诸多学科经常提到“诱导抗性”,它是指植物在生物或物理、化学因子处理下,可以改变对病害的反应,激活了植物本身的防御系统而使植物产生局部的或系统的抗性^[36-37]。作物对病害分为避病、抗侵入、抗扩展和耐病4种抗病类型。能诱导植物产生系统抗性的物质被称为诱抗剂,主要可以分为生物源和非生物源诱抗剂。一些感病品种经诱变后,可获得抗病突变体。河南农业大学张莹等在此方面做了大量的研究,利用水杨酸诱导玉米对大斑病的抗性,研究证明在玉米与大斑病菌构成的亲和性互作中,玉米叶片中很多防卫机制没有被激活,使病菌顺利侵染并扩展,导致玉米产生较重的病害症状。水杨酸预处理激活了玉米体内固有的防卫机制,给病菌侵染和扩展造成一定的障碍,一定程度上减轻了病害症状^[38]。在玉米抗病育种的工作中,应探索性地应用生物、物理、化学等诸多诱导因子,在玉米二环选系性状分离时期进行人工诱导抗性。人工接种病原菌是育种者在抗性育种中应用最广泛的方法之一。在人工接菌过程中应注意的是:应用固定的纯系生理小种对纯系抗病亲本和感病亲本进行接种;控制适当的环境条件有利于充分发病,使抗病材料与感病材料得以清楚地区分开;采用适宜的接种方法,使供试材料发病均匀、发病机会均等;分级方法清晰准确,最好与常用分级方法一致;将分离材料一直种到F₃,以便更准确地判断单株基因型;用其他生理小种或其他纯系品种重复上述工作。近几年,由于气候条件的影响,大斑病的严重危害导致了玉米的大幅减产,因此,提高玉米的抗逆性、加快抗病品种的选育已成为广大育种者亟待研究的课题^[39-40]。

目前,对玉米大斑病抗性育种的遗传研究已较为深入,但是仍有一些问题需要研究解决,如怎样提高抗病品种的使用年限,如何培育多抗品种,以及如何利用信息技术科学有效地防治玉米大斑病等。这些研究都较少,甚至是空白的,需要育种人员投入时间、精力进行研究,在不久将来均可突破这些问题。

参考文献

- [1] 于涵. 黑龙江省玉米大斑病发生与防治技术[J]. 现代化农业, 2015(5): 35-36.
- [2] 张峰峰, 王晓鸣, 蔡鑫鑫, 等. 玉米大斑病防控技术研究[J]. 黑龙江农业科学, 2015(8): 55-57.
- [3] 陈子宾. 玉米大斑病防治技术[J]. 吉林农业, 2015(10): 94.
- [4] 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.
- [5] 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.
- [6] 黄平. 山区如何防治玉米大斑病[J]. 四川农业科技, 2014(12): 39.
- [7] 郭东东, 赵书文, 王晋瑜. 忻定盆地玉米大斑病大流行原因及防控对策[J]. 植物医生, 2013, 26(1): 6-7.
- [8] 高卫东, 戴法超. 玉米大斑病研究的新进展[J]. 植物病理学报, 1993(3): 193-195.
- [9] 杨继良, 王斌. 玉米大斑病抗性遗传的研究进展[J]. 遗传, 2002, 24(4): 501-506.
- [10] 谢俊良, 陈秀敏, 茜大彬. 抗玉米大斑病遗传育种研究进展[J]. 河北农业科学, 1995(1): 30-32.
- [11] LEONARD K J, LEVY Y, SMITH D R. Proposed nomenclature for pathogen races of *Exserohilum turcicum* on corn[J]. Plant Dis, 1989, 73: 776-777.
- [12] 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.
- [13] 石凤梅, 马立功. 黑龙江省玉米大斑病菌小种生理分化的研究[J]. 黑龙江农业科学, 2013(2): 63 ~ 65.
- [14] 李勇, 潘顺法, 白金铠, 等. 玉米大斑病菌 [*Exserohilum turcicum* (Pass.) Leonard et Suggs] 生理小种鉴定结果初报[J]. 植物病理学报, 1982, 12(1): 61 ~ 64.
- [15] 吴纪昌, 陈刚, 邹桂珍, 等. 玉米大斑病菌生理小种研究初报[J]. 植物病理学报, 1983, 13(2): 15 ~ 20.
- [16] 李永刚, 王春玲, 张丽, 等. 黑龙江省第三积温带玉米种植新区不同品种对大斑病抗性的评价[J]. 黑龙江农业科学, 2014(10): 52 ~ 54.
- [17] 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.
- [18] 李春霞, 苏俊. 黑龙江省玉米主要病害的发生因素分析及其防治对策[J]. 黑龙江农业科学, 2001(6): 38 ~ 39.
- [19] 戴景瑞, 鄂立柱. 我国玉米育种科技创新问题的几点思考[J]. 玉米科学, 2010, 18(1): 1 ~ 5.
- [20] SMITH D R, KINSEY J G. Further physiologic specialization in *Helminthosporium turcicum* [J]. Plant Dis, 1980, 64(8): 779 ~ 781.
- [21] 虎晓红, 李炳军, 刘芳. 多颜色空中玉米叶部病害图像图论分割方法[J]. 农业机械学报, 2013, 44(2): 77 ~ 81.
- [22] 曹丽英, 姚玉霞, 于合龙, 等. 基于模糊本体的玉米病害诊断模型的构建[J]. 华南农业大学学报, 2014, 35(2): 101 ~ 104.
- [23] 刘丽娟, 刘仲鹏, 张丽梅. 基于图像处理技术的玉米叶部病害识别研究[J]. 吉林农业科学, 2014, 39(1): 61 ~ 65.
- [24] 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.
- [25] 董怀玉, 王丽娟, 刘可杰, 等. 辽宁常用玉米品种对大斑病的抗性鉴定[J]. 辽宁农业科学, 2014(1): 25 ~ 27.
- [26] 苏前富, 闫守荣, 王巍巍, 等. 东北春玉米区玉米栽培品种对大斑病抗性水平研究[J]. 玉米科学, 2012, 20(5): 135 ~ 138.
- [27] 张振泽, 陈俸, 商禹, 等. 枯草芽孢杆菌可湿性粉剂对玉米大斑病的田间防效[J]. 山西农业科学, 2013, 41(6): 620 ~ 622.
- [28] 张莹, 王艳辉, 郝敏, 等. 水杨酸诱导对玉米大斑病抗性的影响[J]. 农业生物技术学报, 2008, 16(3): 501 ~ 507.
- [29] 田雪亮, 张恺, 王国梁, 等. 转录组分析揭示玉米大斑病菌对解淀粉芽孢杆菌胁迫响应机制[J]. 中国科学: 生命科学, 2016, 46(5): 627 ~ 636.
- [30] HAASBROEK M P, CRAVEN M, BARNES L, et al. Microsatellite and mating type primers for the maize and sorghum pathogen, *Exserohilum turcicum* [J]. Australasian plant pathology, 2014, 43(5): 577 ~ 581.
- [31] 王孝杰. 转育玉米大斑病抗病单基因 Ht 的实用性初探[J]. 玉米科学, 1994, 2(1): 25 ~ 27.
- [32] 黄宜祥, 李远春, 兰发盛, 等. 不同 Ht 基因改良玉米自交系 77 的抗性表现及原因研究[J]. 西南农业学报, 1990, 3(1): 12 ~ 16.
- [33] 张培高, 汪燕芬, 吕宏斌, 等. 抗玉米大斑病单基因处于杂合状态时的效应[J]. 西南农业学报, 2007, 20(5): 991 ~ 996.
- [34] 孙越, 刘秀霞, 李丽莉, 等. 兼抗虫、除草剂、干旱转基因玉米的获得和鉴定[J]. 中国农业科学, 2015, 48(2): 215 ~ 228.
- [35] 张彦琴. 玉米转基因技术研究现状及发展趋势[J]. 安徽农业科学, 2015, 43(32): 197 ~ 199.
- [36] 董继新, 董海涛, 李德葆. 植物抗病基因研究进展[J]. 植物病理学报, 2001, 31(1): 1 ~ 9.
- [37] 林丽, 张春宇, 李楠, 等. 植物抗病诱导剂的研究进展[J]. 安徽农业科学, 2006, 34(22): 5912 ~ 5914.
- [38] 赵继红, 刘淑君, 李建中. 植物诱导抗病性与诱抗剂研究进展[J]. 植物保护, 2003, 29(4): 7 ~ 10.
- [39] THOMPSON C. Georgia corn planting could be delayed and face more diseases early [N]. Southeast Farm Press, 2016 ~ 02 ~ 29.
- [40] ROBINSON K N, KALEBICH C, FELLOWS G M. Effects of foliar fungicide application on the growing corn plant [J]. Journal of animal science, 2016, 94(S2): 198.

(上接第 14 页)

- [6] 李明德, 肖汉乾, 汤海涛, 等. 湖南烟区土壤含氯状况及烤烟施氯效应[J]. 植物营养与肥料学报, 2007, 13(1): 44 ~ 50.
- [7] 徐茜, 吴平, 高文霞, 等. KCl 对烤烟光合作用、碳氮代谢主要酶活性的影响[J]. 热带作物学报, 2014, 35(12): 2431 ~ 2436.
- [8] 张翔, 范艺宽, 黄元炯, 等. 烤烟吸收氯的主要来源及其在体内分布的研究[J]. 土壤肥料, 2006(2): 62 ~ 64.
- [9] 许自成, 郭燕, 肖汉乾. 湖南烟区土壤水溶性氯的地区分布特点及其与烤烟氯含量的关系[J]. 生态学杂志, 2008, 27(12): 2190 ~ 2194.
- [10] 刘鹏, 朱金峰, 郭利, 等. 烤烟氯离子来源及控制措施研究进展[J]. 江西农业学报, 2013(3): 74 ~ 77, 82.
- [11] 杨林波, 刘洪祥, 章新军, 等. 氯素营养对黔北烟区烤烟产量和品质的效用研究[J]. 中国烟草科学, 2002, 23(1): 21 ~ 24.
- [12] 胡国松, 郑伟, 王震东, 等. 烤烟营养原理 [M]. 北京: 科学出版社, 2000: 247 ~ 252.
- [13] 石孝均, 霍沁建, 关博谦, 等. 重庆市烤烟氯素营养研究[J]. 西南大学学报(自然科学版), 2007, 29(3): 74 ~ 80.
- [14] 关博谦, 石孝均, 霍沁建, 等. 重庆市烟区土壤-烤烟氯素含量及其变化研究[J]. 水土保持学报, 2005, 19(1): 89 ~ 92.
- [15] 刘洪斌, 毛知耘. 钾肥种类与用量对烤烟产量品质的影响[J]. 西南农业大学学报, 1996(2): 174 ~ 178.
- [16] 刘洪斌, 毛知耘. 烤烟的氯素营养与含氯钾肥施用[J]. 西南农业学报, 1997(1): 102 ~ 107.
- [17] 汪耀富, 宋世旭, 杨亿军. 成熟期灌水对烤烟化学成分和致香物质含量的影响[J]. 灌溉排水学报, 2007, 26(3): 101 ~ 104.
- [18] 武小净, 李德成, 胡锋, 等. 我国主要烟区灌溉水氯含量状况评价[J]. 土壤, 2013, 45(4): 759 ~ 762.
- [19] TSAI C R. The uptake of Chlorine by flue-cured tobacco in Taiwan [J]. Bulletin of Taiwan Tab Inst, 1979(10): 39 ~ 46.
- [20] 上海农科院土肥所. 氯化钾在水稻、大麦上的施用[J]. 上海农业科技, 1990, 37(6): 15 ~ 17.
- [21] 曾睿, 董文汉, 何忠俊, 等. 不同施氯水平对云南烤烟生长、产量和品质的影响[J]. 中国农学通报, 2009, 25(21): 212 ~ 216.
- [22] 赵秉银, 鲍穗, 王世济, 等. 安徽省主要烟区土壤和烟叶氯含量状况及合理施氯[J]. 安徽农业科学, 2006, 34(8): 1611 ~ 1623.
- [23] 许永锋, 陈顺辉, 李文卿, 等. 不同施氯量对烤烟氯含量和产质量的影响[J]. 中国烟草科学, 2008, 29(5): 27 ~ 31.
- [24] 刘珈红, 解燕, 张拯研, 等. 富源烟区不同前作烤烟主要化学成分差异及其协调性研究[J]. 湖南农业科学, 2010(16): 26 ~ 28.
- [25] 许东亚, 焦恒哲, 孙军伟, 等. 云南大理红大产区土壤理化性状与烟叶质量的关系[J]. 土壤通报, 2015, 46(6): 1373 ~ 1379.
- [26] 刘平, 江锡瑜, 赵讲芬. 烤烟施用氯化钾对烟叶及土壤含氯量的影响[J]. 中国烟草学报, 1993, 1(3): 34 ~ 39.
- [27] 阳菁丽, 王龙宪, 许自成, 等. 烤烟钾、氯含量及钾氯比与烟气指标的关系分析[J]. 江西农业学报, 2011, 23(12): 109 ~ 112.
- [28] 刘勤, 赖辉比, 曹志洪. 不同供硫水平下烟草硫营养及对 N、P、Cl 等元素吸收的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2000, 6(1): 63 ~ 68.
- [29] 王程栋, 王树声, 刘新民, 等. 滇东低纬度高海拔区土壤化学性状对烟叶中硫、氯离子的影响[J]. 土壤, 2012, 44(3): 474 ~ 481.
- [30] 成延鳌, 伍仁军, 吴纯奎. 四川烤烟区土壤氯的动态与施氯量的确定[J]. 中国烟草学报, 1995, 3(4): 21 ~ 28.
- [31] 秦松. 贵州植烟土壤氯素特征与含氯钾肥施用探讨[J]. 西南农业大学学报, 2001, 23(5): 471 ~ 473.
- [32] 刘国顺, 李娟, 黄克久. 重庆植烟土壤有效态微量元素状况分析[J]. 烟草科技, 2010(5): 55 ~ 59.
- [33] 周则芳, 毛知耘. 植物、土壤氯浓度临界值的研究: (一) 水稻耐氯临界值研究[J]. 纯碱工业, 1988(5): 8 ~ 13.
- [34] 岳增良. 含氯化肥的营养作用与施用技术[J]. 河北农业科学, 2001, 5(4): 44 ~ 46.
- [35] 毛知耘, 李家康, 何光安, 等. 中国含氯化肥 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2001: 46 ~ 47, 117 ~ 130, 134 ~ 138.
- [36] 阎相奎, 王复和, 高正刚, 等. 含氯化肥对灌漠土地区的甜菜产质量和土壤性质的影响[J]. 土壤通报, 1993(5): 228 ~ 230.
- [37] 聂铭. 陆良召夸烤烟与土壤状况分析及关键品质障碍离子的控制技术研究 [D]. 长沙: 湖南农业大学, 2014.
- [38] 李正明. 氯化铵的合理使用与发展前景[J]. 化肥工业, 1998(1): 11 ~ 16.
- [39] 崔权仁, 王世济, 刘小平, 等. 皖南烟区土壤氯的动态变化及氯素平衡研究[J]. 中国烟草学报, 2008, 14(2): 20 ~ 25.
- [40] 曹志洪. 优质烤烟生产的钾与微素 [M]. 南京: 江苏科学技术出版社, 1995: 150 ~ 159.
- [41] 介晓磊, 王镇, 党党领, 等. 生物有机肥对土壤氯磷钾及烟叶品质成分的影响[J]. 中国农学通报, 2010, 26(1): 109 ~ 114.
- [42] 介晓磊, 黄向东, 刘世亮, 等. 不同氮素供应对烟草品质指标的影响[J]. 土壤通报, 2007, 38(6): 1150 ~ 1153.