

第一章 地理分布、发生和研究历史 与主要成就

小麦锈病包括条锈病、秆锈病和叶锈病，是一类由锈菌引致的真菌性病害（彩图 1、2、3）。小麦锈病是中国也是世界上所有产麦国家的一类最重要病害，它发生历史久远，分布广泛，流行性强，危害严重，因而一直受到国内外广大农业工作者特别是植物病理学工作者和小麦育种工作者的重视。近百年来，国内外很多植物病理工作者对小麦锈病的地理分布、发生历史和病原、病程、侵染循环、流行规律、预测预报和品种抗病性以及防治策略与技术等开展了大量研究，并与之进行了持续不懈的斗争，研究水平和防治策略与技术水平不断提高。本章主要就小麦锈病的地理分布、发生历史、中国对该病的研究简况和取得的主要成就作一简要介绍。

第一节 地理分布

一、世界分布

小麦锈病,由于其发生历史久远,可随高空气流作远距离传播,在世界各地分布十分广泛,几乎凡有小麦栽培的地区均有小麦锈病发生,并且是世界上所有主要产麦国家,如美国、中国、印度、俄罗斯、加拿大、澳大利亚、巴基斯坦、法国等小麦上最重要的病害之一。

世界上不同国家或地区小麦锈病的发生种类、分布和为害情况不同。例如,美国和加拿大以小麦秆锈病发生最重,其次为小麦叶锈病,而小麦条锈病主要在美国太平洋沿岸和西部几个州发生较多。俄罗斯和东欧以小麦叶锈病发生最为普遍而严重,其次为小麦秆锈病。澳大利亚以小麦秆锈病为主,其次为条锈病。西欧以小麦条锈病为主。

小麦的三种锈病在世界各地的具体分布情况不完全相同。小麦条锈病主要分布在美国的西部和西北部,印度的西北部和北部,巴基斯坦的北部和西北部,中亚的阿塞拜疆、哈萨克斯坦、吉尔吉斯斯坦的山区和西欧。此外,在澳大利亚、新西兰以及北非和东非、南美洲安第斯山区域一些国家也发生较多。小麦秆锈病是美洲和大洋洲最重要的病害,在亚洲,除中国外主要以印度的中部和南部发生最重。小麦叶锈病在世界上的分布最为广泛,在美洲主要以美国南部、墨西哥、加拿大和南美洲各国发生较重;在亚洲,除中国外以巴基斯坦发生较重;在欧洲以东欧和俄罗斯发生较重;在非洲以埃及的干三角洲地区和埃塞俄比亚发生较重。

二、国内分布

小麦三种锈病在中国的分布情况不同：中国以小麦条锈病发生最为广泛，它主要发生在西北、华北、长江中下游和西南各省、自治区。西北地区主要在陕西、甘肃、青海、宁夏和新疆西部冬、春麦区发生较重；在华北以山西、河南、河北、山东和淮北冬麦区发生较重；在西南以四川、云南、贵州和西藏冬麦区发生较重，1985年黑龙江普遍发生条锈病，实际上，小麦条锈病遍及中国各主要麦区。小麦秆锈病的常发区和易发区有闽、粤东南沿海和云南（包括红河、文山、思茅及德宏自治州）越冬区，江淮中下游冬麦区和东北及内蒙古东部晚熟春麦区。小麦叶锈病在中国各地均有分布，过去以西南地区发生较重，近年来在华北地区也逐渐严重起来，成为生产上一个重要问题。

第二节 发生历史

一、国外发生历史

小麦锈病是一类古老的病害，发生历史久远，据推测，其存在时间大体上与小麦栽培历史相同。中国栽培小麦已有4 000~5 000年历史，因而据推测小麦锈病的发生时间大致也有4 000~5 000年。世界上关于小麦锈病流行危害的最早记载是公元前700年，当时正值古罗马时代，每年4月25日为祭祀锈神罗比戈和罗比戈斯的节日，称为罗比加里亚。公元前384—326年古希腊的亚里士多德即注意到不同年份锈病发生情况的差异，并将其归因于温度和湿度的影响。但此后直至1600年，关于小麦锈病的记载很少。

1600年以后，世界各地有关小麦锈病严重流行为害的记载很多。例如，据记载，1708—1710年间南非的小麦曾受到锈病的严重为害。在瑞典，1794年是一个厉害的锈病年。1804年英国小麦锈病严重，为此，印发了专门农业布告。1786年印度中部有小麦秆锈病流行的记载。1827年和1839年印度小麦叶锈病严重发生，损失巨大，有些县所收获的小麦还抵不过播下的种子量。澳大利亚和智利在17世纪末即已认识到小麦叶锈病的重要性。

二、国内发生历史

关于小麦锈病在中国的发生历史过去尚无人做过专门考察。近年来经有关考古单位研究，证明5 000年前新石器时代，中国甘肃省河西地区就已栽种小麦（李潘，1989），在新疆4 000年前也有小麦栽培（人民日报，1982）。因此推断，中国4 000~5 000年前就可能已有小麦锈病发生。但迟至1836年在《马首农谚》中和1846年在《齐民要术》中才有小麦锈病发生的记载，称为“黄疸病”。《齐民要术》中说：“春多雨，易生黄疸病”。

1949年以前，叶正琰报道，1939—1940年度四川、福建两省条锈病大流行，分别使

小麦减产 10%~15% 和 60%。据记载,陕西关中,1942、1946、1948、1949 年小麦条锈病均发生较重。

新中国成立后,20 世纪 50 至 60 年代,以条锈病为主,其次为秆锈病,曾于 1950、1956、1958、1960、1962 和 1964 年大流行,发病面积为 333 万~667 万 hm^2 。1950 年和 1964 年两次大流行,发病面积均在 1 333 万 hm^2 以上,分别减产 60 亿 kg 和 32 亿 kg。70 至 80 年代,主要在甘肃、四川、陕西、青海、河南、湖北等省条锈病越冬、越冬关键地区频繁流行。据 1972—1983 年统计,12 年中条锈病中等以上流行年即达 6~9 次,受害面积 133 万~200 万 hm^2 ;比较大的 3 次为 1975、1983 和 1985 年,已波及黄淮麦区。1975 年波及山东、河北、河南、江苏北部,发病面积 428 万 hm^2 ,减产 7.5 亿~10 亿 kg;1983 年达 10 个省,发病面积 786 万 hm^2 ,减产 10.74 亿 kg;1985 年据甘肃、陕西、河南、湖北、安徽 5 省统计,发病面积 285 万 hm^2 ,减产 8.5 亿 kg,当年甘肃条锈病大流行,庆阳地区减产高达 48%。1990 年因新优势小种上升和主栽品种丧失抗锈性,又经历一次条锈病大流行,主要流行区为西北和黄淮麦区,发病面积(含部分叶锈病)达 978.5 万 hm^2 ,损失 18.27 亿 kg。1991 年在山东、河南、湖北、陕西、甘肃、宁夏 6 省、自治区继续流行,发病面积达 653 多万 hm^2 (含部分叶锈),因防治及时,损失为 4.34 亿 kg。

据记载,小麦秆锈病在东北麦区于 1923、1934、1937、1948、1951、1952、1956、1958 和 1964 年有 9 次大流行,江淮麦区在 1956、1958、1964 年有 3 次中、大流行,福建、广东麦区在 1949—1966 年的 17 年间有 6 次中、大流行。每次秆锈病的流行都造成巨大的产量损失,1956 年大流行,仅江苏、安徽两省就损失小麦 10 亿 kg。

小麦叶锈病也是我国冬、春麦区主要病害之一,北方麦区在 20 世纪 70 年代曾发生 3 次中度以上流行(1973 年、1975 年和 1979 年),减产严重。即使在非流行年份,个别地方也常发生,均程度不等地给中国小麦生产造成了为害。

第三节 研究简况与主要成就

一、研究简况

(一)新中国成立前

自 1912—1948 年 36 年间,中国先后有 20 多位植物病理学家和育种学家先后从事小麦锈病发生为害情况调查和发生规律、病菌生理分化、品种抗病性、抗病育种以及防治方法等研究,为新中国成立后对小麦锈病进行系统研究与防治奠定了初步基础。这一时期,代表性的研究工作主要有朱凤美、吴友三、王清和、任明道、叶正琰等关于小麦锈病发生情况的调查和防治研究;凌立关于成都平原地区小麦条锈病的流行规律研究;涂治关于小麦秆锈菌的生理分化、王焕如关于小麦叶锈菌的生理分化和方中达关于小麦条锈菌的生理分化研究;陆大京关于空中孢子的观察;王云章、马保之、范福仁等关于小麦品种抗锈性的研究和蔡旭关于小麦品种抗锈性遗传的研究;沈宗翰关于金大 2905 和金善宝关于南大 2419 等抗病品种的选育,以及赵洪璋等应用杂交育种方法育成碧蚂 1 号等抗病小麦新品种。

(二)新中国成立后

1949—1999 年 50 年,是中国小麦三种锈病防治研究全面开展并取得巨大成就的时期。新中国成立后,中国对小麦锈病的防治研究工作主要有以下特点:

1. 中国的小麦锈病防治研究工作一直是在国家的领导和组织下有序地进行的 1950 年中国发生了全国性小麦锈病大流行,损失小麦 60 亿 kg,据估计相当于当年全国夏季征粮的总数,可够 1 700 万人一年的口粮,引起了周总理和陈云副总理的重视,指示农业部组织有关各方面专家和行政领导成立全国小麦锈病防治研究协作委员会,并于 1950 年 8 月召开会议,制定了全国统一研究规划,并决定由有关育种、植物保护、技术推广等部门分工负责,共同完成。这样既发挥了集体智慧,又调动了各个有关单位和个人的积极性,同时,研究成果也能很快在生产上推广应用,产生效益。以后在 1956 年制定的“全国科学十二年规划”和 1963 年制定的“农业科研十年规划”中,也都将小麦锈病研究列入重点计划。1964 年周恩来总理又一次指示:“要像对付人的癌症一样抓小麦锈病”;做出防治小麦锈病的各种有关结论”,“通知各地今后继续实践,继续研究,继续观察,不断改进,求得扩大效益,减少病害”。当年由农业部领导主持召开了小麦锈病座谈会,对各种防治措施做出结论。一致认为,“采用抗锈良种,仍是防治小麦锈病的基本措施”,要大力推广能经得起考验的品种,并压缩感病品种,高质量地加速繁育良种。对药剂防治,明确“要使用确有实效的药剂”。会议认为,现有防锈药剂不够理想,需要通过仿制、创制和筛选,继续寻找高效防锈药剂。1965 年春,国务院批转了“黄、淮、海主要冬小麦区锈病歼灭战作战方案”,中央和省成立防锈指挥部,贯彻“以抗锈良种为主,以药剂和栽培措施为辅,土洋结合,综合防治”的方针,力争在三四年内使黄、淮、海地区基本普及抗锈良种,一般地区抗耐锈良种的种植面积达到 50% 以上。经过多方努力,各地都因地制宜选育推广了一大批抗锈品种,改变了品种大面积单一化种植局面,对控制当时小麦锈病的流行起了很大作用。60 年代后期,农业部一直将小麦锈病防治研究列为攻关重点项目。1983 年制定的国家“六五”攻关项目还专门将“小麦锈病综合防治技术研究”列为一个专项,在以后制定的“七五”“八五”“九五”国家攻关计划“小麦主要病虫害综合防治技术研究”中也都将小麦锈病防治技术研究列为一项重要内容。这是中国小麦锈病研究与防治取得重大成就的主要原因。

2. 走综合防治道路,注意不断提高防治技术水平 针对小麦锈病具有流行性强、分布范围广的特点和中国抗病育种工作初期基础比较差、抗病品种少,并且易于丧失抗锈性的具体情况,中国对小麦锈病的防治研究一开始就注意综合防治技术研究。主要是结合各个地区生产实际,一方面加强抗耐病品种的选育,一方面加强对药剂和栽培防治技术的研究,边研究边示范推广,接受实践检验,并且注意不断提高防治技术水平。例如,在抗病育种方面,除加强杂交育种和引种外,一开始就注意从大量农家品种中选育耐病品种供生产应用。以后随着抗病育种工作的开展,杂交育种技术水平不断提高,从简单杂交到复合杂交和远缘杂交,进而达到应用细胞工程育种和分子标记辅助育种,使品种的抗病力得到不断提高。在药剂防治技术研究方面,从一开始应用土农药,到研制或仿制新农药,以后仿制成功三唑酮。与此同时,药剂防治技术也得到很大提高。在栽培防治技术研究方面,在总结群众经验的基础上,通过试验研究,明确了播种期调整、清除自生麦苗、合理施肥

和早春耙磨等措施，并在一些地区特别是陇南、陇东等早播冬麦区的防病中起到一定作用。

3. 将国外先进经验、结合中国生产实际进行创造性研究 中国在小麦锈病研究中，既注意虚心学习国外的先进经验，同时又注意结合中国实际进行创造性研究。首先在研究重点的选择上，结合中国实际情况，以小麦条锈病为研究重点，投入人力较多。在对小麦条锈病的流行规律研究方面，既注意各地区小麦条锈病的流行规律特点，又注意全国小麦条锈病流行体系的研究。在生理小种鉴别寄主的选择上，结合中国情况对小麦条锈病菌生理小种的鉴定采用开放式鉴别寄主，对小麦秆锈病菌的生理小种采用有鉴别力的国际鉴别寄主加辅助鉴别寄主方式进行。在品种抗锈性鉴定方法方面，既采用室内人工接种和田间观察，又采用室外隔离分小种圃鉴定和田间有控制的人工接种鉴定。在对小麦条锈病的防治策略方面，中国既注意因地因时制宜发挥抗病品种、药剂和栽培防治措施的作用，又注意加强对陇南、川西北为主的病菌越冬易变区的控制。此外，在研究设备、条件和技术方面也有许多创造，如高山温室和地洞温室的研建，微型接种器（微温室）和孢子沉降塔的研制，离体叶培养鉴定法和系列染核方法的研究成功，以及小麦条锈菌 DNA 分子遗传标记体系的建立等等。这些创造对完成中国小麦锈病各项研究任务起了很大作用。

二、主要成就

（一）小麦条锈病的防治研究

新中国成立后，中国关于小麦条锈病的防治研究自 1950 年开始进行，除配合抗锈育种进行抗病种质资源征集整理和进行抗病性鉴定外，主要结合国家攻关、国家攀登、国家自然科学基金和省部级下达课题等任务，开展了小麦条锈病的发生发展规律、生理小种、流行学与预测预报、品种抗病性及抗病性丧失原因与控制对策，以及综合防治策略与技术等研究。研究工作在中国农业科学院植物保护研究所的主持下，由承担单位分工协作，从不同方面开展研究。中国农业科学院植物保护研究所锈病研究室全面负责并侧重研究全国小麦条锈菌的生理小种鉴定和消长动态监测、抗源征集和品种抗锈性鉴定、抗病育种和药剂防治研究；原西北农业大学植物保护系植物免疫研究室侧重结合陕西、甘肃和青海地区实际研究小麦条锈病的发生发展规律、品种抗锈性丧失原因和毒性新小种产生途径和变异机制、品种抗锈性及其机理和陇南、关中小麦条锈病流行规律和综合防治技术；中国农业大学植物保护系侧重研究小麦条锈病的流行学、电算模拟、预测预报技术和水平抗锈性；陕西、甘肃、四川、河北、云南、山东、新疆等省、自治区农业科学院植物保护研究所，除参加全国协作，结合本省、自治区实际进行小麦条锈菌生理小种鉴定和消长动态监测外，主要负责本省区病害发生流行监测、抗源征集、品种抗锈性鉴定和综合防治技术研究。新中国成立后 50 年来，中国在小麦条锈病防治研究方面主要取得了以下重要成果：

1. 小麦条锈病的发生和流行规律 通过研究，明确了小麦条锈病在西北、华北、西南和新疆等地区的发生和流行规律特点，将中国初步划分为三个流行区系：①西北、华北流行区系；②西南流行区系；③新疆流行区系。以西北和华北流行区系为主，新疆流行区系相对独立。明确了病菌越冬基地和越冬基地及传播路线，划定了常发、易发和偶发区，

提出了测报方法。1986 年全面完成了中国小麦条锈病流行体系研究,使中国小麦条锈病的研究达到了国际先进水平,有些还处于国际领先地位。1987 年全国有关协作研究单位联合申报了“中国小麦条锈病流行体系”研究成果,1988 年获国家自然科学二等奖。此成果为制定中国小麦条锈病的防治策略提供了坚实的理论依据。

2. 生理小种研究 初步建立了中国小麦条锈菌生理小种鉴定方法体系。应用开放式鉴别寄主,系统分析了中国小麦条锈菌的生理小种组成,监测了其变化动态。自 1957 年至 1999 年先后发现和定名了 31 个生理小种,即条中 1 号至条中 31 号和一些未定名的新致病类型,并且对近年来发现的 2 个能侵染繁 6 及其衍生系品种的新小种——条中 30 号和条中 31 号的发展提出了预测和控制建议,明确了新小种的产生和发展是导致中国 7 批品种丧失抗锈性和病害周期性流行的主要原因。上述研究结果为预测预报和抗病育种与防治提供了重要科学依据。

3. 品种抗条锈性丧失原因及其控制对策 新中国成立后,中国先后有 7 批品种丧失了抗锈性,失去了生产上应用价值。通过对碧蚂 1 号、洛类品种等 7 批品种抗锈性的丧失问题,系统研究了中国小麦品种抗锈性丧失规律,明确了病菌毒性发生变异,不断产生新小种是导致中国先后 7 批品种丧失抗锈性的主要原因。品种抗锈性的遗传分化和品种混杂退化与环境条件如温度、降雨,特别是地理生态条件对品种抗锈性丧失也有重要影响,并且发现陇南和川西北为小麦条锈病菌的主要“易变区”和新小种的策源地。深入研究了陇南成为“易变区”原因及其影响因素。同时,系统研究了病菌毒性变异规律,通过精密实验和易变区调查,证明突变和异核作用为中国小麦条锈菌毒性新小种产生的主要途径。

4. 品种抗条锈性研究 开展了小麦品种不同类型抗条锈性,包括低反应型抗条锈性、数量性状抗条锈性、高温抗条锈性、成株抗条锈性、慢锈性和耐锈性等,及其抗病机制包括组织病理学、细胞学、生理学和生物化学的研究,为进一步合理利用品种抗条锈性和育种提供了重要科学依据,同时,也为在分子水平上进一步深入揭示品种抗条锈性机理奠定了基础。

5. 品种抗条锈性遗传研究 中国关于小麦品种抗条锈性遗传研究起步较晚,蔡旭在 20 世纪 40 年代,曾用抗病品种玉皮和矮粒多与 3 个感病品种杂交,研究了抗病性的遗传方式。1962 年蔡旭等报道了关于亲本抗锈传递力,感病亲本对抗条锈遗传的影响以及苗期抗锈性作用等问题的研究结果。1963 年,汪可宁等报道了 1955—1958 年间关于亲本选择,交配方法以及个体选拔原则等方面的研究结果。中国在基因水平上的抗条锈遗传研究始于 70 年代。20 年来,对一大批小麦抗条锈材料进行了研究,对一些重要的抗病品种的基因进行了较深入的遗传研究,并确定了一些抗条锈基因的染色体位置。这些遗传研究成果不但对抗条锈育种,而且对探讨条锈菌变异和病害流行规律都起了一定的指导作用。

6. 抗源征集与研究 中国的抗源,20 世纪 30 年代、40 年代多来自意大利;40~50 年代中期多来自美国;60~70 年代主要来自前苏联及东欧;80 年代则主要来自西北欧国家。早期抗锈性研究主要依靠天然发病鉴定。50 年代中期开始进行温室苗期鉴定、苗期分小种鉴定、成株混小种鉴定、成株分小种鉴定等。先后鉴定出 28 个以上 Yr 基因,明确了抗源多样化的重要性。但对微效抗病基因仍知之甚少,且用常规方法很难做到较多抗病基因的积聚。今后利用分子标记辅助育种技术有可能解决这两个难题,使抗源研究工作从

表型抗性的鉴定逐渐深入到抗病基因的分析研究,使抗病育种工作从“品种水平”过渡到“基因水平”。

7. 抗条锈育种 中国小麦抗条锈育种始于 20 世纪 20~30 年代,但在生产上起重要作用则是 50 年代开始,60~80 年代进一步发扬光大。当时很多单位都把抗条锈性列为重要育种目标,并且育成了一大批抗病品种在生产上发挥了重要作用。到了 90 年代,小麦育种的目标向高产、优质和多抗性发展。各个时期的代表性育种成就如下:

1942 年原西北农学院赵洪璋等用配成的蚂蚱麦/碧玉麦组合,育成了碧蚂 1 号、碧蚂 4 号、碧蚂 5 号等品种。其中以碧蚂 1 号最为突出。到 1959 年全国种植面积已达 600 万 hm^2 ,成为中国小麦育种史上种植面积最大的品种。碧蚂 4 号是一个好亲本,1955 年中国农业科学院、河北农业科学院及山东农业科学院分别用它与早洋麦配成碧 4/早洋组合,并分别选育出北京 8 号、石家庄 54、济南 2 号、济南 4 号等品种并大面积推广,对 60 年代中国条锈病的控制起到一定作用。

1948—1949 年原北大农学院选出 9 份适应性较好的抗锈材料在京郊试种,定名为农大 1 号至农大 9 号。以早洋麦、钱交麦尤为突出,于 1950 年开始推广后,部分改变了北部冬麦区无抗锈品种的现状。用胜利麦配制成的胜利/1817 组合选出了农大 183、农大 36、农大 498、农大 311 等,并从此后代中选育出华北 187、华北 497、华北 672、石家庄 407 及唐石 1 号,以及太谷 49、太原 566、晋榆 106 等品种。

1957 年以后,各地小麦育种工作者纷纷开展抗锈育种工作。在整个 60 年代及 70 年代,随着条锈菌新小种的不断出现,研究人员不断推出一批又一批新的抗锈品种。由于这些品种的亲本中启用了新的抗源,如鹅冠 186、维尔、苏联早熟 1 号、丹麦 1 号及欧柔等,也由于 1956 年及 1965 年先后引进了夫诺、阿勃、吉利、尤皮 II 号等一批新的抗病材料在生产上推广或作为抗病亲本使用,从而使这一期间未发生条锈病重大流行事件。

1965 年及 1970 年引入一批东欧抗源,如阿芙乐尔、高加索、山前麦、牛朱特、洛夫林 10 号、洛夫林 13 号等。这些材料亦称 1BL/1RS 抗源。在它们的 1B 染色体上易位的 1R 短臂上有 4 个抗病基因,即抗条锈基因 $Yr9$ 、抗叶锈基因 $Lr26$ 、抗白粉病基因 $Pm8$ 及抗秆锈病基因 $Sr31$ 。由于这些抗源兼抗 4 种重要病害,更由于它们具有很好的丰产性,因此深受育种工作者的喜爱,在中国风行达 20 年。

1980 年推出一批丰抗号品种。此后很多育种工作者先后使用洛类抗源,如山东农大以牛朱特为抗源育成了鲁麦 1 号,陕西农业科学院育成了陕 7859 等。在 20 世纪 80 年代末期,生产上使用的品种中,90% 的亲本含有洛类抗源,其结果是造成又一次抗性单一化和品种抗锈性的丧失,导致了 1990 年条锈病和白粉病在局部地区的流行。

20 世纪 70 年代中期条中 18、条中 19 号小种频率上升,阿勃丧失抗锈性后,开始推广抗更多小种的繁 6 及其衍生系列。繁 6 及其衍生系列的独特之处在于它们既具有 Hybrid46 相似的成株抗病基因,又含有温敏微效基因,它们抗条中 22 号、条中 23 号、条中 26 号、条中 27 号、条中 28 号、条中 29 号等多个小种,在整个 70 年代及 80 年代经久不衰,直到新小种条中 30 号和条中 31 号等于 90 年代初出现后,才丧失了对条锈病的抗性。

此外,自 20 世纪 50 年代开始,中国在远缘杂交抗病育种方面也取得了很大成就,不少单位先后将小麦分别与中间偃麦草、长穗偃麦草、滨麦草和黑麦属、簇毛麦属、新麦草

属等杂交,获得了一批双二倍体、四倍体、六倍体、八倍体新种质,并且育成了一些新品种,在生产上推广应用,发挥了重要作用。特别是原西北植物研究所李振声院士等育成的小偃6号品种高抗条锈、叶锈、叶枯、雪霉和赤霉病,并且具有高温抗条锈性,年最高推广面积达67万hm²。

总结中国抗病育种的经验和教训,今后的抗锈育种工作应加强与植保工作者、抗源工作者的协作,注意抗病基因的多样化,避免重复使用同一抗锈基因,及时使用新的抗锈基因,并用回交、复交等办法克服它们的不良农艺性状。在应用分子标记技术后,还可发掘出更多的主效及微效抗锈基因,并通过标记辅助选择将它们积聚到一起,最后发展成为标记辅助抗病育种。

近年来,中国农业科学院植物保护研究所已初步研究建立了抗病基因库和抗病基因分子标记技术,为进一步研究和今后实行抗病基因合理布局和利用奠定了技术基础。

8. 综合防治策略与技术 党和政府对小麦条锈病的防治十分重视,大力加强对小麦锈病防治和研究工作的领导,积极推广抗耐病品种,控制了条锈病的发展。1957年碧蚂1号品种丧失抗锈性后,小麦条锈病再度流行。通过总结1958年以后防治工作中的经验和教训,1965年春,国务院批转贯彻“以抗锈良种为主,以药剂和栽培措施为辅,土洋结合,综合防治”的防锈方针。

20世纪70年代后期,条锈病的防治与研究进入正常运转,主要抓选育抗锈品种、生理小种监测、病情预测预报和新药剂开发。在生产上实行品种组合和合理布局,收到了较好效果。

在药剂防治方面,中国农业科学院植物保护研究所的科研人员先后开发出氟硅酸、氟硅脲和粉锈宁等防锈药剂,粉锈宁因其防效高、残效期长,并具有内吸治疗作用,深受大家欢迎。

经过50年的研究与防治实践,在小麦条锈病防治研究方面积累了如下经验:①建立控制条锈病的预警系统和异地监测网,加强病菌生理小种和品种抗性变异的研究与监测;②坚持选育和推广抗锈良种,实行抗病基因合理布局;③科学应用粉锈宁等药剂防治小麦锈病;④加强栽培管理,适期播种,不早播,以减少冬前发病;配方施肥,勿偏施或过量施用氮肥;提倡深耕细耙,消灭自生麦苗,减少越夏寄主;⑤控制以陇南为主的越夏易变区,减少越夏菌源和新小种产生几率,近年来还通过基因布局、作物结构调整等措施开始了陇南易变区持久控制措施的探索,取得了很大进展。

(二)小麦秆锈病的防治研究

中国小麦秆锈病的防治研究,由沈阳农业大学植物免疫研究室主持,自1956—1999年43年间,主要研究了小麦秆锈菌的生理小种、转主寄主、小麦秆锈病的流行传播规律、抗病性及其机理、抗病育种和以小麦秆锈病为主的病虫害综合防治技术。吉林农业科学院植物保护研究所和中国科学院微生物研究所参加了转主寄主的研究。中国这一时期在小麦秆锈病防治研究方面主要取得了以下重要成就:

1. 生理小种研究 通过对国际鉴别寄主的引进、选择和发展,建立了适合中国小麦秆锈菌生理小种研究的鉴别寄主系统,并且利用离体叶培养法提高了鉴定质量。1959—1989年共发现了17个生理小种,其中以21群为优势群,其次为34群。1990年以后,采

用单基因系鉴别寄主鉴定,发现了19个致病类型,其中以21C3发生最为普遍。还研究了小麦秆锈菌小种对主要生产品种的毒性频率,为抗锈品种选育、品种资源合理利用提供了重要科学依据。

2. 转主寄主作用研究 20世纪60年代,王云章、曾广然、王焕如、张国淳、薛立信等曾在东北中部地区对大叶小蘗与小麦秆锈病的关系进行过研究,发现大叶小蘗在东北地区分布很广,但人工接种和田间调查生理小种变异情况均不能证明转主寄主在小麦秆锈菌侵染循环中有作用。吴友三、黄振涛1987年的研究也指出,中国小麦秆锈菌并不通过转主寄主完成其侵染循环,而是以夏孢子世代重复发生,在中国福建、广东沿海地区和云南部小麦上越冬,春季逐渐北移,直至东北、西北和内蒙古春麦区。

3. 品种抗秆锈性遗传研究 中国小麦品种抗秆锈性的遗传研究工作起步较晚。20世纪80年代以来,利用常规遗传分析、单体分析和基因推导等方法全面地开展了研究工作,并取得了多方面的进展。主要是:①中国小麦秆锈菌辅助鉴别寄主抗秆锈性基因的染色体定位;②小偃麦远中5号的遗传分析;③小麦重要抗源品种抗秆锈性基因的推导;④生产品种抗秆锈基因的推导及其抗病性的稳定性分析。这些研究结果为进一步品种选育和抗源基因合理布局利用提供了重要依据。

4. 抗秆锈病育种 中国小麦抗秆锈病育种主要结合小麦秆锈病的常发区东北春麦区、华南冬麦区和易发区黄淮平原冬麦区、长江中、下游冬麦区进行。一般大体上分三个阶段:20世纪50年代初期,主要是应用从农家品种中选出的比较抗耐病地方品种;60~70年代,主要通过从国外或外地引入新抗源进行杂交育种;80年代以后,在抗源多样化的基础上,通过复合杂交和阶梯杂交培育高产、优质、多抗性新品种。随之小麦产量水平不断提高,如东北春麦区70年代末小麦每公顷潜力上升到3750~5250kg,80年代以后上升到5250~7000kg。华南冬麦区育成并推广了一批多抗性的矮秆、高产的小麦新品种,使抗源由单一化向多样化发展。这些小麦品种抗锈性强,丰产性好,在防病增产和压低小麦秆锈菌越冬后的初侵染菌源基数上起了重要作用。黄淮平原冬麦区利用多样化秆锈抗源与本地适应性强、丰产性好的材料进行复合杂交或阶梯杂交,育成了一大批矮秆、丰产、优质、多抗的小麦新品种,使本区小麦生产品种在20世纪80年代初至90年代中期两次更新,在防病增产中起了关键性作用。长江中下游地区80年代初以来,育成并推广的抗秆锈病品种是以洛夫林系统等为抗源的鄂恩1号、荆12、荆13、荆135等,其中鄂恩1号(洛夫林10号/洛夫林761/苏麦3号)兼抗三锈和白粉病,耐赤霉病,丰产性好,年种植面积最可达87万hm²,成为湖北省的小麦主栽品种。

5. 流行规律和流行区系研究

(1) 越冬菌源基地 研究发现,中国小麦秆锈病菌在南方越冬,春季由南向北逐渐传播,在北方越冬,秋季由北向南传播。云南元谋及毗邻的四川凉山州南部和东南部一带,小麦秆锈病发生面积大,越冬菌量远比云南南部、西部及福建东南沿海的菌量大,是目前中国小麦秆锈病的重要越冬菌源基地。

(2) 流行区系 中国小麦秆锈病的流行区系由6个部分组成:①越冬区:云南(除西北部)、贵州南部和四川凉山州南部,以及福建、广东和广西,大致位于1月平均气温8~10℃等温线以南地区,浙江南部和湖南南部等地。②桥梁越冬区:大致包括浙江温州以

北, 江苏南部、安徽南部、江西、湖南中部和西北部, 以及四川雅安以东大部。③桥梁越夏区: 包括苏北、安徽北部、山东、河南、陕西关中、湖北北部、山西(除雁北)和河北(除张北)。④主要越夏区: 包括西北冬春麦区及西部高原冬春麦区, 越夏菌量较大, 是秆锈菌的主要越夏区。⑤次要越夏区: 包括东北春麦区的辽宁大部、吉林和黑龙江省, 以及华北春麦区的山西雁北、河北坝上和内蒙古北部。⑥周年循环区: 小麦秆锈菌在这一地区既能越冬又能越夏, 本区主要包括云南大部、四川凉山州南部及贵州兴义等地。

(3) 传播路线 研究表明, 中国小麦秆锈病在上述流行区间的传播, 明显地存在两个发源地与两条传播途径: ①东线传播及发源地: 秆锈菌从福建、广东和广西等地越冬区出发, 沿东部省份经桥梁越冬区与桥梁越夏区到达次要越夏区; 秋季随西北气流向东南方向传播。②西线传播及发源地: 秆锈菌从云南、贵州和四川出发, 春季逐步北上到达桥梁越夏区与主要越夏区; 秋季开始, 次要越夏区西部的菌源主要向东传播, 越夏区的菌源, 则随寒潮和 1 500m 上空气流南下到达长江中、下游地区, 甚至到达西南菌源基地。

(三) 小麦叶锈病防治研究

1. 小麦叶锈菌生理小种及其毒性变异研究 对中国小麦叶锈菌生理小种的系统鉴定于 1974 年开始进行, 先后由中国农业科学院植物保护研究所和河北农业大学植保系主持。截止到 1990 年 17 年间, 建立了中国小麦叶锈菌生理小种的统一鉴别寄主并且改进了命名方法。发现 260、360、376、60、160、374 小种和洛 10 类群为主要小种, 其中以洛 10 类群小种为最危险的小种类群。1991—1998 年中国农业科学院植物保护研究所, 以 Thatcher 为背景的近等基因系作鉴别寄主, 从中国主要麦区采集的 858 份标样中鉴定出 58 个生理小种, 其中比较重要的有 14 个类型。

开展了异核作用在小麦叶锈菌毒性变异和在新小种产生上的作用研究, 室内和田间试验证明, 异核作用是叶锈菌毒性变异的重要途径之一。

2. 小麦叶锈菌的转主寄主作用研究 1984 年, 王焕如、赵兰波、袁景顺等发现在内蒙古卓资县大榆树乡野外, 唐松草普遍发生叶锈病, 并开始对中国内蒙古小麦叶锈菌与转主寄主唐松草的相互关系进行了室内接种和野外调查研究。室内接种试验证明, 唐松草在人工接种条件下是小麦叶锈菌的转主寄主, 但它在自然条件下对小麦叶锈病的流行和变异不起作用。

3. 品种抗叶锈性遗传研究 中国有关小麦与叶锈菌相互作用遗传研究起步较晚, 20 世纪 80 年代末, 胡长程等(1989, 1992)引进和利用国际上已知抗病基因的小麦近等基因系或单基因系作鉴别寄主来分析叶锈菌的毒性基因, 进而筛选出成套具有不同毒性基因组合的标准菌系, 推导分析未知基因品种可能具有的抗病基因型。随后, 河北农业大学等一些教学和科研单位相继开展了有关研究工作, 取得了一些重要研究成果, 对品种合理利用提供了重要科学依据。

总结近年来的工作, 今后需加强小麦品种抗病性基因和锈菌毒性基因的遗传分析工作, 以基因定位分析少数重点品种为基础, 以近等基因系监测锈菌的毒性基因为纽带, 以基因推导为手段, 在短期内探明大量生产品种和抗源材料的抗病基因状况, 并进行单抗基因的回交转育及鉴别力强的标准菌系的筛选, 建立适合中国利用的基因分析体系。与此同时, 开展抗病基因分子标记工作, 为分子标记辅助育种技术体系的建立提供科学依据。

4. 抗叶锈病生理病理研究 中国在小麦叶锈病生理病理学研究方面主要开展了以下研究工作：①原生质膜与小麦抗叶锈病的关系。②过氧化物酶（PO）和多酚氧化酶（PPO）的变化。③苯丙氨酸解氨酶（PAL）和木质素积累的作用。④超氧化物歧化酶（SOD）与过敏性坏死反应的关系。⑤呼吸作用和 ATP 酶的水解活性。⑥抗叶锈基因（Lr）与防卫反应的关系等。这些研究取得了一些有价值的研究结果，并且提出了今后需进一步深入研究关于小麦和叶锈菌互作的机制，特别是对识别的原初信号及其转导过程、代谢途径和强度的调控机制、过敏性反应的具体过程和调控（细胞程序性死亡）以及这些生理生化变化的分子基础等问题。

5. 抗病育种 中国抗叶锈育种始于 20 世纪 60 年代，黄、淮麦区最早利用早洋麦、南大 2419 与本地品种杂交，选育出兼抗条锈和中抗叶锈新品种。长江中、下游小麦产区则利用 St2422/464 与品种杂交选育出了矮秆、大穗、耐肥、抗倒、高抗叶锈病的新品种。西南冬麦区利用明尼 II-50-25 育成了抗病品种南原 1 号。北部冬麦区利用早熟、矮秆、抗叶锈病的澳大利亚品种圣塔·埃伦娜作亲本，选育出了抗锈性和早熟性都比较突出的新品种。据不完全统计，从 40 年代到 80 年代初期，中国生产上栽培面积达 3 300hm² 以上的春小麦和 6 600hm² 以上的冬小麦新品种共计 919 个。其中抗叶锈病品种 82 个，占推广品种数的 8.9%。贵州、北京、黑龙江、河南、江苏等省、直辖市的抗叶锈育种成就比较显著。80 年代中后期，育成了种植面积达 67 万 hm² 以上的高产、优质新品种如扬麦系统、绵阳系统、贵农系统等，在控制叶锈病流行和提高小麦产量方面起了重要作用。

此外，中国在对小麦三种锈病的防治研究方面还对小麦条锈菌的专化型、寄主范围和小麦条、叶锈菌的寄生适合度以及秆锈菌的相对生存能力、条锈、秆锈病的预测预报技术、产量损失估计和防治指标、粉锈宁药剂作用机理以及人工接种和染核技术等开展了多方面研究，也取得了很多重要研究结果，这对中国小麦锈病的防治和进一步深入研究有重要参考价值。

（四）展望

人类对小麦锈病的斗争已有 3 000 多年历史，尽管斗争策略和技术水平不断提高，但迄今尚未能根除其为害，说明对这一病害做斗争的长期性和艰巨性。目前国际上防治小麦锈病的经验主要是合理利用品种的抗锈性、科学用药和加强栽培管理，实行综合治理，虽取得了很大成绩，但仍十分被动。中国通过 50 年的集体协作研究，找到了自己的防治道路，即将合理利用品种抗锈性、科学用药和加强栽培管理与根治菌源基地和“易变区”结合，预计全面贯彻执行这一防治策略，中国在对小麦锈病特别是对条锈病的防治方面有可能取得更多主动，防治水平达到国际先进。

参 考 文 献

- [1] 卜慕华等，小麦品种对条锈病、叶锈病及秆锈病抵抗性的检定，研究专刊第一号，1949：1~52
- [2] 蔡旭，小麦成株对条锈病抗性的遗传研究，Chinese Jour. Agric. 1949, I (1)：29~42
- [3] 蔡旭等，小麦抗锈选种总结报告，北京农业大学学报，1955, I (1)：7~30
- [4] 曹克强，王焕如，小麦品种慢叶锈性及其变异性和专化性研究，植物病理学报，1989, 19 (1)：

- [5] 陈善铭, 陆师义等. 华北冬小麦条锈病流行规律研究. 植物病理学报, 1957, (1): 63~84
- [6] 陈万权等. 中国小麦叶锈菌群体的毒性基因分析. 中国农业科学, 1993; 26 (2): 17~23
- [7] 陈万权, 胡长程等. 我国 28 个小麦品种抗叶锈基因推导. 作物学报, 1993, 19 (3): 268~275
- [8] 陈扬林, 谢水仙等. 三唑酮 (粉锈宁) 拌种控制小麦条锈病流行的初步研究. 植物保护学报, 1982, 9 (4): 265~270
- [9] 赤国彤等. 7 个小麦品种抗叶锈性遗传研究初报. 河北农业大学学报, 1991, 14 (4): 76~78
- [10] 方中达. Physiologic Specialization of *Puccinia glumarum* Eriks. & Henn. in China. Phytopathology, 1944, 34: 1020~1024
- [11] 傅俊范, 姚平等. 小麦秆锈病产量损失估计模型. 沈阳农业大学学报, 1992.23 (1): 38~40
- [12] 甘肃省植保所. 小麦锈病. 兰州: 甘肃人民出版社, 1979
- [13] 郭爱国, 王焕如, 朱之培. 小麦叶锈菌的异核作用研究. 植物病理学报, 1989, 18 (3): 180~185
- [14] 郭爱国等. 十八个小麦品种 (系) 抗叶锈基因的推导. 华北农学报, 1991, 6 (增刊): 109~114
- [15] 黄振涛, 刘维志, 李舜芳, 吴友三. 小麦秆锈菌生理小种 34C₄ 的发现及致病特点. 中国农业科学, 1984 (1): 78~80
- [16] 黄振涛, 曹远银等. 小麦秆锈菌不同小种间相对生存能力研究. 植物病理学报, 1991, 1: 65~71
- [17] 井金学, 商鸿生, 李振岐. 紫外线诱导小麦条锈菌毒性突变研究. 植物病理学报, 1994, 24 (4): 347~351
- [18] 井金学, 商鸿生, 李振岐. 小麦品种抗锈性分化的初步研究. 植物病理学报, 1997, 27 (1): 9~16
- [19] 康振生, 李振岐. 洛夫林 10 常温致病新菌系的发现. 西北农学院学报, 1984, 12 (4): 18~28
- [20] 康振生, 李振岐, 商鸿生, J. 庄约兰, R. 罗林格. 小麦条锈菌胞间菌丝的超微结构和细胞化学研究. 真菌学报, 1993, 12 (3): 208~213
- [21] 康振生, 李振岐, 商鸿生等. 绵阳系统小麦条锈菌新菌系的发现. 西北农业大学学报, 1994, 22 (3): 7~11
- [22] 康振生, 李振岐, 商鸿生. 小麦条锈菌异核新菌系的筛选及核游离试验. 植物病理学报, 1994, 24 (2): 101~105
- [23] 康振生, 李振岐, J. 庄约兰, R. 罗林格. 小麦条锈菌吸器超微结构和细胞化学研究. 真菌学报, 1994, 13 (1): 52~57
- [24] 李振岐, 刘汉文. 陕、甘、青小麦条锈病发生发展规律之初步研究. 西北农学院学报, 1956 (4): 1~18, 1957 (1): 33~47
- [25] 李振岐, 刘汉文. 关于碧蚂 1 号小麦抗条锈性减退问题的讨论. 西北农学院学报, 1957, 2: 93~102
- [26] 李振岐. 我国小麦品种抗条锈性丧失原因及其解决途径. 中国农业科学, 1980 (3): 72~76
- [27] 李振岐, 商鸿生等. 洛夫林小麦抗条锈性变异的研究. 中国农业科学, 1984 (1): 68~74
- [28] 李振岐, 商鸿生. 小麦锈病及其防治. 上海: 上海科技出版社, 1989
- [29] 李振岐, 王美楠, 贾明贵等. 陇南地区小麦条锈病的流行规律及其控制策略研究. 西北农业大学学报, 1997, 25 (2): 1~5
- [30] 李光博, 曾士迈, 李振岐. 小麦病虫害鼠害综合防治. 北京: 中国农业科技出版社, 1990
- [31] 李剑雁. 条中 23 号小种对五个小麦抗源材料的抗锈性遗传研究. 陕西省植物保护研究所编著, 植物保护研究. 西安: 陕西科学技术出版社, 1992.23~30
- [32] 刘孝坤, 洪锡午等. 陇南南部小麦条锈菌越冬的初步研究. 植物病理学报, 1984, 14 (1): 9~15

- [33] 刘孝坤 . 小麦抗源对条锈病的抗病性遗传研究初报 . 植物保护学报, 1988, 15 (1): 33~39
- [34] 刘问林, 曾士迈 . 小麦条锈菌 (*Puccinia striiformis*) 在几个慢锈品种叶组织中的扩展 . 植物病理学报, 1985, 15 (3): 129~136
- [35] 刘松洁, 商鸿生, 李振岐 . 小麦低反应型抗条锈性的组织病理学研究 . 西北农业大学学报, 1991, 19 (增刊): 11~17
- [36] 陆师义, 黎膏祥 . 光与温度对小麦品种抗条锈性的影响 . 植物病理学报, 1958, 4 (2): 129~135
- [37] 陆师义, 潘仁瑞 . 小麦条锈病发生发展规律及防治途径 . 中国植物保护科学, 1961: 264~271
- [38] 路端谊, 袁文焕等 . 小麦品种资源抗条锈病的研究 . 中国农业科学, 1980 (1): 15~22
- [39] 骆勇, 曾士迈 . 小麦条锈病 (*Puccinia striiformis*) 慢锈品种流行模拟模型 . 中国科学 (B辑), 1988 (3): 269~277
- [40] 骆勇, 曾士迈 . 小麦条锈病 (*Puccinia striiformis*) 慢锈品种抗性成分的研究 . 中国科学 (B辑), 1988 (1): 51~59
- [41] 马保之, 范福仁 . 小麦品种抵抗黄锈病及褐锈病试验 (一) . 广西农业, 1945, 5: 52~60
- [42] 牛永春, 吴立人 . 繁 6 绵阳系小麦抗条锈性变异及对策 . 植物病理学报, 1997, 27 (1): 5~8
- [43] 庞家智, 孙荣锦, 杨之刚 . 冬小麦原冬 96 抗叶锈病基因分析 . 植物病理学报, 1992, 22 (2): 189~191
- [44] 庞家智等 . 中国小麦育种研究进展 . 北京: 中国农业出版社, 1996: 295~299
- [45] 单卫星, 陈受宜, 吴立人, 李振岐 . 中国小麦条锈菌流行小种的 RAPD 分析 . 中国农业科学, 1995, 28 (5): 1~7
- [46] 单卫星, 陈受宜, 张耕耘, 吴立人, 李振岐 . 小麦条锈菌一个中度重复 DNA 序列家族的鉴定 . 中国科学 (C辑), 1997, 27 (3): 241~246
- [47] 商鸿生, 金元谦, Samborski DJ. 三种麦类作物对叶 (冠) 锈菌非寄主抗病性与品种抗病性的组织病理学研究 . 西北农业大学学报, 1990, 18 (3): 1~6
- [48] 商鸿生, 王利国, 陆和平等 . 小麦对条锈病高温抗病性表达规律的研究 . 植物保护学报, 1997, 24 (2): 97~100
- [49] 商鸿生 . 小麦对条锈病的高温抗病性研究 . 中国农业科学, 1998, 31 (4): 46~50
- [50] 沈其益, 汪可宁 . 我国小麦条锈病流行规律研究现况和今后研究的商榷 . 植物保护学报, 1962, 1 (4): 393~402
- [51] 沈阳农学院植物免疫研究室 . 1956—1965、1973—1976 年我国小麦秆锈菌 (*P. graminis* Var. *tritici*) 生理小种区系鉴定和消长分析 . 沈阳农学院学报, 1978, (1): 32~69
- [52] 苏海, 赵美琦, 肖悦岩 . 小麦叶锈病所致产量损失的研究 . 中国农业大学学报, 1990, 16 (增刊): 28~31
- [53] 王凤乐, 吴立人, 谢水仙, 万安民 . 我国小麦重要抗源材料抗条锈基因推导及其成株抗病性分析 . 植物病理学报, 1994, 24 (2): 175~180
- [54] 王凤乐, 吴立人等 . 中国小麦条锈菌群体毒性变异研究 . 中国农业科学, 1995, 28 (1): 8~14
- [55] 王凤乐, 吴立人等 . 中国条锈菌新小种条中 30、31 号的研究 . 植物保护学报, 1996, 23 (1): 39~44
- [56] 王凤乐, 商鸿生, 李振岐 . 中国小麦条锈菌生理小种同工酶分析 . 植物病理学报, 1995, 25 (2): 101~105
- [57] 王焕如等 . 小麦品种抗叶锈性鉴定总结 (1973—1986) . 河北农业大学学报, 1986, 9 (1): 57~65
- [58] 王焕如等 . 小麦叶锈菌生理小种研究 (1973—1986) . 河北农业大学学报, 1987, 10 (1): 158~

- [59] 汪可宁, 谢水仙等. 我国小麦条锈病研究的进展. 中国农业科学, 1988, 16 (2): 80~85
- [60] 汪可宁等. 我国小麦条锈菌生理专化研究. 植物保护学报, 1963, 2 (1): 23~35
- [61] 汪可宁, 吴立人等. 1975—1984年我国小麦条锈菌生理专化研究. 植物病理学报, 1986, 16 (2): 80~85
- [62] 汪可宁, 洪锡午等. 1951—1983年我国小麦品种抗条锈性变异分析. 植物保护学报, 1986, 13 (2): 117~124
- [63] 汪可宁, 洪锡午, 陈善铭等. 小麦品种对条锈病抗病性遗传规律研究初报. 植物病理学报, 1963, 6 (2): 197~206
- [64] 汪可宁, 谢水仙, 刘孝坤. 我国小麦条锈病防治研究的进展. 中国农业科学, 1988, 21 (2): 1~8
- [65] 汪可宁等. 我国小麦叶锈菌生理专化研究. 植物病理学报, 1982, 12 (3): 13~20
- [66] 王吉庆, 戴书坤等. 甘肃地区小麦条锈病菌越冬规律的初步研究. 植物病理学报, 1965, 8 (1): 1~8
- [67] 王沛有, 曾士迈, 张万义. 用遗传学方法鉴别小麦对条锈病水平抗性的初步研究. 植物病理学报, 1987, 17: 167~172
- [68] 王清和. 小麦品种锈病抗病性试验在福建. 新农专刊, 1942 (2): 458~462
- [69] 王云章等. 东北中部地区大叶小檗与小麦秆锈病关系研究初报. 东北农业科学通报, 1958, 3: 77~88
- [70] 吴立人等. 洛夫林 10 和山前麦等品种抗条锈性变异研究. 中国农业科学, 1985, 18 (1): 60~63
- [71] 吴立人等. 洛 10、洛 13 致病类群的发现与研究. 中国农业科学, 1988, 21 (5): 53~58
- [72] 吴立人, 杨华安等. 小麦条锈菌新小种流行预测研究. 中国农业科学, 1991, 24 (5): 59~63
- [73] 吴立人, 杨华安等. 1985—1990年我国条锈菌生理专化研究. 植物病理学报, 1993, 23 (3): 269~274
- [74] 吴友三. 小麦锈菌小种区系消长与品种抗锈稳定性问题. 中国农业科学, 1962, (9): 20~26
- [75] 吴友三, 黄振涛. 中国二十年间小麦秆锈菌生理小种鉴定和消长分析. 沈阳农业大学学报, 1987, 18 (3): 105~138
- [76] 吴友三, 刘维志. 小麦耐秆锈品种的性状因素. 中国农业科学, 1980 (2): 15~23
- [77] 谢水仙, 陈万权等. 陇南和阿坝地区小麦条锈菌传播的研究. 植物病理学报, 1992, 22 (2): 138~141
- [78] 辛志勇, Johnson R., Law C, Worland A.J. 冬小麦丰抗 13 抗条锈病基因的分析. 作物学报, 1984, 10 (4): 217~222
- [79] 杨华安等. 我国小麦条锈菌生理小种毒性基因及致病性特点分析. 植物病理学报, 1990, 20 (3): 213~217
- [80] 杨华安, Stubbs R.W. 中国小麦条锈菌鉴别寄主抗条锈基因初步分析. 植物保护学报, 1990, 17 (1): 67~72
- [81] 杨世诚等. 云南省小麦条锈病菌越冬规律研究. 中国农业科学, 1986, 2: 72~77
- [82] 杨小冰, 曾士迈. 小麦条锈病对小麦产量影响的研究. I 损失估计经验模型. 中国科学 B, 1988, B (1): 505~509
- [83] 杨之为, 李振岐等. 小麦条锈病防治指标的初步研究. 西北农业大学学报, 1991, 19 (增刊): 33~38
- [84] 杨文香等. 我国小麦叶锈菌鉴别寄主抗病性基因的推导. 植物病理学报, 1994, 24 (2): 181~184
- [85] 杨作民, 唐伯让, 沈克全等. 小麦抗病育种的战略问题——小麦对锈病、白粉病第二线抗源的建

立和应用. 作物学报, 1994, 20 (4): 385~394

- [86] 姚平等. 小麦秆锈菌新小种 21C₃CTR 的发现. 中国农业科学, 1995, 28 (1): 87
- [87] 曾广然等. 东北中部地区大叶小檠与小麦秆锈病发生关系的研究. 植物保护学报, 1983, (2) 1: 47~55
- [88] 曾士迈. 小麦条锈病春季流行规律的数理分析 (1). 植物保护学报, 1962, 1 (1): 35~48
- [89] 曾士迈, 王沛有, 张万义等. 小麦对条锈病的水平抗病性研究初报. 植物保护学报, 1979, 6 (1): 1~10
- [90] 张传飞, 商鸿生, 李振岐. 中国小麦条锈菌主要流行小种的寄生适合度. 西北农业大学学报, 1994, 22 (2): 28~32
- [91] 张凤国, 王智忻等. 不同亲和性的小麦品种和叶锈菌小种相互作用的组织病理学. 植物病理学报, 1991, 21 (4): 271~276
- [92] 张国淳等. 热河地区大叶小檠与小麦秆锈病的关系. 东北农业科学通报, 1957: 103~108
- [93] 张书绅, 章钰文, 吴友三. 四个小麦抗源对小麦秆锈菌三个生理小种的抗病基因分析. 植物病理学报, 1987, 17 (2): 69~77
- [94] 张书绅, 章钰文, 袁文焕. 远中 5 号中来自天兰偃麦草的一个染色体组对三种锈病的抗病性作用. 植物病理学报, 1990, 20: 277~280
- [95] 张书绅, 章钰文, 姚平, 吴友三. 小麦秆锈菌生理小种 34C₅ 的发现及毒性. 中国农业科学, 1991, 24 (4): 88~89
- [96] 张书绅, 杨涛, 章钰文. 中国小麦秆锈菌鉴别寄主品种 Rulofen 抗秆锈病基因单体分析. 中国农业科学, 1991, 24 (2): 27~33
- [97] 张书绅, 章钰文, 吴友三. 小麦秆锈菌鉴别寄主品种 Orofen 对生理小种 21C₃ 和 34C₂ 抗病基因的单体分析. 植物病理学报, 1992, 22 (1): 60~70
- [98] 张书绅, 杨涛, 周灶建. 中国小麦秆锈菌鉴别寄主品种免字 52 抗秆锈病基因的单体分析. 中国农业科学, 1994, 27 (6): 28~32
- [99] 庄巧生, 董玉琛, 郑殿升. 国外小麦品种在中国的利用. 中国农学通报, 1994, 10 (1): 36~40
- [100] Ling, L. Epidemiology studies on stripe rust of wheat in Chengdu Plain, China. Phytopathology, 1945, 35 (11): 885~894
- [101] Luo Yong and Zeng Shimai. An epidemic simulation model of stripe rust (*Puccinia striiformis*) on slow rusting cultivars of wheat (II). Scientia Sinica (Series B). 1988, 31 (4): 457~468
- [102] Wang H. R. Notes on physiological specialization in leaf rust of wheat in China. Phytopathology, 1947, 37 (9): 680~681
- [103] Yang Xiaobing and Zeng Shimai. Detecting patterns of wheat stripe rust pandemics in time and space. Phytopathology, 1992, 82 (5): 571~576

第二章 小麦锈菌的超微结构

第一节 小麦锈菌菌丝和孢子发育的超微结构

电子显微镜的问世，为研究植物病原真菌的超微结构和微观形态提供了有力工具。小麦锈菌，由于其独特的生物学特征及其所致病害的经济重要性，一直被认为是植物病理学研究中的模式病原物，同时也是用于电镜研究较早的对象之一。自 20 世纪 60 年代初，艾利里奇等（Ehrlich H.G., Ehrlich M.A.）发表第一篇有关小麦锈菌的电镜观察结果以来，国外许多植物病理学者和真菌学者纷纷涉入这一领域，形成了多个高水平的锈菌超微结构研究中心，并且研究重点由最初静态地描述锈菌的基本超微结构特征，逐步发展到动态地揭示锈菌的发育过程和探索其结构与功能，以及锈菌与寄主小麦的互作关系。目前，对小麦锈菌的胞间菌丝、吸器母细胞、吸器和各类孢子的发育和形态结构已有了比较全面的了解和认识。对小麦三种锈菌的研究，国外的工作主要集中在对秆锈菌和叶锈菌的研究，而条锈菌未能受到应有的重视。近年来，国内西北农业大学（现西北农林科技大学）以小麦条锈菌为对象，开展了系统的研究工作，取得了一系列新进展，并发现小麦条锈菌的一些主要超微结构特征明显不同于其他两种小麦锈菌；河北农业大学以小麦叶锈菌为试材也开展了这方面的研究并取得了一定进展。

一、胞间菌丝和细胞器

小麦锈菌夏孢子萌发产生的芽管，经延伸后在寄主气孔上形成附着胞，附着胞产生入侵栓，穿过气孔，进入寄主体内并随即形成气孔下泡囊，然后依次产生侵染丝、初生吸器和次生菌丝，最后在寄主组织内形成菌落。通常将扩展于寄主细胞间隙的锈菌菌丝称为胞间菌丝（intercellular hyphae）。

（一）胞间菌丝的形态和细胞器

小麦三种锈菌胞间菌丝的形态基本相似，在菌落边缘，菌丝分布稀疏，呈典型的丝状，粗细均匀；而菌落中心部分的菌丝排列密集，菌体膨大变形，某些部分可产生不规则的突起，这在小麦条锈菌中较为明显。观察发现胞间菌丝相互接触可发生融合现象（康振生等，1993），菌丝融合无疑为细胞核的交换和遗传特性的变异提供了一个先决条件。

胞间菌丝的原生质以及其中的细胞器，因菌丝的生理状况和生长时期的不同而存在着差异。菌落边缘幼龄菌丝的原生质丰满稠密，而菌落中心部位老龄菌丝的原生质稠密度减

弱，出现大型的液泡。在菌丝细胞中可观察到以下常见的细胞器：

1. 细胞核 (Nuclei) 呈球形或卵球形，直径为 $2.3 \sim 3.2 \mu\text{m}$ 。核的外膜由双层膜围成，外膜上具膜孔。核膜内核质的电子致密度基本上与菌丝原生质相似，但核仁部位的致密度较高。

2. 线粒体 (Mitochondria) 一般为椭圆形的囊状体，其纵切面为长椭圆形，而横切面呈近圆形。线粒体的外围为双层膜结构，其内层膜可向内凹入基质中，形成管状突起一嵴。线粒体基质内含有与呼吸代谢有关的物质。

3. 内质网 (Endoplasmic Reticulum) 在电镜观察中，因超薄切片的角度不同内质网可呈现不同的形态，一般为单层膜围成的条形囊状体，其上常常附着有呈颗粒状的核糖体，内质网可相互联结而构成膜系统，并可与细胞核相连。

4. 核糖体 (Ribosome) 在电镜下核糖体呈颗粒状，大量分布于原生质中，或附着于内质网表面。

5. 微体 (Microbody) 呈球形或卵球形，由单层膜围成，直径 $0.14 \sim 0.18 \mu\text{m}$ ，其中常有呈结晶状物质。微体通常分布于菌丝隔膜孔的两侧。

6. 微管 (Microtubule) 为原生质中常见的微型管状结构，可参与原生质中细胞器的定向和原生质的流动。

7. 须边体 (Lomasome) 由大小、形状不一的泡囊聚集而成的泡囊聚体，通常位于菌丝壁与质膜之间。

8. 液泡 (Vacuole) 由单层膜围成的囊状结构，在菌丝中极为普遍。液泡的大小、多少直接与菌丝的生理状况密切相关。在幼龄菌丝内，液泡较少，且体积较小，而在老龄菌丝内则相反。

9. 贮藏产物 (Storage products) 在菌丝原生质中可观察到的贮藏产物有脂肪粒和糖原两类。脂肪粒为球形，直径为 $0.12 \sim 0.15 \mu\text{m}$ 。糖原是由多个染色较深的糖颗粒聚合而成。

电镜观察结果表明，锈菌胞间菌丝细胞一般仅含两个细胞核，但是小麦条锈菌菌丝细胞核的数目变化较大 (康振生等, 1995)。经荧光染色观察发现，在小麦条锈菌胞间菌丝中，典型的双核细胞仅占 20%，而 2 核以上的多核细胞约 80% 其中 4 核的为 17.4%，6 核的为 25.7%，8 核的为 27.7%；单一细胞中最多可含 20 个细胞核。同时发现其吸器母细胞和吸器内的多核现象也极为普遍。小麦条锈菌的这一核相状况显然不同于其他锈菌，关于这一现象的生物学意义目前尚不清楚，有待进一步探索。

(二) 胞间菌丝细胞壁的结构

电镜观察结果表明，胞间菌丝细胞壁由多层构成，经常规的醋酸双氧铀和柠檬酸铅染色，小麦条锈菌和小麦秆锈菌菌丝壁由外向内可分为四层 [图版 2-1 之 4 (康振生等, 1993, 庄约兰等, 1985)]，第一层染色较深，第二层最浅，第三、第四层染色程度相似，均较深，一般很容易将这两层误认为一层，但在细胞壁与隔膜连接部位，则可将这两层区别开来 (图版 2-1 之 5)。

胞间菌丝细胞壁中的化学成分，特别是体表成分，一直是备受关注的问题。电镜细胞化学技术，为分析壁中的成分提供了一条可行的途径。经 Thierry 染色和蛋白酶消解处理