

# 大豆锈病研究的新进展\*

孙永亮

(中国农科院油料研究所)

## 提 要

由于大豆锈病的经济重要性,它越来越为大豆科学工作者所注意。近年来,国内外对该病进行了深入研究,特别是在病原生物学特性、流行病学、抗性遗传和抗病性等方面的研究取得了很多新成果,本文主要综述八十年代以来国内外研究的新进展。

### 一、大豆锈病的症状、分布与危害

#### 1. 症状

病菌(*Phakopsora pachyrhizi* Syd.)主要侵染叶片,也能侵入幼茎和叶柄。夏孢子堆多在叶背发生,最初出现灰褐小点,逐渐边缘褪绿,最后隆起于表皮下,病斑大小约 $1\text{mm}^2$ ,色泽略有不同。

Bromfield等<sup>[8]</sup>(1980年)通过各地区致病力不同的病菌分离物接种到一系列大豆品种上,发现有以下不同的反应型:TAN型为感病反应型,病斑黄褐色大小约 $0.4\text{mm}^2$ ,叶背病斑中有2~5个孢子堆;RB型为抗病型,为 $0.4\text{mm}^2$ 左右的红褐色病斑,通常在接种后两星期叶背病斑中有0~2个孢子堆;随着接种后时间的延长,TAN型和RB型的病斑数、面积和各病斑孢子堆数均有所增加,但TAN较RB型增长速度快。

#### 2. 分布与危害

已知分布在中国、日本、东南亚和南亚诸国、澳大利亚、苏联远东地区、墨西哥至哥斯达黎加、西印度群岛、南美及非洲等地<sup>[5,9,30]</sup>。该病已成为最重要的真菌病害之一,尤其在亚洲产区危害日益猖獗<sup>[27]</sup>。在南美和北美,也给大豆生产造成了威胁,大豆主产国之一的美国,目前锈病尚未流行,但当地的气候条件适合于该病的发展。美农经学家Fred Ruchler等(1984)<sup>[10]</sup>利用TECHSIM模型对大豆锈病可能造成的危害进行了预测分析,一旦在美国流行,全美大豆生产可能造成约72亿美元的损失。

由于植株感病后减少了饱满荚数、每荚种子数以及种子的平均重量、特别在雨季或潮

\* 本文承蒙李丽丽研究员详细审阅,修改。

余于林研究员、谈宇俊研究员提供部分资料和宝贵意见,特此致谢。

本文于1991年10月17日收到。 This paper was received on Oct. 17, 1991.

湿天气可使感病品种的叶片迅速干枯和脱落,并使植株在正常成熟前 15~20 天死亡,因而可使产量损失达 10~80%。

## 二、病原菌特征

### 1. 形态特征

*P. pachyrhizi* 出现过许多异名,它们分别是:*Uredo sojae*、*Uromyces sojae*、*Phakopsora sojae*、*Uredo concors*、*Physopella concors*、*Physopella vignae*、*Uredo vignae*、*Phakopsora vigrae*、*Phakopsora crotolaria*。Hiratsulks 1932 年研究后作出了最后鉴定结论:大豆上只有一种锈菌,即是 *P. pachyrhizi* 能引起锈病。

病菌孢子堆浅褐至褐色,直径为 100~200 $\mu\text{m}$ ,有内曲侧丝,基部联合形成一个圆锥状覆盖于复孢子堆周围,侧丝棍棒状,无色透明至谷秆色,并具有一个窄腔(20—47 $\mu\text{m}$ 长)。夏孢子无色透明至黄褐色,近圆、椭圆或梨形、大小为 15—24 $\times$ 15—34 $\mu\text{m}$ ,表面有刺突,其刺状透明壁厚 1~1.5 $\mu\text{m}$ 。冬孢子堆黑褐色,埋于寄主表皮之下,多在夏孢子堆附近散生或群生,成栅状排列。冬孢子长柱型、浅褐色、表面光滑,大小为 20~35 $\times$ 8—15 $\mu\text{m}$ <sup>[5,30]</sup>。

### 2. 生物学特性

#### (1) 夏孢子的萌发和侵染

夏孢子在叶片上萌发后,芽管在表皮细胞上形成一个附着孢,并在侵染丝的形成处直接侵入表皮细胞,在细胞间隙内形成一个隔膜,进而产生初生菌丝,分枝长出次生菌丝或吸附母细胞并将吸器插入叶肉细胞中<sup>[14]</sup>。Melean, R. J. 等(1981)用不同抗性水平的品种进行侵染过程的组织学研究<sup>[21]</sup>,观察到夏孢子在不同抗性品种叶片上仅萌发率有所差异,其它均无多大区别。另外,在感病叶片上经常可以看到代谢物类的化合物,这种物质往往能减慢或限制锈病的继续发展,其组成和作用还未见报导,但这对进一步研究锈菌的侵染过程中与寄主之间的一系列基本生理生化反应有着重要的意义。

Bonde 和 Brown<sup>[7]</sup>通过光学显微镜和扫描电镜(SEC)对澳大利亚、台湾、印度、菲律宾和波多黎哥的大豆锈病分离物进行了非常细致的比较,证明所有分离物的夏孢子形状、大小及其表面芽孔的数目和排列均无差异,唯一不同之处在于芽孔,在扫描电镜下波多黎哥分离物的芽孔较易观察,可能由于其有较薄的芽孔孢塞。但这不足以用来作为分离物间分类的依据。

Melching<sup>[22]</sup>进行了温度和保湿期对大豆锈病发育影响的研究:将大豆叶片上的锈菌夏孢子置于 20℃、黑暗、潮湿情况下,在 1.5 小时后即开始发芽,6~7 小时发芽率达最高值。在 18~26.5℃下 6 小时后出现少量病斑的初期症状,8 小时后,病斑的数量增长 10 倍。同样温度、黑暗条件下增加保湿时间至 12~16 小时,锈病的严重度无明显增加。温度低于 9℃或高于 28.5℃时无病斑出现。在阳光直射条件下,叶片的夏孢子很快失去侵染力,但在云雾条件下 1~2 天内侵染力增强。夏孢子在干叶片上 8 天后仍不能形成病斑,但经过 4~6 小时的保湿期后,再干燥 4 天,然后保湿 12 小时即可侵染,但侵染力有所降低。同样,保湿接种后的植株,以后每隔 3、6 或 9 天保湿一次,一直到成熟期;潮湿的频率越低,每平方厘米病斑数越少,产量越高。

#### (2) 冬孢子产生和萌发条件

美国马里兰大学 Dufresne<sup>[9]</sup>对美洲(波多黎哥)和亚洲(台湾)分离物的冬孢子发育情

况作了比较,台湾分离物在10℃和15℃时分别在21天和30天后产生冬孢子堆,而波多黎哥分离物分别在34天和35天后才产生冬孢子堆。在低光照(3.9 $\mu$ E/m<sup>2</sup>/sec)下,台湾和波多黎哥分离物产生冬孢子堆的时间分别为29天和33天;中等光照(5.3 $\mu$ E/m<sup>2</sup>/sec)下分别为26和36天;高强度光照(6.1 $\mu$ E/m<sup>2</sup>/sec)下分别为22和34天。另外,台湾分离物所产生的病斑较大,冬孢子堆数也较多。

联邦德国(Koch和Hoppe)<sup>[16]</sup>模拟田间环境条件,保湿、干燥连续3~5次以上,然后在适宜的条件下,病菌冬孢子能够萌发并形成担子和担孢子。置于水琼脂上的冬孢子堆较易萌发和被观察,有时一个冬孢子堆仅有少数冬孢子萌发,有时担子形成一个厚厚的白色覆盖物盖在冬孢子堆上。担子略弯或直立,一个担子上通常有1~3个担孢子梗,大部分担子都能形成担孢子梗和担孢子。担子长为23~60 $\mu$ m,其顶端的平均宽度8.3 $\mu$ m,担孢子梗长为6~24 $\mu$ m。担孢子为卵圆形,大小为6~10 $\times$ 5~6 $\mu$ m。

### 3. 生理小种

1976年Melean和Byth就有病菌致病小种的报导。台湾农业研究所根据鉴别寄主上病斑反应型的差异,把台湾五个地区的大豆锈菌分为3个生理小种(1、2、3),我国<sup>[2]</sup>湖北发现4个不同致病力的生理小种(A、B、C和D),但全国各病区大豆锈病的生理小种及分布尚需进一步研究。目前亚洲蔬菜研究发展中心(AVRDC)<sup>[29]</sup>建立了由11个大豆品种组成的标准鉴别寄主谱,这些品种(系)为:PI's239871A和239871B、230970、230971、200492、459025、459024、TK5、TN4、Wayne和Ankur。

### 4. 寄生范围

根据国内外报导<sup>[5,6,23,24,25,30]</sup>,大豆锈病夏孢子的寄主有两型豆(*Amphicarpaea*)、木豆(*Cajanus*)、刀豆(*Canavalia*)、山马蝗(*Desmodium*)、扁豆(*Dolichos*)、刺桐(*Erythrina*)、大翼豆(*Macroptilium*)、黎豆(*Mucuna*)、豆薯(*Pachyrhizus*)、菜豆(*Phaseolus*)、葛(*Pueraria*)、钩豆(*Teramnus*)等32属植物。

## 三、流行病学

大豆锈病的流行与温湿度密切相关,在适温范围内雨量与降雨日数起主要作用。在19~30℃之间(最适25℃)和清晨高湿度(R. H. 90%以上)的条件下,锈菌6~8天即可完成初侵染并显症。田间第二次扩散也需同样的时间。一个大豆生长季节中可以完成6~8次夏孢子世代循环,但在同一叶片上可以进行多次,其次数取决于叶片的生存时间。台湾的研究结果表明<sup>[31]</sup>,病害的发展受大豆生长发育的影响,夏大豆的发病比春、秋大豆要迟20~40天,锈病的严重度与落叶数有明显的相关性( $R^2=0.625a-0.809$ )。该病在湖北省的流行速度可按 $r=0.201+10.664ce$ 计算,并进行短期测报。年度严重度可用 $r=a+bcI=0.09+0.979cl=0.49+0.009x+0.093y$ 的回归方程式预测<sup>[1]</sup>。另外,冬孢子萌发试验<sup>[15]</sup>证明大豆是锈菌能完成生活史的单主寄主,是否还存在着由转主寄主或次生寄主完成生活史的多主寄生现象,目前尚不清楚。

## 四、抗性遗传、品种的抗病性及鉴定方法

### 1. 抗性遗传

据Kochman报导,抗病品种PI200492的抗病性是简单遗传,组织学研究也表明,这种抗病类型能产生植物保卫素,以抑制病菌在叶肉组织中繁殖,从而表现出抗病性。澳大利

亚昆士兰大学的植病学家<sup>[20]</sup>对 PI200492、台农 3 号和台农 4 号大豆品种进行了锈病抗性遗传的研究,发现 PI200492 和台农 3 号具有一个相同的抗性主效基因  $R_{pp1}$ ;台农 4 号有 2 个抗性主效基因,其中之一与前者相同。美国的 Hartwig 等<sup>[11]</sup>又陆续发现了  $r_{pp1}$ 、 $r_{pp2}$ 、 $r_{pp3}$  三个主效基因。1986 年<sup>[12]</sup>在 PI459025 上发现了第四个抗性主效基因  $R_{pp4}$ ,因此 PI459025 的基因型被定为  $r_{pp1}$ 、 $r_{pp1}$ 、 $r_{pp2}$ 、 $r_{pp2}$ 、 $r_{pp3}$ 、 $r_{pp3}$ 、 $R_{pp4}$ 、 $R_{pp4}$ 。中国农科院油料所<sup>[4]</sup>通过四个不同抗性水平的品种(PI459025、AGS129、AGS181 和猴子毛)进行抗性遗传规律的研究表明,4 个品种的抗锈遗传基础显著不同,抗病品种 PI459025 的抗锈性受一个显性基因控制,耐病品种的耐病性受多基因控制,并有超显性作用存在。抗性的回交效应明显,受细胞核基因控制。

## 2. 抗病性

由于 *P. pachyrhizi* 是一种专性寄生物,它与寄主间的关系密切,因而有可能不断产生新的生理小种,使锈菌在侵染性上有广泛的多样性。品种的抗病性也有暂时性和不稳定性,复杂的生理小种出现,影响了对单一生理小种具有特殊抗性的品种的有效性,因此应针对几个对产量影响较大的生理小种,筛选和鉴定具有多抗性和耐病性的品种。

AVRDC 在 9000 多份品种资源材料的鉴定结果中未发现高抗品种。许多被报导为抗病的新品系,事实上最多只是中抗,而其抗病原因主要是避病,由于①鼓荚期(易感期)的延迟使锈病的侵染也推迟了;②在有些耐病品种上,锈病的夏孢子发育很慢,而叶片始终保持绿色直至种子发育完全,因此病叶的脱落对种子的发育已无多大影响。这种耐病性的表现主要是因为这些品种的豆荚发育和充实较快,以致病害影响很小<sup>[28]</sup>。目前,AVRDC 正在发展一种在锈病影响下提高大豆产量的新方法<sup>[29]</sup>,即①利用品种的耐病性,这是一种减少产量损失的理想方法。大豆品种间存在着明显的耐病性差异。②利用品种的多抗性,一般多抗性品种对各生理小种都起作用,是一种长期控制大豆锈病较稳定的方法。用来估计这种抗性的主要标准有环境因子、大豆的生育特点、接种量及抗性水平。现在台湾科学家使用相对生育期的直线回归方法(RLT 回归法)来估计这种抗性,其公式为  $RLT = \text{播种后天数} \div \text{成熟期}(R_s)\text{天数} \times 100\%$ <sup>[29]</sup>。

## 3. 抗性鉴定方法

早在 1971 年印度的 Singh 等在田间筛选了 3300 多份大豆品系,把抗性等级分为抗病、中抗和感病三类。而后,澳大利亚、AVRDC、巴西、菲律宾、尼泊尔、泰国和中国等地对品种也进行了大量抗性筛选工作,但调查标准差异较大<sup>[3,17,18,24,25,29,30]</sup>。因此,大豆锈病国际工作组(IWGS)在 1976 年制定了供大田调查的统一分级标准,该分级系统用三个数字表示<sup>[30]</sup>。我国大豆种质资源抗锈鉴定的初筛是在常年自然发病地区或地块进行,中抗以上品种在实验室在离体叶片上进行人工接种,并建立了较完整的鉴定技术和方法:即夏孢子用真空干燥冷冻保存法( $-7 \sim -22.5^{\circ}\text{C}$ )保存,在 30~40 天内能保持较好的萌发率。接种时取保存或新鲜的夏孢子配成(3 亿/ml)悬浮液,每 10ml 孢子悬浮液加 0.1ml 吐温 80,在大豆长出 4 片复叶时采摘植株主茎上第二片复叶,在叶背接种后放在培养皿中保湿,置  $24^{\circ}\text{C}$  温箱内培养 24 小时,然后在有光照的恒温室( $24^{\circ}\text{C}$  左右)中培养。接种后第 7 天和 14 天调查其感病反应型:R-BR:抗病;R-N:中抗;S-L:中感;S-S:高感。从中国农科院油料所用此法筛选鉴定的六千多份材料结果看,方法可靠<sup>[3]</sup>。

## 五、防治研究

### 1. 抗病育种

利用抗锈品种是一种经济有效的防病措施。如在亚洲和澳大利亚有许多育种机构利用抗病原始材料 PI200491、PI200492 和 PI200490 培育出台农 3 号、4 号等抗锈品系。Koch 用  $\gamma$ -辐射处理得到了抗病品种 072、113 等<sup>[16]</sup>。由于品种的抗锈性容易丧失,因此须不断地进行杂交,筛选出有价值的品系。通过鉴别寄主鉴别出当地各个生态上或专化性上占优势的小种,用于接种和遗传研究;通过筛选所收集的种质资源和育种材料,建立起一个基因对基因或病菌与鉴别寄主的关系。锈菌的每个生理小种都可以找到相对应的抗病基因源,最后将尽量多的不同抗病基因集中到一个单系或多系中构成“广谱的”抗病类型。

### 2. 化学防治

使用杀菌剂防治大豆锈病,在许多国家都进行了试验和应用。较有效的药剂为苯来特、代森锰锌、波尔多液、代森锌+硫磺、代森锰+硫磺、敌螨普 WD、敌菌丹、石硫合剂、O-一甲基乙酸苯、二氯苯醌 XL、氧化萎锈灵、氧化萎锈灵+苯来特、Sankyo 和粉锈灵。本所通过小区试验和大面积试验示范,证明百菌清和邻酰胺喷施二次以上,防病增产效果明显<sup>[1,5,13,19,30]</sup>。

### 3. 农业防治

根据大豆锈病的发病特点,适当地调整播期,可避过或缩短感染期<sup>[24]</sup>,加强田间管理,适当轮作和间作,改善田间通风条件;增施磷钾肥,提高植株抗病力,创造不利病菌发展的条件,都是防病增产的有效措施<sup>[1,5,30]</sup>。

## 参 考 文 献

- [1] 谈宇俊、余子林、刘家琳,1982,大豆锈病流行规律及防治的研究,《中国油料》,4:1~8
- [2] 谈宇俊、孙永亮,1989,大豆锈病生理小种的初步研究,《大豆科学》,1:71~74
- [3] 谈宇俊、孙永亮,1989,大豆锈病的鉴定技术,《中国油料》1:65~67
- [4] 谈宇俊、孙永亮、单志慧,1991,大豆品种抗锈病遗传的研究,《大豆科学》,2:104~109
- [5] 余子林等,1980,大豆锈病研究现状,《中国油料》,1:47~55
- [6] 庄剑云,1991,中国的大豆锈病:病原、寄主及分布,《中国油料》,3:67~69
- [7] Bonde, M. R., Brown, M. F. 1980, "Morphological comparison of isolates of *Phakopsora pachyrhizi* from different areas of the world" Can. J. Microbiol., Vol. 26, 1443~1449
- [8] Bromfield, K. R., Melching, J. S., Kingsolver, C. H. 1980, "Virulence and Aggressiveness of *Phakopsora pachyrhizi* Isolates Causing Soybean Rust", Phytopathology, Vol. 70, No. 1 17~21
- [9] Dufresne, L. A. et al., 1987, "Effects of Temperature and Light Intensity on Telia Development by Puerto Rico and Taiwan Isolates of *Phakopsora pachyrhizi*, the Soybean Rust Fungus", Plant Disease, Vol. 7, 629~631
- [10] Fred Kuchler, et al., 1984, "Potential Economic Consequences of the Entry of an Exotic Fungal Pest: The Cause of Soybean Rust", Phytopathology, Vol. 74, No. 8, 916~920
- [11] Hartwig, E. E., and Bromfield, K. R. 1983, "Relationship among three gene conferring specific resistance to rust in soybean", Crop Sci., 23: 237~239
- [12] Hartwig, E. E. 1986, "Identification of a Forth Major Gene Conferring Resistance to Soybean Rust", Crop Sci., 26: 1135~1136

- [13] Junqueira, N. T. V. et al. , "Detection of benomyl and triadimefon in soybean tissue and its effect on the infection by *P. pachyrhizi*" *Fevercero* Vol. 9, 119~127
- [14] Koch et al. , 1983, "Structural studies on the development of soybean rust (*Phakopsora pachyrhizi*) in susceptible soybean leaves" *Soybean Rust Newsletter* Vol. 6, 4~7
- [15] Koch, E and Hoppe, H. H. 1987, "Germination of the Teliospores of *Phakopsora pachyrhizi*" *Soybean Rust Newsletter* Vol. 8, 3~4
- [16] Koch, E et al. , 1987, "Characterization of Rust Resistance in Soybean Mutant Breeding Lines" *Soybean Rust Newsletter* Vol. 8, 5~8
- [17] Kumar, S. , Verma, R. N. 1985, "Soybean rust in N. E. hill of India; Further observation" *Soybean Rust Newsletter* 7, 17~19
- [18] Laercio Zambolim, et al. , 1983, "Partial Resistance of Soybean Cultivars to *Phakopsora Pachyrhizi*" *Fevercero*, Vol. 8, 117~122
- [19] Maiti, S. , et al. , 1983, "Control of Soybean Rust in India" *Soybean Rust Newsletter* Vol. 6, 8~13
- [20] Mclean, R. J. and Byth, D. E. , 1980, "Inheritance of Resistance to Rust (*P. pachyrhizi*) in Soybean" *Aust. J. Res.* 31. 951~956
- [21] Mclean, R. J. and Byth, D. E. , 1981, "Histological Studies of the pre-penetration Development and penetration of Soybean by Rust, *P. pachyrhizi* Syd." *Aust. J. Res.* , 32, 435
- [22] Melching, J. S. et al. , 1989, "Effects of Duration, Frequency, and Temperature of leaf Wetness Periods on Soybean Rust" *Plant Disease* Vol. 73 No. 2 117~122
- [23] Poolpol, U. , Pupipat, 1985, U. "Morphology, development, induced teliospore formation and host range of *phakopsora pachyrhizi* Syd." *Soybean Rust Newsletter* 7, 26~27
- [24] Ribeiro Do Vale, F. X. , 1985, et al. , "Effects of planting time on the incidence of soybean rust; Host range study of soybean rust Brazil; Reaction of soybean cultivars to *Phakopsora pachyrhizi* Syd. ; Disease gradient of soybean rust" *Soybean Rust Newsletter* 7, 4~16
- [25] Satish Chandra, et al. , 1987, "Soybean Cultivars Resistant to Rust and frog-Eye leaf spot" *Soybean Rust Newsletter* Vol. 8, 11~12
- [26] S. Shanmugasundaram 1987, "Screening for Soybean Rust Resistance in Perennial *Glycine* " *Soybean Rust Newsletter* 1987 Vol. 8. 13
- [27] Sinclair, J. B. 1989, "Threats to soybean production the tropics, Red leaf blotch and leaf rust." *Plant Dis.* 73, 604~606
- [28] Tschanz, A. T. and Tsai, M. C. .1983, "Evidence of tolerance to soybean rust in soybean" *Soybean Rust Newsletter* Vol. 6, 28~34
- [29] Tschanz, A. T. et al. , 1987, "Interrelationship Between Soybean Development, Resistance, and *Phakopsora pachyrhizi*" *Soybean Rust Newsletter* 1987 Vol. 8, 14~18
- [30] Yang, C. Y. 1991, "Soybean rust caused by *Phakopsora pachyrhizi*" Paper presented at the First Soybean Rust workshop held March 21~27, 1991 in Wuhan, Hubei, China
- [31] Yang, X. B. , Royer, M. H. , Tschanz, A. T. , and Tsai, B. Y. 1990, "Analysis and quantification of soybean rust epidemics from seventy-three sequential planting experiments" *Phytopathology* 80, 1421~1427