

禾谷镰刀菌和亚洲镰刀菌的寄主适应性研究

高美玲^{1,2*}, 李春盈³

(1. 大连工业大学食品学院, 辽宁大连 116034) (2. 西北农林科技大学植物保护学院, 陕西杨凌 712100)
(3. 河南省农业科学院小麦研究所, 河南郑州 450002)

摘要: 该文研究了不同地域来源禾谷镰刀菌和亚洲镰刀菌对小麦、玉米和水稻三种寄主植物的适应性。结果表明, 来自湖北、安徽、江苏、河北的禾谷镰刀菌产毒基因型均为 15ADON 型菌株, 而来自湖北、安徽、江苏、福建的亚洲镰刀菌产毒基因型均为 3ADON 型。将不同地域来源菌株以小麦秸秆粉末 (WA)、玉米秸秆粉末 (MA) 和水稻秸秆粉末 (RA) 为培养基质分别在 25 °C 和 15 °C 条件下培养, 发现各菌株在 WA 中的生长速率最大, 然而在 MA 和 RA 中的生长速率均显著下降。与 WA 相比, 禾谷镰刀菌和亚洲镰刀菌在 25 °C 分别下降为 25.75% 和 35.06% (MA), 25.88% 和 24.97% (RA), 在 15 °C 分别下降为 23.01% 和 25.22% (MA), 27.16% 和 23.71% (RA)。在小麦秸秆 (WS)、玉米秸秆 (MS) 和水稻秸秆 (RS) 产子囊壳生物量进行比较, 观察到 WS 是两种菌株产子囊壳的最适宜寄主, 同时发现禾谷镰刀菌对 MS 适应性高于 RS, 而亚洲镰刀菌对 RS 适应性高于 MS。该研究结果表明, 禾谷镰刀菌和亚洲镰刀菌对上述三种寄主植物的适应性不同, 相关研究结果可为源头控制粮食赤霉病发生和降低镰刀菌毒素污染提供理论指导。

关键词: 禾谷镰刀菌; 亚洲镰刀菌; 毒素化学型; 寄主适应性

文章编号: 1673-9078(2025)02-61-70

DOI: 10.13982/j.mfst.1673-9078.2025.2.0100

Investigating Host Adaptation of *Fusarium graminearum* and *Fusarium asiaticum*

GAO Meiling^{1,2*}, LI Chunying³

(1. School of Food Science and Technology, Dalian Polytechnic University, Dalian 116034, China)

(2. College of Plant Protection, Northwest A&F University, Yangling 712100, China)

(3. Wheat Research Institute, Henan Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450002, China)

Abstract: The adaptability of *Fusarium graminearum* and *Fusarium asiaticum* to three different host plants (wheat, maize, and Asian cultivated rice) was investigated. Strains from different geographic origins in China were isolated based on their 3ADON or 15ADON trichothecene chemotype. The results displayed that the *F. graminearum* strains from Hubei, Anhui, Jiangsu, and Hebei exhibited the 15ADON chemotype, whereas the *F. asiaticum* strains from Hubei, Anhui, Jiangsu, and Fujian displayed the 3ADON chemotype. All strains were cultured on wheat straw (WA), maize straw (MA), and rice powder (RA) substrates at 25 and 15 °C separately. The growth rates of all strains were found to be highest on WA substrate, whereas they were significantly decreased on MA and RA substrates. In particular, at 25 °C, the growth rates at 25 °C for

引文格式:

高美玲, 李春盈. 禾谷镰刀菌和亚洲镰刀菌的寄主适应性研究[J]. 现代食品科技, 2025, 41(2): 61-70.

GAO Meiling, LI Chunying. Investigating host adaptation of *Fusarium graminearum* and *Fusarium asiaticum* [J]. Modern Food Science and Technology, 2025, 41(2): 61-70.

收稿日期: 2024-01-22

基金项目: 中国博士后科学基金项目 (2022M712613); 陕西省重点研发计划项目 (024NC-YBXM-061); 河南省农业科学院自主创新项目 (2022ZC03)

作者简介: 高美玲 (1987-), 女, 博士, 讲师, 研究方向: 食品中真菌毒素危害控制, E-mail: gaoml@dlpu.edu.cn; 共同第一作者: 李春盈 (1976-), 男, 本科, 助理研究员, 研究方向: 遗传育种, E-mail: lichunying0661@163.com

F. graminearum and *F. asiaticum* decreased by 25.75% and 35.06% on MA, and 25.88% and 24.97% on RA, respectively, compared with those on WA. Similarly, at 15 °C, the growth rates reduced by 23.01% and 25.22% on MA, and 27.16% and 23.71% on RA, respectively. By comparing the perithecial biomasses produced by each strain on wheat straw (WS), maize straw (MS), and rice straw (RS), WS was observed to be the most suitable host for perithecial formation for both *F. graminearum* and *F. asiaticum* strains. Simultaneously, *F. graminearum* was found to demonstrate a higher adaptability to MS than to RS, whereas *F. asiaticum* was more adaptable to RS than MS. The research findings demonstrate that *F. graminearum* and *F. asiaticum* exhibit distinct adaptability to the three host plants described above. The research results can provide theoretical guidance for preventing *Fusarium* head blight and reducing *Fusarium* mycotoxin contamination in grains at the source.

Key words: *Fusarium graminearum*; *Fusarium asiaticum*; toxin chemotypes; host adaptation

小麦赤霉病 (*Fusarium* Head Blight) 又被称为“麦穗枯”“烂麦头”，是一种世界性的真菌病害，被称为小麦的“癌症”。小麦赤霉病在小麦各发育期均可以发生，发病症状主要分为苗枯、茎基腐、秆腐和穗腐，其中以穗腐的危害最大^[1]。在小麦扬花期，温湿度适宜的条件下，尤其是遇到连续降雨，极易造成小麦赤霉病暴发流行。自 1936 年我国首次报道小麦赤霉病以来，该病害在我国的常发区为黄淮麦区和长江中下游地区，其中长江中下游地区危害较重，属常发高发区，一般年份发病面积为 4 000.5 万亩至 4 999.5 万亩^[2]。2010 年以来，受全球变暖、耕作制度以及生产模式的变化等，我国小麦赤霉病的流行区域逐渐扩大，流行频率日益升高^[2,3]。当前，该病害已经扩展到我国北部和西部的冬小麦区，病害流行整体呈北扩西移的趋势^[2-4]。调查结果表明，2001 至 2020 年间，有 10 年小麦赤霉病严重爆发，年均发病面积超过 4 995 万亩，其中 2012 年发病面积高达 14 917.65 万亩，造成了巨大的经济损失^[4]。

小麦赤霉病不仅严重降低小麦的产量，对小麦生产造成严重经济损失，籽粒干瘪还会降低使小麦的出粉率，导致小麦品质大大下降。更严重的是，病原菌还会在被感染的小麦等谷物籽粒中产生多种对人畜有害的真菌毒素^[2-4]。脱氧雪腐镰刀菌烯醇 (Deoxynivalenol, DON, 又称呕吐毒素)、雪腐镰刀菌烯醇 (Nivalenol, NIV) 和玉米赤霉烯酮 (Zearalenone, ZEN) 等是谷物中污染率最高，污染程度最为严重的站真菌毒素，普遍存在于粮食作物及其制品中^[5-8]。呕吐毒素具有广泛的毒性效应，当人或动物食用了被病菌污染后的粮食作物，情况轻微者会出现发烧、恶心、腹泻等症状，严重者还会

造成免疫紊乱、生育毒性，甚至死亡^[9,10]。

禾谷镰刀菌复合种 (*Fusarium graminearum* Species Complex, FGSC) 是引起我国小麦赤霉病的主要病原菌^[2,6,11,12]。禾谷镰刀菌复合种在真菌分类学上属于半知菌门 (Fungi)、丝孢纲 (Hyphomycetes)、瘤座孢目 (Tuberculariales)、瘤座孢科 (Tuberculariaceae)、镰刀菌属 (*Fusarium*)。现有研究表明，该复合种至少包含 16 个种^[13]，而禾谷镰刀菌 (*Fusarium graminearum*) 和亚洲镰刀菌 (*Fusarium asiaticum*) 是危害我国小麦等禾谷类作物的优势病原菌^[14-19]。FGSC 菌株包含三种 B 型单端孢霉烯产毒类型，即 3-乙酰基脱氧雪腐镰刀菌烯醇 (3-Acetyldeoxynivalenol, 3ADON) 及 15-乙酰基脱氧雪腐镰刀菌烯醇 (15-Acetyldeoxynivalenol, 15ADON) 和 NIV 型，其中，3ADON 和 15ADON 型菌株亦统称为 DON 型^[6,11-19]。研究表明，在侵染寄主的过程中单端孢霉烯毒素具有毒力因子的作用，可以促进病害的扩展，且毒素对不同寄主的毒力作用存在差异^[20]。

现有研究表明，受年均气温、轮作模式等多种因素的影响 FGSC 存在显著的地理分布差异。此外，由于寄主植物和地理环境的不同，不同菌株产毒类型的组成也有差异。除此之外，我国长江流域以北区域种植方式以小麦-玉米轮作为主，而长江流域以南区域以小麦-水稻轮作为主，轮作模式的差异也对 FGSC 菌株的地理分布和病害的发生产生一定的影响^[21]。因此，以优势病原菌禾谷镰刀菌和亚洲镰刀菌为研究对象，结合农业生产实际，分析菌株的适应性或对寄主的选择偏好性，相关结果将为病害防控措施的制定提供基础，从而达到从源头控制小麦赤霉病发生，降低镰刀菌毒素对粮食作物危害的目的。

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 供试菌种

本研究选取了我国不同地理来源和产毒类型的8株镰刀菌进行研究,包括4株禾谷镰刀菌(湖北菌株180142、安徽菌株170127、江苏菌株180191和河北菌株172180,均为15ADON化学型)和4株亚洲镰刀菌(湖北菌株180128、安徽菌株180102、江苏菌株180199和福建菌株171124,均为3ADON化学型)(表1)。所用菌株由中国农业科学院植物保护研究所作物真菌病害流行与防控创新团队提供。

表1 镰刀菌的地理来源、TEF基因测序及毒素化学型鉴定结果

Table 1 The geographical origins, TEF gene and chemotype identification results of *Fusarium* strains assayed

菌株编号	地域来源	TEF/bp	鉴定结果	毒素化学型		
				3ADON	15ADON	NIV
180142	湖北	681	<i>F. graminearum</i>	-	+	-
170127	安徽	684	<i>F. graminearum</i>	-	+	-
180191	江苏	605	<i>F. graminearum</i>	-	+	-
172180	河北	685	<i>F. graminearum</i>	-	+	-
180128	湖北	678	<i>F. asiaticum</i>	+	-	-
180102	安徽	1097	<i>F. asiaticum</i>	+	-	-
180199	江苏	685	<i>F. asiaticum</i>	+	-	-
171124	福建	672	<i>F. asiaticum</i>	+	-	-

注：“+”表示产生此类毒素；“-”表示不产生此类毒素。

1.1.2 培养基配制

马铃薯葡萄糖琼脂培养基(Potato Dextrose Agar, PDA): 46.0 g 马铃薯葡萄糖琼脂粉(青岛海博生物技术有限公司),去离子水定容至1 L, 121 °C 高温高压灭菌15 min。

小麦秸秆粉末琼脂培养基(Wheat Agar, WA)、玉米秸秆粉末琼脂培养基(Maize Agar, MA)以及水稻秸秆粉末琼脂培养基(Rice Agar, RA): 将干燥的小麦、玉米和水稻秸秆用剪刀剪成约1 cm 小段,用破壁机粉碎成粉末,过筛网后,分别称取6.0 g 至600 mL 去离子水中,再分别加入9.0 g 琼脂粉,121 °C 高温高压灭菌15 min。

羧甲基纤维素钠液体培养基(Carboxymethylcellulose

Sodium Medium, CMC): 15 g CMC, 1.0 g NH₄NO₃、1.0 g KH₂PO₄、0.5 g MgSO₄·7H₂O、1.0 g Yeast Extract, 去离子水定容至1 L, 121 °C 高温高压灭菌15 min。

酵母浸出粉胨葡萄糖液体培养基(Yeast Extract Peptone Dextrose Medium, YEPD): 3.0 g Yeast Extract、10.0 g Peptone、20.0 g Dextrose, 去离子水定容至1 L, 121 °C 高温高压灭菌15 min。

1.1.3 不同植物秸秆制备

小麦秸秆(Wheat Straw, WS)、玉米秸秆(Maize Straw, MS)和水稻秸秆(Rice Straw, RS), 分别进行烘干以除去水分和灰层,烘干温度为50 °C, 时间为2 d。将秸秆外层包裹的枯叶剥掉,只留下内部光滑的秸秆部分。用小刀将外部划成约5 mm 的宽条,然后再用剪刀剪成4 cm 小段。将所有剪好的秸秆放在塑料平皿中,用两层报纸包裹并用橡皮筋包扎好,于121 °C 高温高压下灭菌15 min,冷却至室温后在50 °C 电热恒温鼓风干燥箱烘干,备用。

1.2 仪器与设备

SX-700 蒸汽灭菌器,日本TOMY公司;JYS-M01 中药材磨粉机,九阳股份有限公司;ST1R Plus 高速冷冻离心机,美国赛默飞世尔科技公司;846-x070-301 Biometra Tone 96G PCR 扩增仪,德国analytik Jena公司;ChemiDoc™ XRS System170-8070 凝胶成像分析系统,美国BIO-RAD公司。

1.3 试验方法

1.3.1 菌株鉴定

将待测菌株在PDA板上培养3 d,沿菌落边缘打3~5个5 mm 菌饼,将菌饼转入含有50 mL CMC 液体培养基的锥形瓶中,25 °C, 180 r/min 培养3 d后用无菌纱布过滤孢子悬浮液,3 500 r/min 离心10 min 收集孢子,将孢子转移至含有50 mL YEPD 的锥形瓶中,25 °C、180 r/min 培养10~12 h后,用无菌滤布过滤收集菌丝,并用蒸馏水冲洗2~3次,灭菌滤纸吸干水分。参照文献^[22],采用CTAB法提取菌株基因组DNA。

本研究采用翻译延长因子1 α (Translation Elongation Factor 1 α , TEF)基因测序比对分析的方法对所有菌株进行鉴定。所用引物为TEF-ef1(5'-ATGGGTAAGGA(A/G)GACAAGAC-3')和TEF-ef2(5'GGA(G/A)GTACCAGT(G/C)

ATCATGTT-3')^[23]。PCR 扩增在 50 μL 反应体系进行：10 \times Ex Taq buffer 5 μL 、dNTP Mixture 4 μL 、TaKaRa Ex Taq 0.25 μL 、上下游引物各 1 μL 、DNA 模板 1 μL 加 ddH₂O 补足至 50 μL 。PCR 反应程序：94 $^{\circ}\text{C}$ 预变性 4 min；94 $^{\circ}\text{C}$ 变性 40 s，58 $^{\circ}\text{C}$ 退火 40 s，72 $^{\circ}\text{C}$ 延伸 1.5 min，35 个循环，72 $^{\circ}\text{C}$ 终延伸 10 min。扩增产物用 1% 琼脂糖凝胶电泳进行检测。将扩增的 PCR 产物送公司进行测序，得到的测序结果提交至 *Fusarium* ID 数据库 (<http://isolate.fusariumdb.org/blast.php>) 进行 Blast 比对分析。

1.3.2 菌株产毒化学型鉴定

参照文献^[24]，利用基于 *Tri3* 和 *Tri12* 设计的产毒化学型鉴定引物对所有菌株基因组进行扩增。50 μL PCR 反应体系：10 \times Ex Taq buffer 5 μL 、dNTP Mixture 4 μL 、TaKaRa Ex Taq 0.25 μL 、上下游引物各 1 μL 、DNA 模板 1 μL 加 ddH₂O 补足至 50 μL 。PCR 反应程序：94 $^{\circ}\text{C}$ 预变性 5 min；94 $^{\circ}\text{C}$ 变性 30 s，58 $^{\circ}\text{C}$ 退火 45 s，72 $^{\circ}\text{C}$ 延伸 1 min，35 个循环，72 $^{\circ}\text{C}$ 终延伸 10 min。扩增产物用 1 wt.% 琼脂糖凝胶电泳进行检测。

1.3.3 菌株形态和生长速率测定

在超净工作台中，将保藏状态的菌株转接至 PDA 培养基中，置于 25 $^{\circ}\text{C}$ 恒温培养箱中黑暗培养，培养 3 d 后，沿菌落边缘打直径为 5 mm 菌饼，分别转接至新的 PDA 培养基中央，置于 25 $^{\circ}\text{C}$ 恒温培养箱中黑暗倒置培养 3~5 d，拍照记录。每个菌株设置三个重复，每天同一时间用直尺分别测量菌落的长径和短径，记录数据并进行分析。

1.3.4 菌株在不同培养基上的菌落形态和生长速率分析

将活化好的菌株沿菌落边缘打直径为 5 mm 的菌饼，分别转接至 WA、MA 以及 RA 培养基的中央，每种培养基设置三个重复，并设置空白对照，分别置于 15 $^{\circ}\text{C}$ 、25 $^{\circ}\text{C}$ 恒温培养箱进行黑暗培养。将所有菌株在 WA、MA、RA 培养基上 15 $^{\circ}\text{C}$ 、25 $^{\circ}\text{C}$ 培养 3 d 后，用直尺分别测量菌落的长径和短径，记录数据并进行分析。

1.3.5 不同寄主对菌株有性生殖的影响

在超净工作台中，将灭菌后的滤纸平铺在无菌培养皿中，沿滤纸边缘加入 2 mL 无菌水，使滤纸润湿，在每个培养皿中对称放置两组同种秸秆，每组三段。将活化好的菌株沿菌落边缘打 5 mm 菌饼，

将菌饼转接至培养皿中每组秸秆的中央，进行三次生物学重复，并设置空白对照。将所有培养皿放置在 25 $^{\circ}\text{C}$ 的恒温培养箱中培养并持续观察，期间注意添加无菌水，保持滤纸湿润。培养 2 d 后，在无菌超净工作台内，用牙签挑掉秸秆上面的菌饼，继续培养 2 d 后，在无菌超净工作台内，用无菌牙签刮去秸秆表面的菌丝。刮完菌丝后，培养皿继续在黑光灯下照射培养，培养至 14 d，即完成一个周期，其中在黑光灯照射下共培养 10 d。分别于第 3、9 及 14 天对菌落的生长状态进行观察，并拍照。

15 $^{\circ}\text{C}$ 下的寄主秸秆接种实验步骤与 25 $^{\circ}\text{C}$ 条件下的处理相同，因菌株生长速度较慢，故培养 21 d 为一个周期，其中在黑光灯照射下共培养 17 d。分别于第 3、9、14、18 及 21 天对菌落的生长状态进行观察，并拍照记录。

1.3.6 数据统计与分析

数据处理方面，采用 SPSS 19.0 软件进行平均值、标准差和方差分析等处理，并使用 GraphPad Prism 8.0 (GraphPad Software, San Diego, CA, USA) 软件绘制图表，实验结果的表示方式为平均值 \pm 标准差。每个实验重复操作三次。

2 结果与讨论

2.1 菌株 *TEF* 基因测序和化学型鉴定结果

以我国长江为分界线，选取了河北、湖北、安徽、江苏、福建五个省份的镰刀菌菌株进行分析。将各菌株 *TEF* 基因进行测序后，数据库 BLAST 比对的鉴定结果表明，8 株菌株中禾谷镰刀菌和亚洲镰刀菌各 4 株，具体鉴定结果见表 1。产毒基因型鉴定结果表明，来自湖北、安徽、江苏、河北的 4 株禾谷镰刀菌均为 15ADON 型菌株，无 3ADON 型和 NIV 型，而来源于湖北、安徽、江苏、福建的 4 株亚洲镰刀菌均为 3ADON 型 (表 1)。

多年来的调查结果表明，亚洲镰刀菌和禾谷镰刀菌是危害我国小麦、大麦、玉米等作物的优势菌群^[14-19]。其中亚洲镰刀菌包含三种不同的产毒类型，其中以 3ADON 型菌株为主，其次是 15ADON 型菌株，NIV 型菌株次之；而我国的禾谷镰刀菌群体中只有 15ADON 型菌株，暂未发现 3ADON 型和 NIV 型菌株^[14-19]。本研究鉴定结果表明，所用的 4 株禾谷镰刀菌均为 15ADON 型，而 4 株亚洲镰刀菌均为 3ADON 型。亚洲镰刀菌和禾谷镰刀菌在不同寄主

的差异性分布,说明两个种群对不同寄主的适应性存在差异,即对寄主存在一定的选择偏好性^[25]。本研究选取我国赤霉病频发地区的菌株进行菌株适应性研究,具有一定的代表性,相关结果有望对开展病害和毒素污染防控提供科学依据。

亚洲镰刀菌和禾谷镰刀菌的种群分布受气候影响严重。由于气候变化等原因,上世纪90年代,在荷兰 *F. graminearum* 的种群比例迅速扩张,并逐步取代了引起小麦赤霉病的 *F. culmorum* 成为优势菌群^[26]。在20世纪90年代之前,15ADON型禾谷镰刀菌在美国和加拿大占绝对优势^[27]。然而,受气候变化和单一作物连续种植的影响,1998年至2004年间,禾谷镰刀菌种群结构发生了巨大变化,3ADON型禾谷镰刀菌的种群在加拿大和美国急剧增加^[28]。Zhang等^[14]对危害我国小麦的FGSC菌株进行了系统分析,结果表明,亚洲镰刀菌和禾谷镰刀菌在我国的地理分布存在显著差异,其中,亚洲镰刀菌主要分布在年平均气温较高的长江流域及以南地区,而禾谷镰刀菌则主要分布在年平均气温较低的北方地区。类似地,Ndoye等^[18]对引起我国玉米穗腐病的FGSC种群进行研究后得出了相似的结果,即亚洲镰刀菌主要分布在温暖的南方地区,而禾谷镰刀菌主要分布在温度偏度的北方地区。

2.2 菌落形态特征

如图1a所示,从菌落形态可以看出,所有菌株在PDA培养基中菌丝均呈绵白状且较为致密,气生菌丝颜色为白色,菌落边缘较整齐。不同地域的禾谷镰刀菌和亚洲镰刀菌菌株均可产生赤红色色素,统计分析结果表明,各菌株生长速率基本一致,无显著性差异(图1b)。

产毒化学型对菌株的种群分布和适应性具有重要影响^[29]。本研究中的8株镰刀菌都属于DON型菌株,其中4株禾谷镰刀菌均为15ADON型,4株亚洲镰刀菌都是3ADON型。就产毒类型而言,不同菌株在菌落形态上无显著差异。现有研究普遍认为3ADON型菌株具有致病力高,产毒能力强等生物学优势。Puri等^[30]比较分析了美国北达科他州禾谷镰刀菌的化学型变化。结果表明,2008年新分离的菌株以3ADON型为主,而2000年及之前的菌株以15ADON型为主。其中,3ADON型菌株的种群比例发生了显著变化,增长了15倍。致病力和产毒培养结果表明,与15ADON分离株相比,3ADON分离株可以产生更多的DON毒素,并在其产孢量

亦更多,这表明新出现的3ADON群体比之前的15ADON群体具有适应性优势^[30]。Zhang等^[19]的研究结果表明,与NIV型菌株相比,3ADON型亚洲镰刀菌在致病力、生长速率和产毒等表型方面均表现出明显的优势。Nicolli等^[31]对3ADON、15ADON和NIV型菌株(30株)的产子囊壳能力、菌丝生长、产孢、萌发、致病力等生物学表型进行了系统分析,结果表明,3ADON和15ADON型菌株的致病力普遍高于NIV型菌株。Liu等^[32]比较了3ADON、15ADON和NIV型镰刀菌的适应性,结果表明,3ADON和15ADON型菌株在自然条件下的适应性强与NIV型菌株。其中,15ADON型菌株在子囊壳形成和孢子释放方面具有优势,而3ADON型菌株则可以产生更多的DON毒素。因此,基于现有研究,我们认为一般情况下DON型菌株(包括3ADON和15ADON型)对小麦的致病力较NIV型菌株强。

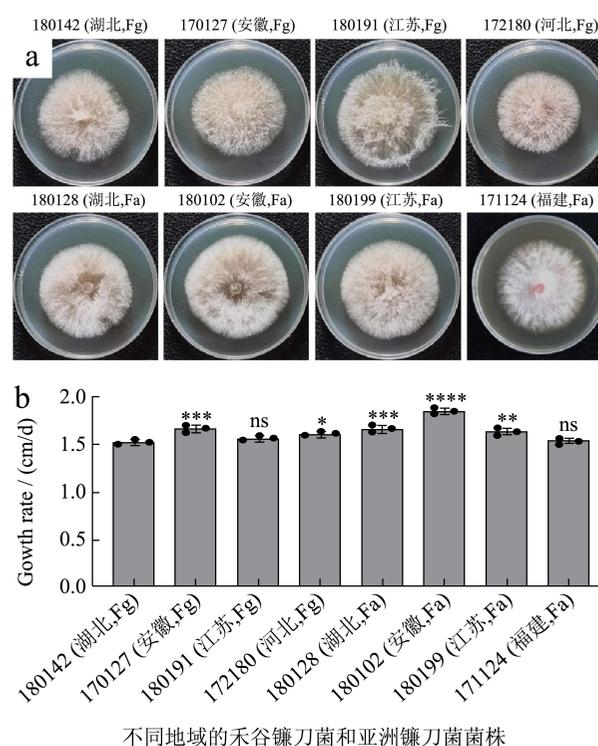


图1 镰刀菌在PDA上培养3天的菌落形态(a)和生长速率(b)

Fig.1 Morphology (a) and growth rates (b) of *Fusarium* strains cultured on PDA for 3 days

注: ns表示无统计学意义; *表示 $P < 0.05$; **表示 $P < 0.01$; ***表示 $P < 0.001$; ****表示 $P < 0.0001$ 。

2.3 不同培养基对菌落形态和生长速率的影响
将菌株接种至WA、MA、RA培养基上培养,

3 d 后对菌落形态进行观察。由图 2 可知, 在 25 °C 和 15 °C 两种温度条件下, 菌株在不同寄主培养基上的生长状态整体较为一致, 菌落边缘都比较规则, 呈圆形均匀生长, 气生菌丝呈毛绒状且致密, 为白色。此外, 两种镰刀菌在 WA 和 MA 上均产生赤红色色素, 而 RA 上产生的色素明显较少。由此表明, 温度对两类镰刀菌在寄主培养基上的选择性无显著影响。

通过测量菌株生长速率发现, 不同地域来源的菌株均可在三种培养基上正常生长, 但禾谷镰刀菌和亚洲镰刀菌在不同类型培养基上的生长速率显著不同。25 °C 培养 3 d 后, 所有菌株在 WA 培养基上生长状态最好, 而在 MA 和 RA 培养基上的生长状态略差。统计结果表明, 相对于 WA 培养基, 禾谷镰刀菌和亚洲镰刀菌在 MA 培养基上生长速率分别降低了 25.75% 和 35.06%, 而在 RA 培养基上则分别降低了 25.88% 和 24.97% (见表 2)。进一步分析发现, 就 MA 和 RA 两种基质而言, 禾谷镰刀菌在

MA 和 RA 培养基的生长速率比较接近, 没有表现出明显的偏好性, 但亚洲镰刀菌在 RA 培养基的平均生长速率比在 MA 培养基增加了 15.54%, 说明相同条件下, 亚洲镰刀菌更偏好于在 RA 培养基上生长。

将不同地域来源的菌株接种上述三种培养基后在 15 °C 进行培养, 3 d 后观察到菌株的生长速率差异与 25 °C 条件下具有相同的趋势。统计结果表明, 相对于 WA 培养基, 4 株禾谷镰刀菌在 MA 和 RA 培养基上的平均生长速率分别降低了 23.01% 和 25.22%, 而 4 株亚洲镰刀菌在 MA 和 RA 培养基上则分别降低了 27.16% 和 23.71% (见表 2)。

上述结果表明, 相对于玉米和水稻, 禾谷镰刀菌和亚洲镰刀菌更适宜在小麦基质中生长。因此, 自然条件下, 小麦可能是两种菌株的首选寄主, 且这种偏好性不受温度条件的限制。此外, 进一步比较发现, 就 MA 和 RA 两种基质而言, 禾谷镰刀菌没有表现出明显的偏好性差异, 而亚洲镰刀菌对水稻表现出明显的寄主偏好性。

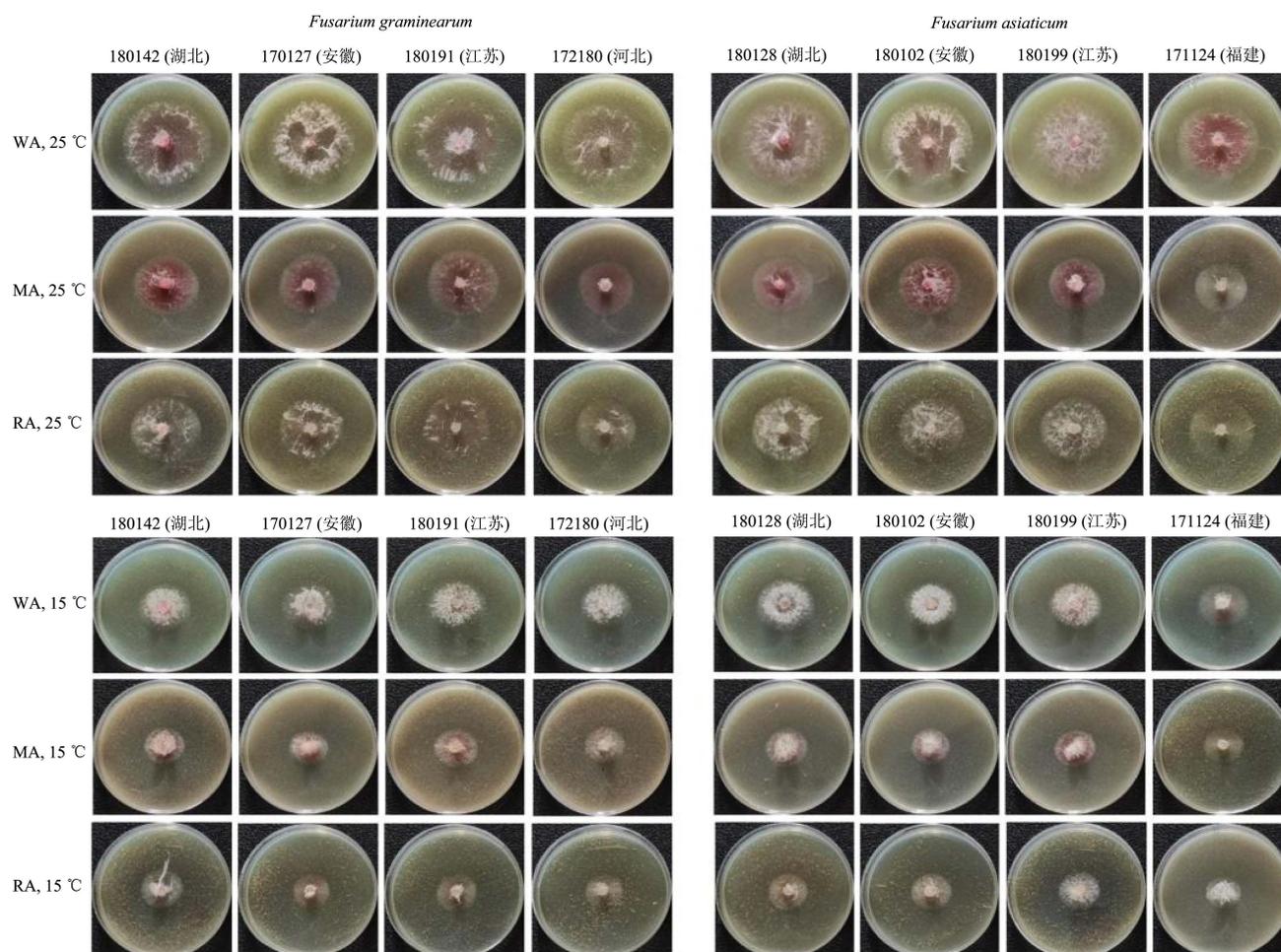


图 2 在 25 °C 和 15 °C 条件下不同基质中培养 3 d 的菌落形态

Fig.2 Morphology of *Fusarium* strains cultured at 25 °C and 15 °C for 3 days on different culture substrates

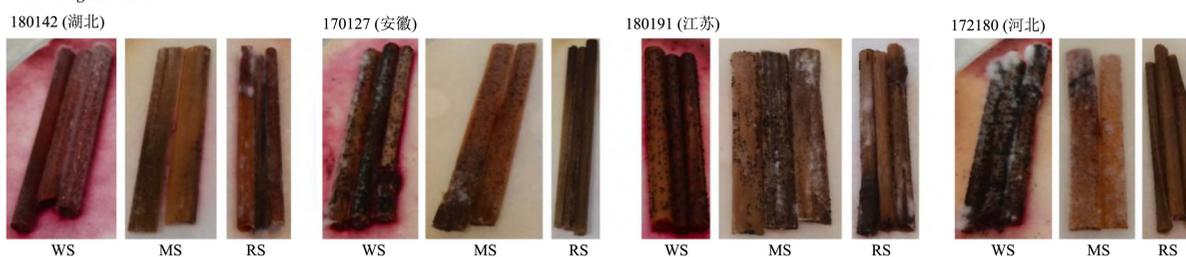
表 2 在 25 °C 和 15 °C 条件下不同基质培养菌株 3 d 的生长速率

Table 2 Growth rates of *Fusarium* strains cultured at 25 °C and 15 °C, respectively, for 3 days on different culture substrates

菌株编号 (来源, 种属)	25 °C/(cm/d)			15 °C/(cm/d)		
	WA	MA	RA	WA	MA	RA
180142 (湖北, Fg)	1.87 ± 0.07 ^b	1.30 ± 0.04 ^a	1.48 ± 0.04 ^a	1.12 ± 0.03 ^a	0.86 ± 0.01 ^a	0.87 ± 0.05 ^b
170127 (安徽, Fg)	1.85 ± 0.02 ^a	1.34 ± 0.05 ^b	1.33 ± 0.01 ^a	1.14 ± 0.02 ^a	0.85 ± 0.03 ^a	0.83 ± 0.01 ^a
180191 (江苏, Fg)	1.90 ± 0.01 ^a	1.45 ± 0.04 ^a	1.41 ± 0.05 ^b	1.19 ± 0.03 ^a	0.93 ± 0.03 ^a	0.88 ± 0.02 ^a
172180 (河北, Fg)	1.76 ± 0.02 ^a	1.39 ± 0.04 ^a	1.25 ± 0.02 ^a	1.07 ± 0.03 ^a	0.84 ± 0.01 ^a	0.80 ± 0.03 ^a
180128 (湖北, Fa)	2.05 ± 0.02 ^a	1.34 ± 0.08 ^b	1.48 ± 0.03 ^a	1.24 ± 0.01 ^a	0.87 ± 0.01 ^a	0.89 ± 0.01 ^a
180102 (安徽, Fa)	1.98 ± 0.04 ^a	1.32 ± 0.05 ^b	1.45 ± 0.01 ^a	1.15 ± 0.02 ^a	0.86 ± 0.03 ^a	0.90 ± 0.03 ^a
180199 (江苏, Fa)	1.88 ± 0.02 ^a	1.21 ± 0.05 ^b	1.43 ± 0.06 ^b	1.15 ± 0.05 ^b	0.87 ± 0.02 ^a	0.88 ± 0.01 ^a
171124 (福建, Fa)	1.82 ± 0.02 ^a	1.15 ± 0.02 ^a	1.44 ± 0.02 ^a	1.10 ± 0.02 ^a	0.78 ± 0.02 ^a	0.87 ± 0.01 ^a

注: 同列右肩不同的小写字母表示具有显著差异 ($P < 0.05$), 相同字母表示无显著差异。

Fusarium graminearum



Fusarium asiaticum

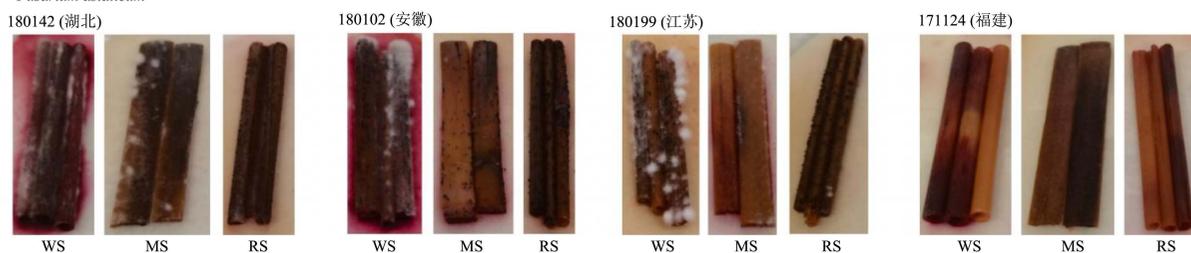
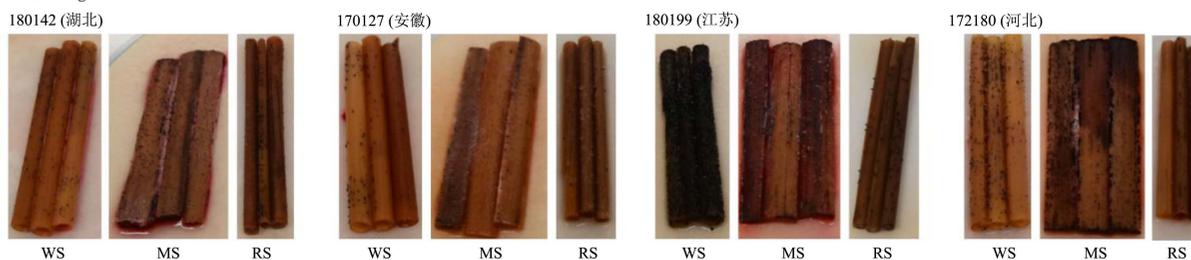


图 3 在 25 °C 下各菌株接种不同秸秆 14 d 后产生的子囊壳

Fig.3 Perithecium production of *Fusarium* strains inoculated on different stalks for 14 days at 25 °C

Fusarium graminearum



Fusarium asiaticum

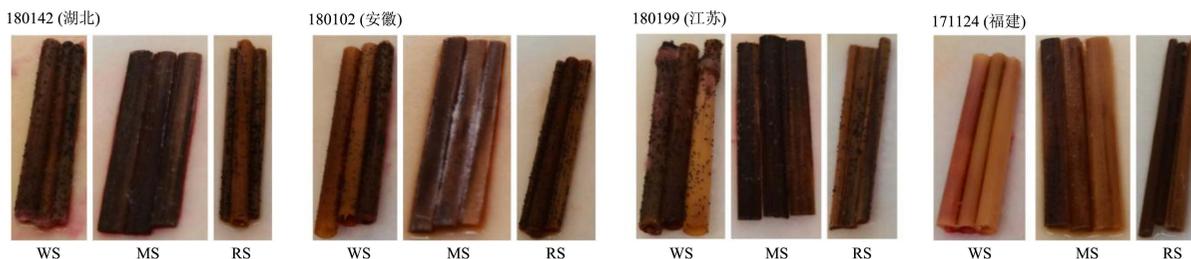


图 4 在 15 °C 下各菌株接种不同秸秆 21 d 后产生的子囊壳

Fig.4 Perithecium production of *Fusarium* strains inoculated on different stalks for 21 days at 15 °C

2.4 菌株对不同寄主的适应性分析

菌株在不同寄主秸秆上培养 4 d, 用牙签刮掉秸秆表面菌丝后, 放置黑光灯下照射培养, 25 °C 培养条件下培养 14 d 后, 产生的子囊壳数量存在明显差异。如图 3 所示, 禾谷镰刀菌在三种植物秸秆上均可产生子囊壳, 其中来自湖北、安徽、江苏和河北的禾谷镰刀菌株均在 WS 上产生子囊壳较多, 其次是 MS, 最少的是 RS。但是, 相比其他 3 株禾谷镰刀菌而言, 来自湖北的菌株 180142 在三种植物秸秆上产生子囊壳数量普遍偏少。对 4 株亚洲镰刀菌而言, 来自湖北、安徽和江苏的菌株均在 WS 上产生的子囊壳最多, 其次是 RS, 而在 MS 上产生子囊壳数量最少, 但来自福建的菌株 171124 在小麦、玉米和水稻秸秆上均未观察到子囊壳 (表 3)。

表 3 25 °C 和 15 °C 下各菌株产子囊壳数量的比较

Table 3 Comparison of perithecium production of *Fusarium* strains at 25 °C and 15 °C

菌株编号 (来源, 种属)	25 °C	15 °C
180142 (湖北, Fg)	WS>MS>RS	WS>MS>RS
170127 (安徽, Fg)	WS>MS>RS	WS>MS>RS
180191 (江苏, Fg)	WS>MS>RS	WS>MS>RS
172180 (河北, Fg)	WS>MS>RS	WS>MS>RS
180128 (湖北, Fa)	WS>RS>MS	WS>RS>MS
180102 (安徽, Fa)	WS>RS>MS	WS>RS>MS
180199 (江苏, Fa)	WS>RS>MS	WS>RS>MS
171124 (福建, Fa)	—	—

由于在 15 °C 培养条件下, 禾谷镰刀菌和亚洲镰刀菌生长均较为缓慢, 因此将接种三种寄主秸秆后的培养时间延长到了 21 d。由图 4 可见, 不同秸秆上菌株产生的子囊壳生物量存在明显差异。4 株禾谷镰刀菌在不同秸秆上产生的子囊壳生物量依次为 WS>MS>RS, 相比而言, 来自安徽、江苏和河北的禾谷镰刀菌产生的子囊壳较多, 而来自湖北的菌株产生的子囊壳较少。而 4 株亚洲镰刀菌中, 来自湖北、安徽和江苏的菌株在三种植物秸秆上均可产生子囊壳, 但来自福建的菌株 (171124) 在三种植物秸秆上均未观察到子囊壳, 该结果与 25 °C 条件下的结果是一致的 (表 3)。3 株亚洲镰刀菌 (180142、180102 和 180199) 在不同秸秆上产生的子囊壳生物量依次为 WS>RS>MS。

通过对各菌株在 25 °C 和 15 °C 条件下接种三种寄主植物秸秆产生的子囊壳情况进行分析得知, 禾谷镰刀菌在秸秆表面产生子囊壳的生物量均为 WS

>MS>RS, 而亚洲镰刀菌在不同秸秆表面产生的子囊壳生物量均为 WS>RS>MS。由此可得出结论, 禾谷镰刀菌和亚洲镰刀菌对三种寄主的适应性具有较大差异。禾谷镰刀菌和亚洲镰刀菌均在小麦秸秆产生数量最多的子囊壳, 说明菌株可能对小麦具有更好的适应性。就玉米和水稻两种寄主而言, 禾谷镰刀菌和亚洲镰刀菌表现出不同的适应性。其中禾谷镰刀菌对玉米的适应性强于水稻, 而亚洲镰刀菌则更偏好水稻, 该结果与 WA、MA、RA 基质中测定的生长速率结果是一致的。在我国, 长江流域以小麦-水稻轮作模式为主, 而北方麦区则以小麦-玉米轮作为传统耕作模式。因此, 我们推测菌株表现出的适应性差异可能与所在生态环境的寄主种类有关, 经过长期的自然选择、驯化和与特定寄主的长期互作^[29,33], 衍生出不同的寄主适应性。产生这种生物学表型差异的具体原因尚不清楚, 有待长期跟踪研究。

已有研究表明, 寄主种类或轮作模式对镰刀菌的种群分布具有显著影响^[34]。Ndoye 等^[18]对引起我国玉米穗腐病的 FGSC 种群进行了研究, 结果表明, 亚洲镰刀菌主要分布在温暖的南方地区, 且以 NIV 型菌株为主, 而禾谷镰刀菌主要分布在温度偏度的北方地区, 且以 15ADON 型为主。Zhang 等^[19]的研究结果表明, 亚洲镰刀菌较为偏好水稻这种寄主, 种植水稻可能是亚洲镰刀菌种群不断扩散的关键因子之一。Qiu 等^[35]调查了自然条件下不同轮作模式对镰刀菌产毒的影响, 结果表明, 与玉米-小麦轮作模式相比, 水稻-小麦轮作模式下更有利于小麦籽粒中 DON 毒素的积累。Boutigny 等^[36]对危害南非地区小麦、大麦和玉米的镰刀菌种群及产毒类型进行了分析, 共分离鉴定到六种 FGSC 菌株 (*F. graminearum*、*F. boothii*、*F. meridionale*、*F. cortaderiae*、*F. acacia-mearnsii* 和 *F. brasiliicum*), 其中禾谷镰刀菌 *F. graminearum* 从小麦和大麦的分离比例占绝对优势, 均在 85% 以上, 而危害玉米的菌株 99% 为 *F. boothii*。该研究结果表明, 不同的 FGSC 种群存在明显的寄主偏好性, 相比其他几种菌株禾谷镰刀菌 *F. graminearum* 可能对小麦和大麦具有一定的偏好性, 而 *F. boothii* 则对玉米具有一定的选择优势^[36]。Lee 等^[37,38]先后研究了危害韩国玉米和水稻的 FGSC 的种群结构, 比较分析后显而易见, FGSC 成员之间存在明显的寄主偏好性, 其中 *F. asiaticum* 可能比 *F. graminearum* 或 *F. boothii* 偏好水稻或更适合水稻农业生态系统。此外, Lee

等^[37,38]认为,这种明显的宿主偏好性可能源于不断进化的生态适应,可能与致病力没有直接关系。

3 结论

综合已有报道和本文研究结果,镰刀菌的种群分布受气候环境、寄主类型、轮作模式、自身适应性等多种因素影响。其中,小麦是禾谷镰刀菌和亚洲镰刀菌的最适寄主,就玉米和水稻两种寄主而言,禾谷镰刀菌对玉米表现出较强的偏好性,而水稻更适宜亚洲镰刀菌。提示加强镰刀菌寄主偏好性研究对病害和真菌毒素污染防控具有重要意义。在过去的二十年里,在全球不同的农业生态系统中均发现了FGSC物种组成和化学型比例的巨大变化。因此,需要加大对世界范围内FGSC种群分布及产毒类型组成的持续动态监测,从而最大限度降低适应性强、致病力强或产毒量高等新型FGSC种群扩展带来的潜在威胁。

参考文献

- [1] 夏腾飞,熊子君.小麦赤霉病及其防治策略概况与展望[J].分子植物育种,2021,19(19):6460-6467.
- [2] 陈云,王建强,杨荣明,等.小麦赤霉病发生危害形势及防控对策[J].植物保护,2017,43(5):11-17.
- [3] 李兵,梁晋刚,朱育攀,等.我国小麦赤霉病成灾原因分析及防控策略探讨[J].生物技术进展,2021,11(5):647-652.
- [4] 赵娜,杜秀明,李令蕊,等.我国小麦赤霉病发生与控制研究进展[J].河北农业科学,2020,24(2):54-58.
- [5] QIU J, XU J, SHI J. *Fusarium* toxins in Chinese wheat since the 1980s [J]. *Toxins*, 2019, 11: 248.
- [6] 董飞,徐剑宏,仇剑波,等.我国小麦镰刀菌毒素污染发生风险分析[J].农产品质量与安全,2020,5:7-14.
- [7] 徐哲,刘太国,刘博,等.我国四大麦区小麦籽粒镰刀菌毒素检测与污染分析[J].植物保护,2021,47(3):200-205.
- [8] 徐安琪,秦璐昕,周海燕,等.上海市售有机和传统面粉中7种真菌毒素的污染状况调查[J].中国食品卫生杂志,2024,36(2):179-185.
- [9] PIERZGALSKI A, BRYLA M, KANABUS J, et al. Updated review of the toxicity of selected *Fusarium* toxins and their modified forms [J]. *Toxins*, 2021, 13: 768.
- [10] ZINGALES V, FERNÁNDEZ-FRANZÓN M, RUIZ M. Occurrence, mitigation and *in vitro* cytotoxicity of nivalenol, a type B trichothecene mycotoxin—updates from the last decade (2010-2020) [J]. *Food and Chemical Toxicology*, 2021, 152: 112182.
- [11] CHEN Y, KISTLER HC, MA Z. *Fusarium graminearum* trichothecene mycotoxins: biosynthesis, regulation, and management [J]. *Annual Review of Phytopathology*, 2019, 57: 15-39.
- [12] 张昊,陈万权.小麦赤霉病群体结构和病害监控技术研究进展[J].植物保护学报,2022,13:250-262.
- [13] KELLY AC, CLEAR RM, O'DONNELL K, et al. Diversity of *Fusarium* head blight populations and trichothecene toxin type reveals regional differences in pathogen composition and temporal dynamics [J]. *Fungal Genetics and Biology*, 2015, 82: 22-31.
- [14] ZHANG J, LI H, DANG F, et al. Determination of the trichothecene mycotoxin chemotypes and associated geographical distribution and phylogenetic species of the *Fusarium graminearum* clade from China [J]. *Mycological Research*, 2007, 111: 967-975.
- [15] QU B, LI HP, ZHANG JB, et al. Geographic distribution and genetic diversity of *Fusarium graminearum* and *F. asiaticum* on wheat spikes throughout China [J]. *Plant Pathology*, 2008, 57: 15-24.
- [16] YANG L, VAN DER LEE T, YANG X, et al. *Fusarium* populations on Chinese barley show a dramatic gradient in mycotoxin profiles [J]. *Phytopathology*, 2008, 98: 719-727.
- [17] ZHANG H, ZHANG Z, VAN DER LEE T, et al. Population genetic analyses of *Fusarium asiaticum* populations from barley suggest a recent shift favoring 3ADON producers in southern China [J]. *Phytopathology*, 2010, 100: 328-336.
- [18] NDOYE M, ZHANG JB, WANG JH, et al. Nivalenol and 15-acetyldeoxynivalenol chemotypes of *Fusarium graminearum* clade species are prevalent on maize throughout China [J]. *Journal of Phytopathology*, 2012, 160: 519-524.
- [19] ZHANG H, VAN DER LEE T, WAALWIJK C, et al. Population analysis of the *Fusarium graminearum* species complex from wheat in China show a shift to more aggressive isolates [J]. *PLoS One*, 2012, 7(2): e31722.
- [20] MAIER FJ, MIEDANER T, HADELER B, et al. Involvement of trichothecenes in fusarioses of wheat, barley and maize evaluated by gene disruption of the trichodiene synthase (*Tri5*) gene in three isolates of different chemotype and virulence [J]. *Molecular Plant Pathology*, 2006, 7(6): 449-461.
- [21] 路研,高健,康文钦,等.不同轮作模式下高发小麦赤霉病突然真菌多样性变化[J].华北农学报,2022,37(6):173-181.
- [22] GAO M, ZHANG M, ZHANG J, et al. Phylogenetic variation of *Tri1* gene and development of PCR-RFLP analysis for the identification of NX genotypes in *Fusarium graminearum* species complex [J]. *Toxins*, 2023, 15: 692.
- [23] O'DONNELL K, KISTLER HC, CIGELNIK E, et al. Multiple evolutionary origins of the fungus causing Panama disease of banana: concordant evidence from nuclear and mitochondrial gene genealogies [J]. *Proc Natl*

- Acad Sci USA, 1998, 95: 2044-2049.
- [24] STARKEY D, WARD T, AOKI T, et al. Global molecular surveillance reveals novel *Fusarium* head blight species and trichothecene toxin diversity [J]. *Fungal Genetics and Biology*, 2007, 44: 1191-1204.
- [25] HAO JJ, XIE SN, SUN J, et al. Analysis of *Fusarium graminearum* species complex from wheat-maize rotation regions in Henan (China) [J]. *Plant Disease*, 2017, 101: 720-725.
- [26] WAALWIJK C, KASTELEIN P, VRIES ID, et al. Major changes in *Fusarium* spp. in wheat in the Netherlands [J]. *European Journal of Plant Pathology*, 2003, 109: 743-754.
- [27] MILLER JD, GREENHALGH R. Trichothecene chemotypes of three *Fusarium* species [J]. *Mycologia*, 1991, 83: 121-130.
- [28] WARD TJ, CLEAR RM, ROONEY AP, et al. An adaptive evolutionary shift in *Fusarium* head blight pathogen populations is driving the rapid spread of more toxigenic *Fusarium graminearum* in North America [J]. *Fungal Genetics and Biology*, 2008, 45: 473-484.
- [29] WARD TJ, BIELAWSKI JP, KISTLER HC, et al. Ancestral polymorphism and adaptive evolution in the trichothecene mycotoxin gene cluster of phytopathogenic *Fusarium* [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, 99(14): 9278-9283.
- [30] PURI KD, ZHONG S. The 3ADON population of *Fusarium graminearum* found in North Dakota is more aggressive and produces a higher level of DON than the prevalent 15ADON population in spring wheat [J]. *Phytopathology*, 2010, 100: 1007-1014.
- [31] NICOLLI CP, MACHADO FJ, SPOLTI P, et al. Fitness traits of deoxynivalenol and nivalenol-producing *Fusarium graminearum* species complex strains from wheat [J]. *Plant Disease*, 2018, 102(7): 1341-1347.
- [32] LIU YY, SUN HY, LI W, et al. Fitness of three chemotypes of *Fusarium graminearum* species complex in major winter wheat-producing areas of China [J]. *PLoS One*, 2017, 12(3): e0174040.
- [33] 苏培森,葛文扬,王宏伟,等.小麦-禾谷镰孢菌互作机制的研究进展[J].*中国科学*,2021,51(11):1493-1507.
- [34] ZHANG H, BRANKOVICS B, LUO W, et al. Crops are a main driver for species diversity and the toxigenic potential of *Fusarium* isolates in maize ears in China [J]. *World Mycotoxin Journal*, 2016, 9(5): 701-715.
- [35] QIU JB, SHI JR. Genetic relationships, carbendazim sensitivity and mycotoxin production of the *Fusarium graminearum* population from maize, wheat and rice in Eastern China [J]. *Toxins*, 2014, 6: 2291-2309.
- [36] BOUTIGNY A, WARD TJ, VAN COLLER GJ, et al. Analysis of the *Fusarium graminearum* species complex from wheat, barley and maize in South Africa provides evidence of species-specific differences in host preference [J]. *Fungal Genetics and Biology*, 2011, 48: 914-920.
- [37] LEE J, CHANG IY, KIM H, et al. Genetic diversity and fitness of *Fusarium graminearum* populations from rice in Korea [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2009, 75: 3289-3295.
- [38] LEE J, KIM H, JEON JJ, et al. Population structure of and mycotoxin production by *Fusarium graminearum* from maize in South Korea [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2012, 78: 2161-2167.