

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2017.01105



## 麦瘟病研究进展与展望

何心尧<sup>1</sup> 郝元峰<sup>2</sup> 周益林<sup>3</sup> 何中虎<sup>2,4,\*</sup>

<sup>1</sup> CIMMYT, Apdo. Postal 6-641, 06600, Mexico, D.F., Mexico; <sup>2</sup> 中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081; <sup>3</sup> 中国农业科学院植物保护研究所, 北京 100193; <sup>4</sup> 国际玉米小麦改良中心(CIMMYT)中国办事处, 北京 100081

**摘要:** 由 *Magnaporthe oryzae* 引起的麦瘟病是一种毁灭性小麦真菌病害, 过去仅在南美流行, 可造成 10%~100% 减产。2016 年该病害首次在亚洲出现, 给世界小麦生产带来重大潜在威胁。本文对麦瘟病病原生物学与病害流行病学、小麦抗性材料筛选、麦瘟病的抗病性机制和综合治理等进行评述, 并介绍了该领域国际合作研究的成功经验, 以期为国内开展类似工作提供借鉴。尽管我国尚无麦瘟病报道, 但南方部分地区为潜在适生区, 异常气候可能会导致其在大范围流行, 因此需高度警惕。建议与国际麦瘟病协作网合作, 尽快开展麦瘟病相关研究, 建立对此病害的监测预警和防治关键技术储备体系, 以保障我国小麦生产安全。

**关键词:** 麦瘟病; *Magnaporthe oryzae*; 病害综合治理

## Progress and Perspective in Wheat Blast Research

HE Xin-Yao<sup>1</sup>, HAO Yuan-Feng<sup>2</sup>, ZHOU Yi-Lin<sup>3</sup>, and HE Zhong-Hu<sup>2,4,\*</sup>

<sup>1</sup> CIMMYT, Apdo. Postal 6-641, 06600, Mexico, D.F., Mexico; <sup>2</sup> Institute of Crop Science, Chinese Academy of Agricultural Sciences (CAAS), Beijing 100081, China; <sup>3</sup> Institute of Plant Protection, CAAS, Beijing 100193, China; <sup>4</sup> CIMMYT-China Office, c/o CAAS, Beijing 100081, China

**Abstract:** Wheat blast is an emerging deadly disease which can cause 10%–100% of yield losses. The disease primarily devastating only in South America, was first identified in Asia in 2016, posing a great potential threat to world wheat production. Here, we reviewed the features of wheat blast pathology and epidemiology, the resistance sources, the resistance mechanisms, and the integrated disease management strategies. The success of international collaboration on fighting the disease is also addressed, which provides proof of concept model that we can follow in our studies. Wheat blast has not been found in China, but we need to be very cautious and highly alert since there is a risk that the disease can outbreak in certain areas of southern China. The unusual weather pattern will put the situation even worse. To keep national wheat production safe, we need collaborate with International Wheat Blast Consortium to carry out necessary researches and build early warning and disaster preparedness systems to facilitate mitigation of the disease of high consequences and importance.

**Keywords:** Wheat blast; *Magnaporthe oryzae*; Integrated disease management

麦瘟病是由子囊菌 *Magnaporthe oryzae* 的 *Triticum* 致病型(*MoT*)引起的真菌病害, 主要流行于南美热带地区<sup>[1]</sup>。最早于1985年在巴西 Parana 州发现<sup>[2]</sup>, 随后在玻利维亚(1996年)、巴拉圭(2002年)及阿根廷东北部(2007年)被报道, 流行面积达300万公顷, 病害减产率达10%~100%, 产量损失依年份、品种和播期不同而异<sup>[3]</sup>。1992年以前, 巴西主要种植

高感品种, 以 Anahuac 为例, 产量损失为11%~55%; 随后种植了具有一定抗病性的品种, 但是对控制病害损失没有取得显著成效, 如2005年, 在2次喷施杀菌剂的情况下, 2个主推品种的产量损失仍达到14%~32%<sup>[4]</sup>。2009年麦瘟病在巴西大流行导致很多地块绝产, 引起国际社会广泛重视。同年, 美国农业部资助的麦瘟病项目启动, 由堪萨斯州立大学牵头,

本研究由国家重点研发计划专项(2016YFE0108600)和中央级科研院所基本科研业务费专项(Y2017XM09)资助。

This research was supported by the National Key Research and Development Program of China (2016YFE0108600) and Core Funds for Public Scientific Institution (Y2017XM09).

\* 通讯作者(Corresponding author): 何中虎, E-mail: zhhecaas@163.com

第一作者联系方式: E-mail: x.he@cgiar.org

Received(收稿日期): 2017-03-15; Accepted(接受日期): 2017-05-14; Published online(网络出版日期): 2017-05-16.

URL: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20170516.0848.002.html>

来自美国、巴西、玻利维亚、巴拉圭等国家的10余家单位参与。项目分两个阶段,第一阶段主要进行麦瘟病的基因组学诊断和抗性种质鉴定,第二阶段建立麦瘟病综合治理新策略,至2016年资助经费共计650万美元。2010年5月3日至5日,国际玉米小麦改良中心(CIMMYT)和巴西农业研究院(EMBRAPA)在巴西 Passo Fundo 市召开“首届国际麦瘟病研讨会”,主题为麦瘟病——全球小麦生产的潜在威胁,来自11个国家的50余名代表参会。2011年5月18日,美国肯塔基大学土壤学家 Lloyd Murdock 博士在该校普林斯顿试验基地偶然发现一例麦瘟病病穗,基因组序列结果显示其病原菌并非 *MoT*,而是 *M. oryzae* 的 *Lolium* 致病型(*MoL*),是由异常气候变化造成 *MoL* 从寄主黑麦草跳跃到小麦上引起的,这是该病害首次在南美以外的地区被发现<sup>[5]</sup>。

通过与南美流行区气候相似性比较, Duveiller 等<sup>[6]</sup>指出印度中部、孟加拉国、埃塞俄比亚等地区为该病潜在爆发区。曹学仁等<sup>[7]</sup>也进行过类似预测,认为我国云南、广东、海南等省的少数地区为该病害适宜发病区;并且彭居俐等<sup>[8]</sup>指出,随气候变暖,我国病害适宜区域可能会进一步扩大。Cruz 等<sup>[9]</sup>预测美国有 40%的冬小麦种植区域适合麦瘟菌生存,25%的区域有麦瘟病暴发可能,其中路易斯安那、密西西比、佛罗里达 3 个州可能性最大。

2016 年 2 月,麦瘟病首次在孟加拉国被发现,随后迅速扩展,至 3 月发病面积已达 1.5 万公顷,验证了之前的预测。国际上有 2 个研究团队对此事件率先做出反应,第一个是由 CIMMYT、美国农业部外来病害杂草研究中心(马里兰)、肯塔基大学、堪萨斯州立大学、孟加拉国农业研究所小麦研究中心等组成的团队,通过对来自 3 个不同发病地区菌株(BdBar16-1、BdJes16-1 和 BdMeh16-1)的基因组测序分析,发现其与南美麦瘟病菌株有极高遗传相似性,证实孟加拉国发生病害为麦瘟病,为 *MoT* 致病型<sup>[10]</sup>;第二个团队由英国 The Sainsbury Laboratory 及来自孟加拉国、瑞士、法国、澳大利亚、巴西和德国的 14 个研究机构组成,他们利用被称为“Field Pathogenomics”的快速检测技术,对孟加拉国采集的病原菌和寄主混合样品进行转录组测序,并在 Open Wheat Blast 网站(<http://www.wheatblast.net/>)公布序列信息,最先确定病害为麦瘟病,菌株序列与巴西菌株相似,推测病原菌可能来自南美<sup>[11]</sup>。

在孟加拉国,小麦是仅次于水稻的重要主粮,

但产量不及需求的三分之一,麦瘟病的流行进一步恶化了该国的小麦供给。麦瘟病在孟加拉国的暴发表明该病害可在南美以外气候适宜区域发生,这对周边的印度、巴基斯坦、尼泊尔及我国都是严重威胁,一旦大面积爆发,会严重影响这些地区的粮食安全,这也是国际社会做出快速反应的主要原因。

## 1 病原生物学与病害流行病学

### 1.1 症状

麦瘟病症状可以表现在叶部和茎部,但以穗部为主,故归为穗部病害<sup>[1]</sup>。病原菌在穗部的侵染点为穗轴,并迅速造成侵染点维管组织坏死,使营养物质和水分无法运送至侵染点上方小穗,导致这些小穗在短时间内白化枯死<sup>[5]</sup>。被侵染的穗轴节片表现为褐色至黑色,侵染后期可见亮黑色孢子<sup>[5]</sup>。在开花期和籽粒发育早期的侵染可造成侵染点上方籽粒完全败育,在灌浆期轻度侵染籽粒表现为皱缩和低容重,高度侵染籽粒则完全干瘪,颜色暗淡,而发育后期的侵染对籽粒影响较小<sup>[11-12]</sup>。叶部感染一般只见于高感材料,初期表现为灰绿色水浸状斑点,随着病情发展,病斑扩大为淡黄褐色坏死斑<sup>[11,13]</sup>。

麦瘟病的穗部症状与赤霉病相似,尤其在较为干燥的条件下赤霉病亦可导致白化穗,但赤霉病的侵染点在小花而非穗轴,故可造成不连续小穗感染<sup>[5]</sup>。此外,赤霉病的典型特征是在颖壳上产生粉红色霉层,从而与麦瘟病较易区分<sup>[5]</sup>。这两种病害主要在巴西和巴拉圭同时发生,但麦瘟病偏好低纬度地区,而赤霉病多在较高纬度发生,所以两者共发区域并不大<sup>[12]</sup>。

### 1.2 病原菌

麦瘟病和稻瘟病的病原菌均为 *Magnaporthe oryzae* (无性世代为 *Pyricularia oryzae*),最初有人认为是麦瘟病的病原菌来自稻瘟病菌,但随后研究表明两者是由不同致病型引起的<sup>[14]</sup>。根据不同寄主, *M. oryzae* 至少可分为 4 种致病型,分别是侵染水稻的 *Oryza* 致病型(*MoO*),侵染小麦、大麦和小黑麦的 *MoT*,侵染燕麦的 *Avena* 致病型(*MoA*)及侵染黑麦草的 *MoL*<sup>[1,15]</sup>。侵染马唐草的病原菌为 *M. grisea*,与 *M. oryzae* 亲缘关系较远<sup>[16]</sup>。最近, Castroagudín 等<sup>[15]</sup>根据分子分类学证据提出,麦瘟菌实际上由 *MoT* 和另一个被命名为 *Magnaporthe graminis-tritici* 的新种组成,但本文仍沿用传统命名法,将二者统称为 *MoT*。*MoT* 与其他致病型均为梨形三胞分生孢子,没

有形态上的差异, 只能通过分子标记区分<sup>[17]</sup>。

一般来说, 某一致病型只侵染相应寄主, 但也有交叉侵染, 尤其是在温室试验中<sup>[18]</sup>。如温室接种条件下 *MoO* 可侵染小麦<sup>[15,18]</sup>, 但没有 *MoT* 侵染水稻的报道, 一般自然条件下不会发生这样的交叉侵染<sup>[1,15]</sup>。某些 *MoT* 菌株与 *MoO* 相似性较高, 可能源自后者的寄主跳跃<sup>[20]</sup>; 而大部分 *MoT* 菌株与 *MoO* 遗传相似度较低, 可能为独立起源。 *MoT* 表现很大的遗传多样性和进化速度, 可能缘于其有性生殖或拟有性重组<sup>[4,19]</sup>, 这给防治麦瘟病带来极大困难。另外, 美国的 *MoL* 与巴西部分 *MoT* 具有较近亲缘关系, 在温室试验中可以发生寄主交叉侵染<sup>[5,21-22]</sup>。在美国, *MoL* 和小麦存在季节和空间的隔离, 其导致麦瘟病的可能性不大, 但肯塔基州的麦瘟病病穗证明是由 *MoL* 在反常气候条件下导致的, 这为气候变化背景下麦瘟病向非流行区蔓延提出了警示<sup>[5]</sup>。

### 1.3 病害流行条件

麦瘟病在田间的最适发病条件尚不清楚, 迄今为止的大流行多与厄尔尼诺现象共发, 其共性为开花期连阴雨, 日均温度 18~25 , 随后湿热和高光照<sup>[3]</sup>。控温和控湿试验发现, 温、湿度对 *M. oryzae* 的产孢都有显著影响, 但其互作不显著, 最适产孢条件为相对湿度 90%以上、温度 28°C 左右<sup>[23]</sup>。Cardoso 等<sup>[24]</sup>认为, 麦瘟病的最适发病条件为 25~30

和长时间的湿润环境; 如果保湿时间少于 10 h, 则无论温度如何都不会发病。Ha 等<sup>[25]</sup>的研究结果表明, 最适发病温度为 26~32 , 最佳保湿时间为 24 h。为明确影响麦瘟病的各种环境因子及菌株间最佳发病条件差异, 尚需做更多工作, 从而准确预测病害的发生和采取必要的防治措施。

### 1.4 病害循环

由于自然条件下麦瘟病偶发, 所以迄今为止对麦瘟病的病害循环所知甚少, 最受关注的是病原菌初侵染源问题。在 2009 年巴西 Parana 州的大流行中, 大片地块中播期一致的小麦同时均匀发病, 表明有大量的风传病原菌在小麦发育的易感期集中侵染, 但病菌来源尚不清楚<sup>[1]</sup>。自然条件下尚未在寄主上发现 *M. oryzae* 的有性世代, 但在实验条件下一些菌株可进行有性杂交<sup>[26]</sup>。有一种假说认为病原菌在麦田周边的一种或多种杂草上越冬, 巴西麦田周边的杂草种类很多, 如 *Cenchrus echinatus*、*Eleusine indic*、*Digitaria sanguinalis*、*Brachiaria plantagine*、*Echinochloa crusgalli*、*Pennisetum setosu*、*Setaria*

*geniculata*、*Hyparrhenia rufa* 以及 *Rhynchelytrum roseum* 等, 但它们在麦瘟病流行中的作用尚未明确<sup>[3]</sup>。此外, 与小麦轮作或者种植在相邻地块上的禾谷类作物也可能成为麦瘟病的寄主。Urashima 等<sup>[20]</sup>报道了一系列可被 *MoT* 侵染的禾谷类作物, 包括大麦、黑麦、小黑麦、谷子、燕麦、玉米和高粱。Cruz 等<sup>[27]</sup>发现小麦基部衰老叶片上的 *MoT* 孢子数目远高于上部未衰老叶片, 并且其产孢时期与抽穗期重叠, 提出基部老叶片上孢子是穗部侵染的重要菌源。

麦瘟病也可通过种子传播, 经商品粮进出口及种质交换等途径使远距离传播成为可能<sup>[19]</sup>。但一般认为种子传播在麦瘟病流行中的作用较小, 侵染穗部的菌源主要来自其他寄主上的气传无性孢子。另外, 考虑到子囊孢子在实验室条件下很容易产生, 其在麦瘟病流行中的作用也许被低估<sup>[22]</sup>。Maciel 等<sup>[19]</sup>认为子囊孢子在提高 *MoT* 遗传多样性及其在病害扩散中起重要作用。

## 2 小麦抗性材料筛选

### 2.1 鉴定方法

麦瘟病鉴定分苗期叶片和成株期穗部鉴定两种。由于苗期温室鉴定成本低、周期短以及叶部症状更清晰易读和可重复性强, 很多抗病鉴定研究以苗期叶片为主。但苗期叶片抗性与成株穗部抗性的相关性还存在争议, 一些研究表明二者显著相关<sup>[28-29]</sup>, 但也有结果显示二者无相关性<sup>[18-19,25]</sup>。Maciel 等<sup>[19]</sup>认为叶部和穗部的抗性没有必然联系, 但由于大多数材料在这两个部位均表现为感病, 导致两者在统计上达到显著相关的假象。因此, 在以后的研究中应加强对成株穗部抗性的鉴定。

麦瘟病大田评价指标以严重度为主, 即感病小穗占总小穗数的百分比; 也有研究者以病穗率为指标, 即单位面积内感病的穗数占总穗数的百分比。Maciel 等<sup>[30]</sup>建立了一套基于 ImageJ 软件的麦瘟病严重度评价体系, 与人工评价的结果高度吻合 ( $0.82 < r^2 < 0.90$ ), 有助于高通量的表型鉴定。Arruda 等<sup>[28]</sup>在试验中发现病穗率和严重度高度相关 ( $r > 0.9$ ), 据此提出在麦瘟病评价体系中可用前者取代后者, 因为病穗率的评价相对容易且更适合大面积评估。

麦瘟病鉴定的另一问题是小麦生育期对病害的影响。Duveiller 等<sup>[1]</sup>认为正是生育期的不同导致了一些材料在不同试验中表现出很大抗性差异, 接种时间不合适会错过易感期, 进而导致对其抗性水平

的高估。因此在病害筛选试验中,建议针对生育期不同的材料进行分组接种,保证每一组内的材料都具有相似的生育期以避免其对抗性鉴定的干扰。

## 2.2 普通小麦中的抗源

抗性材料的鉴定和利用对麦瘟病流行区的小麦生产至关重要,对非流行麦区的预防作用也不容忽视<sup>[3]</sup>。早期研究报道过一些抗病或耐病推广品种,但这些材料在后续试验中却为感病,可能是由于小种变异引起的<sup>[12, 31]</sup>。Urashima等<sup>[32]</sup>和Cruz等<sup>[33]</sup>分别鉴定了20份和70份小麦材料对72个和18个菌株的苗期抗性,结果没有鉴定到对所有菌株都表现抗性的材料。Prestes等<sup>[34]</sup>在温室对85份巴西小麦材料进行成株期鉴定,其中18份抗性较好,但没有发现免疫材料。Kohli等<sup>[3]</sup>在其综述中推荐了一些稳定的中等抗性材料,包括BH1146、BR18、IPR85、CD113、CNT8和OCEPAR选系,可作为抗源在育种中应用。

鉴于该病害有可能在美国流行,美国农业部外来病害杂草研究中心(马里兰)和堪萨斯州立大学先后设立了生物安全第三等级实验室,引入巴西、玻利维亚、巴拉圭等南美麦瘟病流行地区的菌株到美国,以鉴定美国及引进小麦材料对麦瘟病的抗性。利用1988年采自巴西的*MoT*菌株T-25对85份美国材料进行鉴定,Cruz等<sup>[29]</sup>发现了一些高抗材料(病害严重度低于3%),如Postrock、JackPot、Jagger、Santa Fe、Overley和Jagalene,其中前4份材料也具有很好的苗期抗性。据小麦遗传资源信息系统(GRIS, <http://wheatpedigree.net/>)的信息,除JackPot外,其余5份材料系谱均含有Jagger,说明Jagger为麦瘟病有效抗源。随后Cruz等<sup>[35]</sup>利用分子标记证明以上材料均为小麦-偏凸山羊草2NS(2AS)易位系,且该易位系能显著降低麦瘟病发病程度,对T-25及当前毒力更强菌株B-71(2012年采自玻利维亚)均有效。2NS易位系来自法国材料VPM1,由偏凸山羊草与波斯小麦杂交后代与普通小麦Marne回交自交选育而成,在法国作为育种亲本被广泛使用。由于其白粉病抗性突出,VPM1及其衍生材料通过国际白粉病鉴定圃发放到世界各地并得到广泛应用。Jagger为美国硬红冬小麦,是近20年来美国中部大平原种植面积最大的品种,系谱为KS82W418/Stephens,没有VPM1,其2NS易位系来源尚待确认。在美国东部软红冬麦区,2NS易位系在佐治亚大学的小麦育种中得到广泛应用,分子标记检测表明高达86%的品种和高代品系含2NS,源自佐治亚较早选育的

GA84202和GA881130品系,系谱中均有VPM1,可作为抗麦瘟病的种质材料(Jerry Johnson,个人交流,2016)。

在CIMMYT材料中,Milan及其衍生品种在南美表现较好的麦瘟病抗性,已在玻利维亚、巴西和巴拉圭等国育种中应用<sup>[3]</sup>。分子标记检测显示Milan及其衍生品种Kachu、Mutus等均为2NS易位系,其中Milan面包加工品质突出,Kachu为印度国家小麦区域试验的对照品种,在生产上均有重要利用价值。澳大利亚大面积推广品种Mace也含2NS易位片段,但对麦瘟病的抗性有待鉴定(Ravi Singh,个人交流,2016)。2NS易位系在我国应用成功的实例较少,分子标记检测只有中国农业科学院作物科学研究所育成的中麦175含有该易位系,推测其来自法国材料Fr81-4(未发表资料),中国科学院成都生物研究所育成的川育18、四川省农业科学院作物研究所育成的川麦36和川麦39等有Milan背景,是否含2NS需进一步确认。

全球气候变化可能会使麦瘟病的流行区域进一步扩大<sup>[1,7-8]</sup>,因此对于非流行区小麦材料进行标记检测和麦瘟病田间抗性鉴定很有必要。截至目前,田间鉴定过的材料仍以南美材料为主,也有部分美国材料,而对于其他地区小麦材料的抗性还知之甚少。CIMMYT与麦瘟病流行区的玻利维亚、巴西、巴拉圭等国以及美国堪萨斯州立大学合作,正在对其种质库收藏的材料进行鉴定,并配置了相关群体用于抗性遗传研究<sup>[1]</sup>。

## 2.3 小麦近缘种中的抗源

除已成功利用的2NS易位系外,对小麦近缘物种的抗源发掘工作尚未广泛开展。Cruz等<sup>[36]</sup>鉴定了20份人工合成小麦(由硬粒小麦或二粒小麦与粗山羊草杂交并经染色体加倍获得),发现其中5份材料具有较好抗性。Bockus等<sup>[37]</sup>对10份粗山羊草进行了麦瘟病抗性试验,发现其中3份的抗性接近抗病对照。

## 3 麦瘟病的抗病性机制

### 3.1 抗病性的遗传机制

3.1.1 非寄主抗性 小麦对非*MoT*类*M. oryzae*的抗性为非寄主抗性,遵循基因对基因假说,已发现的此类抗性基因包括*Rmg1*、*Rmg4*、*Rmg5*、*Rmg6*和*RmgTd(t)*。*Rmg1*亦称*Rwt4*,是小麦中发现的第1个*M. oryzae*抗性基因,在日本品种农林4号中发现

并定位于 1D 染色体, 特异性识别无毒基因 *PWT4*。*Rmg1* 主要表现对 *MoA* 的抗性, 而对广泛存在的 *MoO* 和 *MoT* 不起作用, 因为只在 *MoA* 中发现其对应的无毒基因 *PWT4*<sup>[38]</sup>。Nga 等<sup>[39]</sup>在 4A 和 6D 染色体上分别定位了 *Rmg4* 和 *Rmg5*, 特异性识别 *M. oryzae* 的 *Digitaria* 致病型 (*MoD*)。由于能够感染 *MoD* 的小麦品种很罕见<sup>[39]</sup>, 因此推测 *Rmg4* 和 *Rmg5* 在普通小麦中分布很普遍。Vy 等<sup>[40]</sup>在 1D 染色体上发现了小麦对 *MoL* 的主效抗性基因 *Rmg6*, 特异识别 *MoL* 中的 A1 位点。Cumagun 等<sup>[41]</sup>在野生二粒小麦的 7B 染色体上发现抗性基因 *RmgTd(t)*, 特异识别 *MoA* 的无毒基因 *PWT3*, 产生过敏性坏死斑。

**3.1.2 寄主抗性** 小麦对 *MoT* 的抗性为寄主抗性, 在某些情况下也遵循基因对基因假说, 尤其在苗期, 但不如在非寄主抗性中表现明显, 可归因于部分抗性基因的存在<sup>[1, 19]</sup>。迄今共发现 4 个寄主抗性基因, 包括 *Rmg2*、*Rmg3*、*Rmg7* 和 *Rmg8*。*Rmg2* 和 *Rmg3* 从小麦品种 Thatcher 中发现, 分别位于 7A 和 6B 染色体<sup>[42]</sup>。*Rmg7* 源自于二粒小麦品系 St17、St24 和 St25<sup>[43]</sup>, 定位在 2A 染色体, 其对应的无毒基因为 *AVR-Rmg7*<sup>[44]</sup>。*Rmg8* 来源于普通小麦品系 S-615, 位于 2B 染色体, 对应于无毒基因 *AVR-Rmg8*<sup>[44]</sup>。目前只在苗期验证了 *Rmg2* 和 *Rmg3* 的抗性, 其在穗部的效应还有待研究<sup>[42]</sup>; 而 *Rmg7* 和 *Rmg8* 则在苗期和成株期均表达抗性<sup>[44]</sup>。此外, 已在生产上得到应用的 2NS 易位系具有较好的成株期抗性, 可使穗部严重度平均降低 64%~81%<sup>[37]</sup>。该易位片段携带 *Lr37*、*Sr38*、*Yr17*、*Rkn3*、*Cre5* 等多个抗性基因, 其相关分子标记可用来初步筛选麦瘟病抗源<sup>[37]</sup>。

### 3.2 抗病性的细胞和生化机制

Tufan 等<sup>[45]</sup>应用 2 个毒性小种和一个无毒小种分别接种小麦品种 Renan, 比较其在细胞和转录组水平上的变化。接种无毒小种和毒性小种均可导致以细胞壁增厚为代表的抗性反应。接种 72 h 后, 无毒小种可在接种点的表皮细胞内生成菌丝, 但绝大多数无法侵染至邻近表皮和叶肉细胞; 而毒性小种的菌丝在相同时间内可在接种点及其附近的多个细胞内生成大量菌丝。在转录组水平, 无毒小种和毒性小种均可导致大规模的转录重编程, 但两者诱导产生的转录本有很大不同, 包括与细胞防御、新陈代谢、细胞运输和调控相关的基因及大量未知功能基因。

Debona 等<sup>[46]</sup>比较了抗、感两种基因型在接种后

的叶片中产生的不同化学物质, 抗性材料中的超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)、谷胱甘肽-S-转移酶(GST)、谷胱甘肽还原酶(GR)以及过氧化氢酶(CAT)浓度的增幅远大于感病材料, 因而认为这些酶可及时降解由病菌侵染产生的活性氧进而避免或降低细胞损伤, 从而表现出抗病反应。

## 4 麦瘟病综合治理

鉴于目前大面积推广品种多为感病, 少数抗病品种抗源单一, 对新出现菌株有丧失抗性的风险, 仅靠品种本身抗性不足以将损失控制在可接受范围, 生产上应实施综合治理策略, 包括杀菌剂、化学调控、耕作措施和生物防治在内的多种措施, 有望取得较好防治效果。

### 4.1 化学防治

自 1985 年麦瘟病在巴西暴发以来, 研究人员一直积极寻找高效的防治药剂, 多种杀菌剂被用于防治麦瘟病的试验, 不同成分和配比防治效果差异很大<sup>[3-4, 12, 31, 47-48]</sup>。这些试验多集中在开花期前后, 杀菌剂喷施 2~3 次, 间隔 10~12 d, 防控效果在 0~70%, 尚无任何药剂或配方能达到 100% 的防效。综合不同试验结果, 防病效果较好的杀菌剂有三唑类(戊唑醇或羟菌唑)、甲氧基丙烯酸酯类(QoI)、代森锰、三环唑等<sup>[47-48]</sup>。研究发现杀菌剂对具有一定抗性水平的品种防控效果较好, 而对感病品种效果较差<sup>[3-4]</sup>。需要指出的是, 长期依赖单一成分杀菌剂容易诱导病原菌抗药性, 近期报道麦瘟病菌已对 QoI 类杀菌剂产生了抗药性<sup>[49-50]</sup>。多种杀菌剂轮换使用可防止或减缓病原菌抗性的产生。

除了杀菌剂成分、剂量和施用方法外, 合适的喷施设备也至关重要。与叶部喷施杀菌剂不同, 针对穗部病害需要特制喷头, 并控制喷施角度才能取得较为理想的防治效果。在这方面可借鉴赤霉病的相关研究成果<sup>[51-52]</sup>。

尽管麦瘟病主要是一种穗部病害, 针对叶部的杀菌剂喷施也可能有助于控制病害。基部衰老叶片上的 *MoT* 孢子是穗部麦瘟病的重要侵染源, 应用 5 种配方的杀菌剂对叶片进行喷雾, 均可显著降低叶片的菌量, 降幅达 62%~77%<sup>[27]</sup>。据此建议, 在抽穗前对叶部增施一次杀菌剂<sup>[27]</sup>, 以达到控制穗部侵染菌源的目的。

如前所述, 带病籽粒是麦瘟病初侵染和远距离

传播的重要因子,因此应用杀菌剂处理种子是一种有效的防控方法。与大田杀菌剂防控效果相比,种子处理通常可以达到很好的效果。Goulart和Paiva<sup>[53]</sup>报道了14种杀菌剂对种子处理的研究,均可以达到有效清除麦瘟菌的目的。

#### 4.2 诱导抗病性

硅(Si)元素在植物抗病性中有重要作用。Xavier-Filha等<sup>[13]</sup>用硅灰石处理小麦,发现处理组较对照组的麦瘟病叶部症状减轻31%,且处理组的潜伏期延长28%。这种Si诱导的抗病性在随后的研究中得到验证<sup>[54-56]</sup>,其抗病机制可能是植物体内Si的增加可以激活谷胱甘肽还原酶(GR),有效清除细胞内活性氧而减缓病害症状<sup>[54]</sup>;同时,麦瘟菌菌丝在施用Si的叶片细胞内的生长受到显著抑制<sup>[57-59]</sup>,并且酚类和黄酮类物质在这些细胞内积累<sup>[58-59]</sup>。Cruz等<sup>[58]</sup>还发现,在施Si处理的小麦材料中,抗病相关基因的表达强度是对照的2~3倍。上述报道的研究对象都是麦瘟病在叶部的症状,Pagani等<sup>[47]</sup>首次报道了Si对于提高穗部抗性的有效性,但其效果受品种和环境效应影响显著。Cruz等<sup>[60]</sup>通过光学显微镜和扫描电镜观察,发现施用Si后穗轴上菌丝体的生长较对照受到显著抑制,为Si提高穗部抗性提供了进一步证据。

植物抗性诱导剂是一类化学物质的总称,其本身并无杀菌活性,但可诱导植物产生系统获得抗性。与化学杀菌剂相比,其主要优点是会导致病原菌的抗药性。Cruz等<sup>[61]</sup>测试了茉莉酸、脱乙酸壳聚糖、硅酸钾、acibenzolar-S-methyl、乙烯利和磷酸钾对叶部麦瘟病的效果,发现只有磷酸钾和乙烯利表现抗病激活效应。Rios等<sup>[62]</sup>做了类似试验,发现喷施茉莉酸和乙烯利可有效诱导抗性,而acibenzolar-S-methyl的效果不显著。Pagani等<sup>[47]</sup>亦报道了磷酸钾对穗部麦瘟病的有效控制。

施肥对小麦抗麦瘟病也有影响。氮素诱导感病现象在小麦和水稻中普遍存在,过量施氮与麦瘟病和稻瘟病的发生紧密相关<sup>[63]</sup>,因此合适的施氮量有助于对麦瘟病的控制。Debona等<sup>[64]</sup>发现Mg施用量与叶部麦瘟病抗性呈负相关关系,指出这可能与Mg引起的Ca含量下调有关。

#### 4.3 栽培防治

利用栽培措施防治麦瘟病需考虑品种布局、耕作模式、气候条件、农事操作习惯等多种因素,根据当地生产的具体情况,灵活采用关键技术,其中

控制播期是一项最重要的措施之一。在巴西,早播材料通常感病更重,因其开花期前后的气候特别适宜麦瘟病发生,故应尽量避免在4月10日前播种<sup>[4,65]</sup>。在孟加拉国,根据2016年的发病情况,晚播材料比早播材料感病更重(Bahadur Meah,私人交流,2016),这一规律尚待证实。

轮作是控制病害的常用方法,但这种方法在南美对麦瘟病不大适用,因为与小麦轮作的作物如小黑麦、大麦、玉米、燕麦和谷子都是MoT的寄主,无法起到降低田间菌量的作用<sup>[3,20]</sup>。在孟加拉国,利用作物轮作来防治麦瘟病是否可行尚待研究。理论上,小麦播种前实施深耕和去除田间其他寄主也可减少田间菌量,进而降低小麦感染麦瘟病的风险<sup>[12]</sup>。然而,当前生产中广泛倡导保护性耕作,提倡免耕和少耕,与深耕防病策略相悖,并且去除田间其他寄主费工费力,很难大范围推广。

#### 4.4 生物防治

迄今尚无生物防治措施应用于麦瘟病。考虑到MoT与MoO的相似性,可借鉴在稻瘟病上相关研究结果和成功经验,尝试利用对稻瘟病有效的生物制剂,例如无毒的MoO菌株,真菌类的*Exserohilum monoceras*,拮抗细菌*Pseudomonas fluorescens*、*Bacillus polymyxa*、*Bacillus licheniformis*,以及链霉素类等<sup>[66-67]</sup>。首先应检测这些菌株或抗生素对麦瘟病菌的防控效果,然后进行田间试验,因生物防治效果受环境影响很大,只有在大面积田间试验中表现出显著效果后才可应用于生产。另外,*Bipolaris sorokiniana*被报道是MoO的拮抗菌<sup>[66]</sup>,但也是小麦蠕孢叶枯病(spot blotch)的病原菌,这种病害同样在南美和南亚流行,因此该真菌不适合作为麦瘟病的生防菌。

## 5 展望

在过去三十余年,人们积累和总结了大量麦瘟病防控技术和经验,在一定程度上掌握了麦瘟病发病规律、寄主和病原菌互作和抗病性遗传机制,但仍未达到有效控制病害的目标。比如,现有抗源仍很有限,且抗性不高,在不同环境条件下表现也不稳定;可用于辅助选择的分子标记很少,在育种实践中利用十分有限;化学药剂防效尚不理想。与此同时,麦瘟菌仍在持续进化,其流行范围不断扩大,全球变暖增加了该病害在南美和南亚以外区域发生的可能,防治麦瘟病形势十分严峻。

麦瘟病在孟加拉国暴发后, 国际社会给予高度关注, 并采取了积极有效行动, 包括 4 个方面。第一, 反应迅速, 措施得力。该病害 2016 年 2 月中旬发生, 3 月初在媒体报道, 3 月 23 日病样送达英国 The Sainsbury Laboratory, 4 月 14 日科学家证实病害为麦瘟病, 4 月 28 日国际著名期刊 *Nature* 发文报道该病害首次在亚洲出现<sup>[68]</sup>, 5 月 CIMMYT 在玻利维亚建立国际麦瘟病鉴定圃, 并扩繁抗病品种供孟加拉国使用。病害发生后, 孟加拉国政府对发病较轻地块喷施农药, 严重地块焚烧秸秆以控制病原菌传播, 并禁止发病区小麦留种。第二, 多国跨学科协作。面对突发病情, 有来自 CIMMYT、英国、美国、孟加拉国等国家或国际组织的科学家参加, 涉及植物病理、育种、分子遗传、栽培及市场推广等多个学科, 还有种子企业及政府人员参与。为便于种质、菌种等资源交换和信息交流, 在 CIMMYT 推动下, 国际麦瘟病协作网(International Wheat Blast Consortium)续签了为期 5 年(2016 年 7 月 4 日至 2021 年 7 月 3 日)的合作协议, 为联合防控麦瘟病提供框架指南。该协作网成立于 2011 年, 共 13 个单位参加。第三, 技术储备发挥重要作用。麦瘟病在南美出现以后, 美国即引入巴西菌株用于研究, 在美国农业部持续资助下, 堪萨斯州立大学 2009 年开始建立生物安全实验室, 专门对麦瘟病进行研究, 发现 2NS 易位系抗麦瘟病, 且已在育种中使用; 黑麦草致病型 *MoL* 可侵染小麦; 确定肯塔基州发现麦瘟病病穗是 *MoL* 寄主跳跃引起; 发现粗山羊草等麦瘟病新抗源; 模型预测美国东南部为麦瘟病易发区等。堪萨斯州立大学及其合作者 8 年的持续研究为全球抵抗麦瘟病做出巨大贡献。如果没有这些技术储备, 孟加拉国麦瘟病大暴发极有可能引起世界恐慌。第四, 宣传和培训。为普及麦瘟病知识, CIMMYT (<http://www.cimmyt.org/wheat-blast/>) 和堪萨斯州立大学 (<https://www.k-state.edu/wheatblast/>) 分别建立麦瘟病信息网。2016 年 4 月 9 日在巴西召开“第二届国际麦瘟病研讨会”, 为控制麦瘟病在孟加拉国甚至更大范围蔓延开展广泛交流。7 月 26 日至 27 日, CIMMYT 在尼泊尔组织召开了区域协商研讨会, 提出防治麦瘟病的中长期行动计划。2017 年 2 月 4 日至 16 日, 由孟加拉国农业研究所及 CIMMYT 等共同组织“麦瘟病监测预警及防控”专题培训班, 有来自孟加拉国、印度和尼泊尔的 40 余名学员参加。经国际同行共同努力, 麦瘟病在孟加拉国得到了较

好控制, 虽然 2017 年也有发生, 但规模较 2016 年已有明显下降。上述应对机制和措施非常值得我国学习和借鉴, 对维护我国粮食作物安全生产和可持续发展有重要意义。

孟加拉国暴发麦瘟病也给我小麦育种敲响了警钟。我们利用 2NS 特异分子标记对国内主要麦区的 1000 多份品种和苗头品系进行检测, 发现 2NS 频率极低(未发表资料), 预测国内抗麦瘟病资源非常有限。鉴于中国还没有发现麦瘟病, 国内科研单位独立研究非常困难, 因此应尽早加入国际麦瘟病协作网, 积极与 CIMMYT 等单位合作, 尽快开展病害生物学及流行病学、抗病品种筛选和培育及杀菌剂研制等方面研究, 建立病害预测预警和防治关键技术储备体系。借鉴国际成功经验, 建议开展以下六方面工作: (1) 建立病原菌快速监测及预警系统, 利用基因组学等手段及时侦察麦瘟菌可能通过风媒等传入中国。(2) 成立生物安全实验室, 主动引入麦瘟菌用于研究。(3) 与麦瘟病流行地区合作, 鉴定我国小麦种质资源, 发掘新抗源和培育抗病品种, 携带 2NS 的小麦品种对现在南美菌株的抗性比对 30 年前菌株的抗性已有所下降, 未来有失去抗性的风险。(4) 与抗赤霉病研究结合, 开发防治穗部病害杀菌剂及喷施设备。(5) 收集气象数据, 预测厄尔尼诺发生年份及麦瘟病在国内发生的可能区域。(6) 研究 *MoO* 及 *MoL* 在我国的分布及对小麦的交叉侵染。Islam 等<sup>[11]</sup>和 Farman 等<sup>[5]</sup>均发现黑麦草 *MoL* 菌株与部分南美麦瘟病流行菌株在遗传上有极大相似性, *MoL* 的广泛存在势必给小麦生产带来潜在威胁, 一旦满足发病条件, 即可发生寄主跳跃, 侵染小麦, 对此我们必须有所准备。培育抗病品种是防治麦瘟病最经济有效的方法, 在抗源品种匮乏的现阶段, 建议育种中加大对 Milan、Jagger、中麦 175 等品种の利用, 从目前 2NS 广泛应用看, 该易位片段应无不良连锁累赘; 同时, 需挖掘其他新抗源, 并尽快导入到大面积推广品种中。

## References

- [1] Duveiller E, He X, Singh P K. Wheat Blast: An emerging disease in South America potentially threatening wheat production. In: Bonjean A, van Ginkel M, eds. The World Wheat Book. Vol 3. Paris: Lavoisier, 2016. pp 1107–1122
- [2] Igarashi S, Utiamada C M, Igarashi L, Kazuma A H, Lopes R. *Pyricularia* em trigo: 1. Ocorrência de *Pyricularia* sp. no estado do Paraná. *Fitopatol Bras*, 1986, 11: 351–352
- [3] Kohli M M, Mehta Y R, Guzman E, De Viedma L, Cubilla L E.

- Pyricularia blast: a threat to wheat cultivation. *Czech J Genet Plant*, 2011, 47: S130–S134
- [4] Urashima A S, Grosso C R F, Stabili A, Freitas E G, Silva C P, Netto D C S, Franco I, Botton J H M. Effect of *Magnaporthe grisea* on seed germination, yield and quality of wheat. *Advances in Genetics, Genomics and Control of Rice Blast Disease*: Springer, 2009. pp 267–277
- [5] Farman M, Peterson G L, Chen L, Starnes J H, Valent B, Bachi P, Murdock L, Hershman D E, Pedley K F, Fernandes J M C, Bavarese J. The *Lolium* pathotype of *Magnaporthe oryzae* recovered from a single blasted wheat plant in the United States. *Plant Dis*, 2017, 101: 684–692
- [6] Duveiller E, Hodson D, Sonder K, Tiedermann A V. An international perspective on wheat blast. *Phytopathology*, 2011, 101: S220
- [7] 曹学仁, 陈林, 周益林, 段霞瑜. 基于 MaxEnt 的麦瘟病在全球及中国的潜在分布区预测. *植物保护*, 2011, 37(3): 80–83  
Cao X R, Chen L, Zhou Y L, Duan X Y. Potential distribution of *Magnaporthe grisea* in China and the world, predicted by Max-Ent. *Plant Prot* (Beijing), 2011, 37(3): 80–83 (in Chinese with English abstract)
- [8] 彭居刚, 周益林, 何中虎. 警惕麦瘟病全球扩散. *麦类作物学报*, 2011, 31: 989–993  
Peng J L, Zhou Y L, He Z H. Global warning on the spread of wheat blast. *J Triticeae Crops*, 2011, 31: 989–993 (in Chinese with English abstract)
- [9] Cruz C D, Magarey R D, Christie D N, Fowler G A, Fernandes J M, Bockus W W, Valent B, Stack J P. Climate suitability for *Magnaporthe oryzae-Triticum* pathotype in the United States. *Plant Dis*, 2016, 100: 1979–1987
- [10] Malaker P K, Barma N C, Tewari T P, Collis W J, Duveiller E, Singh P K, Joshi A K, Singh R P, Braun H J, Peterson G L. First report of wheat blast caused by *Magnaporthe oryzae* pathotype *Triticum* in Bangladesh. *Plant Dis*, 2016, 100: 2330
- [11] Islam M T, Croll D, Gladioux P, Soanes D M, Persoons A, Bhattacharjee P, Hossain M S, Gupta D R, Rahman M M, Mahboob M G, Cook N, Salam M U, Surovy M Z, Sancho V B, Maciel J L N, Júnior A N, Castroagudín V L, de Assis Reges J T, Ceresini P C, Ravel S, Kellner R, Fournier E, Tharreau D, Lebrun M H, McDonald B A, Stitt T, Swan D, Talbot N J, Saunders D G O, Win J, Kamoun S. Emergence of wheat blast in Bangladesh was caused by a South American lineage of *Magnaporthe oryzae*. *BMC Biol*, 2016, 14: 84
- [12] Igarashi S. Update on wheat blast (*Pyricularia oryzae*) in Brazil. In: Saunders D A, ed. *Wheat for the Nontraditional Warm Areas: A Proceedings of the International Conference*. Foz do Iguaçu, Brazil: CIMMYT, 1990. pp 480–485
- [13] Xavier-Filha M S, Rodrigues F A, Domiciano G P, Oliveira H V, Silveira P R, Moreira W R. Wheat resistance to leaf blast mediated by silicon. *Aust Plant Pathol*, 2011, 40: 28–38
- [14] Prabhu A, Filippi M, Castro N. Pathogenic variation among isolates of *Pyricularia oryzae* affecting rice, wheat, and grasses in Brazil. *Int J Pest Manag*, 1992, 38: 367–371
- [15] Castroagudín V L, Moreira S I, Pereira D A S, Moreira S S, Brunner P C, Maciel J L N, Crous P W, McDonald B A, Alves E, Ceresini P C. *Pyricularia graminis-tritici*, a new *Pyricularia* species causing wheat blast. *Persoonia*, 2016, 37: 199–216
- [16] Couch B C, Kohn L M. A multilocus gene genealogy concordant with host preference indicates segregation of a new species, *Magnaporthe oryzae*, from *M. grisea*. *Mycologia*, 2002, 94: 683–693
- [17] Pieck M L, Ruck A, Farman M, Peterson G L, Stack J P, Valent B, Pedley K F. Genomics-based marker discovery and diagnostic assay development for wheat blast. *Plant Dis*, 2017, 101: 103–109
- [18] Urashima A, Kato H. Pathogenic relationship between isolates of *Pyricularia grisea* of wheat and other hosts at different host development stages. *Fitopatol Bras*, 1998, 23: 30–35
- [19] Maciel J L N, Ceresini P C, Castroagudín V L, Zala M, Kema G H J, McDonald B A. Population structure and pathotype diversity of the wheat blast pathogen *Magnaporthe oryzae* 25 years after its emergence in Brazil. *Phytopathology*, 2014, 104: 95–107
- [20] Urashima A S, Stabili A, Galbieri R. DNA fingerprinting and sexual characterization revealed two distinct populations of *Magnaporthe grisea* in wheat blast from Brazil. *Czech J Genet Plant*, 2005, 41: 238–245
- [21] Farman M L. *Pyricularia grisea* isolates causing gray leaf spot on perennial ryegrass (*Lolium perenne*) in the United States: relationship to *P. grisea* isolates from other host plants. *Phytopathology*, 2002, 92: 245–254
- [22] Urashima A S, Igarashi S, Kato H. Host range, mating type, and fertility of *Pyricularia grisea* from wheat in Brazil. *Plant Dis*, 1993, 77: 1211–1216
- [23] Alves K J P, Fernandes J M C. Influence of temperature and relative air humidity on the sporulation of *Magnaporthe grisea* on wheat. *Fitopatol Bras*, 2006, 31: 579–584
- [24] Cardoso C A de A, Reis E M, Moreira E N. Development of a warning system for wheat blast caused by *Pyricularia grisea*. *Summa Phytopathol*, 2008, 34: 216–221
- [25] Ha X, Wei T, Koopmann B, von Tiedemann A. Microclimatic requirements for wheat blast (*Magnaporthe grisea*) and characterisation of resistance in wheat (meeting abstract). In: Tielkes E, ed. *Resilience of Agricultural Systems against Crises*. Tropentag, September 19–21, 2012, Göttingen-Kassel/Witzenhausen. p 155
- [26] Tosa Y, Hirata K, Tamba H, Nakagawa S, Chuma I, Isobe C, Osue J, Urashima A, Don L, Kusaba M. Genetic constitution and pathogenicity of *Lolium* isolates of *Magnaporthe oryzae* in comparison with host species-specific pathotypes of the blast fungus. *Phytopathology*, 2004, 94: 454–462
- [27] Cruz C D, Kiyuna J, Bockus W W, Todd T C, Stack J P, Valent B. *Magnaporthe oryzae* conidia on basal wheat leaves as a potential source of wheat blast inoculum. *Plant Pathol*, 2015, 64: 1491–1498
- [28] Arruda M A, Bueno C R, Zamprogno K C, Lavorenti N A, Urashima A S. Reaction of wheat to *Magnaporthe grisea* at different stages of host development. *Fitopatol Bras*, 2005, 30: 121–126
- [29] Cruz C D, Bockus W W, Stack J P, Tang X, Valent B, Pedley K F, Peterson G L. Preliminary assessment of resistance among US wheat cultivars to the *Triticum* pathotype of *Magnaporthe oryzae*. *Plant Dis*, 2012, 96: 1501–1505
- [30] Maciel J L N, Danelli A L D, Boaretto C, Forcelini C A. Diagrammatic scale for the assessment of blast on wheat spikes.



- Summa Phytopathol*, 2013, 39: 162–166
- [31] Urashima A S, Kato H. Varietal resistance and chemical control of wheat blast fungus. *Summa Phytopathol*, 1994, 20: 107–112
- [32] Urashima A S, Lavorent N A, Goulart A C, Mehta Y R. Resistance spectra of wheat cultivars and virulence diversity of *Magnaporthe grisea* isolates in Brazil. *Fitopatol Bras*, 2004, 29: 511–518
- [33] Cruz M F A, Maciel J L, Prestes A M, Bombonato E A, Pereira J F, Consoli L. Molecular pattern and virulence of *Pyricularia grisea* isolates from wheat. *Trop Plant Pathol*, 2009, 34: 393–401
- [34] Prestes A, Arendt P, Fernandes J, Scheeren P. Resistance to *Magnaporthe grisea* among Brazilian wheat genotypes. In: Buck H T, Nisi J E, Salomon N, eds. *Wheat Production in Stressed Environments*. Springer, 2007. pp 119–123
- [35] Cruz C D, Peterson G L, Bockus W W, Kankanala P, Dubcovsky J, Jordan K W, Akhunov E, Chumley F, Baldelomar F D, Valent B. The 2NS translocation from *Aegilops ventricosa* confers resistance to the *Triticum* pathotype of *Magnaporthe oryzae*. *Crop Sci*, 2016, 56: 990–1000
- [36] Cruz M F A, Prestes A M, Maciel J L, Scheeren P L. Partial resistance to blast on common and synthetic wheat genotypes in seedling and in adult plant growth stages. *Trop Plant Pathol*, 2010, 35: 24–31
- [37] Bockus W, Cruz C, Kalia B, Gill B, Stack J, Pedley K, Peterson G, Valent B. Reaction of selected accessions of *Aegilops tauschii* to wheat blast, 2011. Plant Disease Management Reports No. 6, The American Phytopathological Society, St. Paul, MN, 2012, p CF005
- [38] Hau V T B, Hirata K, Murakami J, Nakayashiki H, Mayama S, Tosa Y. *Rwt4*, a wheat gene for resistance to *Avena* isolates of *Magnaporthe oryzae*, functions as a gene for resistance to *Panicum* isolates in Japan. *J Gen Plant Pathol*, 2007, 73: 22–28
- [39] Nga N T T, Hau V T B, Tosa Y. Identification of genes for resistance to a *Digitaria* isolate of *Magnaporthe grisea* in common wheat cultivars. *Genome*, 2009, 52: 801–809
- [40] Vy T T P, Hyon G S, Nga N T T, Inoue Y, Chuma I, Tosa Y. Genetic analysis of host-pathogen incompatibility between *Lolium* isolates of *Pyricularia oryzae* and wheat. *J Gen Plant Pathol*, 2014, 80: 59–65
- [41] Cumagun C J R, Anh V L, Vy T T P, Inoue Y, Asano H, Hyon G S, Chuma I, Tosa Y. Identification of a hidden resistance gene in tetraploid wheat using laboratory strains of *Pyricularia oryzae* produced by backcrossing. *Phytopathology*, 2014, 104: 634–640
- [42] Zhan S W, Mayama S, Tosa Y. Identification of two genes for resistance to *Triticum* isolates of *Magnaporthe oryzae* in wheat. *Genome*, 2008, 51: 216–221
- [43] Tagle A G, Chuma I, Tosa Y. *Rmg7*, a new gene for resistance to *Triticum* isolates of *Pyricularia oryzae* identified in tetraploid wheat. *Phytopathology*, 2015, 105: 495–499
- [44] Anh V L, Anh N T, Tagle A G, Vy T T P, Inoue Y, Takumi S, Chuma I, Tosa Y. *Rmg8*, a new gene for resistance to *Triticum* isolates of *Pyricularia oryzae* in hexaploid wheat. *Phytopathology*, 2015, 105: 1568–1572
- [45] Tufan H A, McGrann G R, Magusin A, Morel J B, Miché L, Boyd L A. Wheat blast: histopathology and transcriptome reprogramming in response to adapted and nonadapted *Magnaporthe isolates*. *New Phytol*, 2009, 184: 473–484
- [46] Debona D, Rodrigues F Á, Rios J A, Nascimento K J T. Biochemical changes in the leaves of wheat plants infected by *Pyricularia oryzae*. *Phytopathology*, 2012, 102: 1121–1129
- [47] Pagani A P S, Dianese A C, Café-Filho A C. Management of wheat blast with synthetic fungicides, partial resistance and silicate and phosphite minerals. *Phytoparasitica*, 2014, 42: 609–617
- [48] Rocha J R A S C, Pimentel A J B, Ribeiro G, de Souza M A. Efficiency of fungicides in wheat blast control. *Summa Phytopathol*, 2014, 40: 347–352
- [49] Castroagudín V L, Ceresini P C, de Oliveira S C, Reges J T A, Maciel J L N, Bonato A L V, Dorigan A F, McDonald B A. Resistance to QoI fungicides is widespread in Brazilian populations of the wheat blast pathogen *Magnaporthe oryzae*. *Phytopathology*, 2015, 105: 284–294
- [50] de Oliveira S C, Castroagudín V L, Nunes Maciel J L, Santos Pereira D A, Ceresini P C. Cross-resistance to QoI fungicides azoxystrobin and pyraclostrobin in the wheat blast pathogen *Pyricularia oryzae* in Brazil. *Summa Phytopathol*, 2015, 41: 298–304
- [51] Mesterhazy A, Toth B, Varga M, Bartok T, Szabo-Hever A, Farady L, Lehoczki-Krsjak S. Role of fungicides, application of nozzle types, and the resistance level of wheat varieties in the control of *Fusarium* head blight and deoxynivalenol. *Toxins*, 2011, 3: 1453–1483
- [52] Lehoczki-Krsjak S, Varga M, Mesterházy A. Distribution of prothioconazole and tebuconazole between wheat ears and flag leaves following fungicide spraying with different nozzle types at flowering. *Pest Manag Sci*, 2014, 71: 105–113
- [53] Goulart A C P, Paiva F A. Controle de *Pyricularia oryzae* e *Helminthosporium sativum* pelo tratamento de sementes de trigo com fungicidas. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 1991, 26: 1983–1988
- [54] Debona D, Rodrigues F, Rios J A, Nascimento K, Silva L. The effect of silicon on antioxidant metabolism of wheat leaves infected by *Pyricularia oryzae*. *Plant Pathol*, 2014, 63: 581–589
- [55] Rios J A, Rodrigues F A, Debona D, Silva L C. Photosynthetic gas exchange in leaves of wheat plants supplied with silicon and infected with *Pyricularia oryzae*. *Acta Physiol Plant*, 2014, 36: 371–379
- [56] Perez C E A, Rodrigues F Á, Moreira W R, DaMatta F M. Leaf gas exchange and chlorophyll a fluorescence in wheat plants supplied with silicon and infected with *Pyricularia oryzae*. *Phytopathology*, 2014, 104: 143–149
- [57] Sousa R S, Rodrigues F A, Schurt D A, Souza N F A, Cruz M F A. Cytological aspects of the infection process of *Pyricularia oryzae* on leaves of wheat plants supplied with silicon. *Trop Plant Pathol*, 2013, 38: 472–477
- [58] Cruz M F A, Debona D, Rios J A, Barros E G, Rodrigues F A. Potentiation of defense-related gene expression by silicon increases wheat resistance to leaf blast. *Trop Plant Pathol*, 2015, 40: 394–400
- [59] da Silva W L, Cruz M F A, Fortunato A A, Rodrigues F Á. Histochemical aspects of wheat resistance to leaf blast mediated by silicon. *Sci Agric*, 2015, 72: 322–327
- [60] Cruz M F A, Silva L A F, Rios J A, Debona D, Rodrigues F Á.

- Microscopic aspects of the colonization of *Pyricularia oryzae* on the rachis of wheat plants supplied with silicon. *Bragantia*, 2015, 74: 207–214
- [61] Cruz M F A, Diniz A P C, Rodrigues F A, de Barros E G. Foliar application of products on the reduction of blast severity on wheat. *Trop Plant Pathol*, 2011, 36: 424–428
- [62] Rios J A, Rodrigues F Á, Debona D, Resende R S, Moreira W R, Andrade C C L. Induction of resistance to *Pyricularia oryzae* in wheat by acibenzolar-S-methyl, ethylene and jasmonic acid. *Trop Plant Pathol*, 2014, 39: 224–233
- [63] Ballini E, Nguyen T T, Morel J B. Diversity and genetics of nitrogen-induced susceptibility to the blast fungus in rice and wheat. *Rice*, 2013, 6: 1–13
- [64] Debona D, Rios J A, Nascimento K J T, Silva L C, Rodrigues F A. Influence of *Magnesium* on physiological responses of wheat infected by *Pyricularia oryzae*. *Plant Pathol*, 2015, 65: 114–123
- [65] Mehta Y, Riede C, Campos L, Kohli M. Integrated management of major wheat diseases in Brazil: an example for the Southern Cone region of Latin America. *Crop Prot*, 1992, 11: 517–524
- [66] Manandhar H K, Jørgensen H J L, Mathur S B, Smedegaard-Petersen V. Suppression of rice blast by preinoculation with avirulent *Pyricularia oryzae* and the nonrice pathogen *Bipolaris sorokiniana*. *Phytopathology*, 1998, 88: 735–739
- [67] Skamnioti P, Gurr S J. Against the grain: safeguarding rice from rice blast disease. *Trends Biotechnol*, 2009, 27: 141–150
- [68] Callaway E. Devastating wheat fungus appears in Asia for first time. *Nature*, 2016, 532: 421–422