DOI: 10.13597/j.cnki.maize.science.20200301

中国玉米南方锈病初侵染源的多源性

王晓鸣,刘 骏,郭云燕,段灿星,朱振东,孙素丽,杨知还 (中国农业科学院作物科学研究所农作物基因资源与基因改良国家重大科学工程,北京 100081)

摘 要:由多堆柄锈菌 Puccinia polysora Underw.引致的玉米南方锈病是广泛分布在热带、亚热带地区的重要病害,在温带地区也时常发生。玉米南方锈病在中国20个省份有发生记载,已成为黄淮海夏玉米区突发性、爆发性、生产危害性极大的病害。掌握病害发生规律是病害防控的基础,中国玉米南方锈病初侵染源来源及其传播规律一直未有明确答案。本研究通过对多堆柄锈菌夏孢子生物学特性的研究、11省份病菌不同地理种群遗传相关性解析以及病害突发性与热带气旋活动相关性分析,证明中国各地域发生的玉米南方锈病初侵染源具有不同的来源,来自中国台湾的病菌引起黄淮海夏玉米区、辽宁以及福建、浙江地区的南方锈病,也是广东春季南方锈病的菌源地;来自菲律宾的病菌引起广东、广西及海南的南方锈病;来自泰国等东南亚国家的病菌引起云南、贵州的南方锈病。云南、贵州等西南地区的南方锈病初侵染源由西南季风传播,其他地区的初侵染源主要由不定期形成的西太平洋热带气旋所携带。

Multiorigins of Initial Infection Sources of *Puccinia polysora* Causing Southern Rust of Maize in China

WANG Xiao-ming, LIU Jun, GUO Yun-yan, DUAN Can-xing,

ZHU Zhen-dong, SUN Su-li, YANG Zhi-huan

(Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences /

National Key Facility for Crop Gene Resources and Genetic Improvement, Beijing 100081, China)

Abstract: Southern rust caused by *Puccinia polysora* Underw. in maize is a major disease and widely distributed in tropical and subtropical regions, and occurred in temperate region. In China, maize southern rust has been recorded in twenty provinces and was a destructive disease which is sudden outbreak in the Huanghuaihai summer maize region. Understanding the occurrence regularity of disease is the basis of disease control. However, it is not clear where are from the pathogen origins of primary infection sources and how the pathogen is transmitted to the maize fields. Based on the biological characters of urediospore, analysis of genetic relationship of 11 geographic populations of *P. polysora* in China, and correlation analysis of southern rust to tropical cyclones, this study proved there are three origins of primary infection sources of *P. polysora* causing southern rust in China. *P. polysora* come from Taiwan, China, is the initial infection source causing the disease in summer maize in Huanghuaihai region, spring maize in Liaoning and maize in Zhejiang and Fujian provinces, as well as for spring maize in Guangdong. The pathogen from Philippines is the origin source causing southern rust in Guandong, Guangxi and Hainan provinces. The induced disease occurred in Yunnan and Guizhou is caused by the pathogen originated from Thailand and other neighboring countries. The pathogen in Taiwan, China or Philippines was carried by unfixed tropical cyclones in western Pacific to maize growing regions in China, and *P. polysora* in Yunnan and Guizhou was transmitted from Thailand and other countries by Southwest Monsoon.

Key words: Maize; Southern rust; Initial infection source; Genetic diversity; Tropical cyclone

录用日期: 2020-04-20

基金项目: 国家现代农业产业技术体系(CARS-02)、中国农业科学院科技创新工程

作者简介: 王晓鸣,研究员,博士,主要从事玉米病害及抗病性研究。E-mail:wangxiaoming@caas.cn

在中国,自首次在海南岛确认存在由多堆柄锈 菌(Puccinia polysora Underw.)引起的玉米南方锈病 以来^[1],该病害已经在许多玉米种植区发生^[2,3],并逐 渐成为玉米生产中常见病害,特别是在黄淮海夏玉 米区已成为突发性和危害性极大的生产问题^[4,5]。 在适宜的环境条件下,南方锈病的爆发能够造成巨 大的生产损失,在非洲多国、美国、巴西都有产量损 失超过30%的报道^[6-8]。2015年,美国及加拿大因南 方锈病损失玉米352万t,位列引起产量损失最重病 害的第六位^[9]。

由于南方锈病对我国黄淮海夏玉米的生产影响 逐步加重,因此洗育抗病品种已成为抵御病害风险 的重要举措[10~13],同时也采取在玉米大喇叭口期喷 施杀菌剂的方式减少生长后期南方锈病突发引起的 生产损失[14~16]。作物病害的防控,只有在明确初侵 染源的来源和传播规律的基础上,才能够开展预测 预报和正确选择病害防控措施。对于作物锈病.由 于病菌的严格寄生性,在与寄主品种互作中会形成 致病性分化[17~19]。已有研究表明,多堆柄锈菌存在 生理小种或致病性分化[20-24]。病菌的小种分化与其 对寄主的长期适应有关,玉米作为对不同环境条件 反应敏感的作物,在不同地域间形成的种质资源及 育成品种的遗传背景差异很大[25,26],明确不同地域 来源的南方锈病初侵染源是否为不同的生理分化类 型以及其群体遗传变异状况有助于病害防控中抗性 基因的合理布局与利用。

早些研究认为,我国浙江和河北玉米南方锈病 的初侵染源来源于我国热带、亚热带地区发病玉米 或冬季玉米上^[27,28]。浙江及黄淮海地区玉米南方锈 病在流行年份与发病区域上具有不确定性,使得对 病菌初侵染源来源的稳定性提出质疑,特别是在 2007年和2008年南方锈病爆发后又多年连续处于 低发生水平的状况,促使开展对初侵染源来源的研 究,并在2010年推测我国夏玉米区南方锈病发生与 热带气旋活动具有相关性。

利用对物种群体遗传多样性分析的方法,可以 揭示不同地域来源同一物种的遗传变异水平,从 而对其大范围、长距离的扩散传播过程进行描述^[29-32]。泰国对多堆柄锈菌的研究表明,病菌群体 具有较高的遗传多样性,但不同地域的病菌在聚类 时相互交错,表明由于病菌的气传特点,导致泰国玉 米南方锈病病菌地理种群分化不显著^[33]。

根据2007年以来我国玉米南方锈病发生状况 的调查,初步将影响该病害流行的主要因素指向热 带气旋的活动。本研究通过对南方锈病历年发生严 重程度的调查,结合病菌特性及遗传多样性研究,分析各地玉米生长期间热带气旋活动与南方锈病流行的关系,确定不同地区南方锈病初侵染源的来源。

1 材料与方法

1.1 夏孢子萌发温度测定

选择南方锈病发病严重玉米病叶,以无菌水洗 脱多堆柄锈菌夏孢子并经4层纱布过滤。将悬浮液 浓度调至75个夏孢子/μL,在超净工作台内取夏孢 子悬浮液100 μL滴入直径90 mm的水琼脂平板培 养基上,用涂布器均匀涂开,封口膜封皿,分别置于 8℃、11℃、14℃、17℃、20℃、23℃、26℃、29℃、31℃、 34℃和37℃的无光照培养箱中孵育,于4、12、24、48、 72、96和120 h时间点在显微镜下计数夏孢子萌发 数,计算萌发率。每个温度测定设3次重复。

1.2 离体病菌夏孢子存活力和田间冬孢子检测

将病叶上新鲜夏孢子用刀片刮下并分装在硫酸 纸袋中,分别于室温(18℃~20℃)、4℃、-20℃、-80℃ 和液氮(-196℃)条件下保存,1d后在水琼脂平板培 养基上进行萌发检测,然后每隔15d检测1次。 2011年和2012年,选择在北京昌平中国农业科学院 作物科学研究所试验基地田间接种后严重发病的玉 米植株,从9月下旬开始至11月下旬止,每15d采集 植株4株,进行叶片和茎秆部位冬孢子堆的检测。

1.3 田间病菌捕捉

监测点设在山东莱州市的登海种业试验站,分 别在2011年热带气旋"南玛都"和2012年热带气旋 "布拉万"登陆前开始在田间捕捉大气中病菌夏孢 子。采用便携式孢子捕捉仪(TDBZ-3,佳多公司),在 热带气旋来临前,将仪器放置在玉米田旁开阔地带, 启动仪器,自动捕捉空气中的各类真菌孢子。每日 更换1块涂有凡士林的载玻片,玻片在显微镜下进 行镜检,判断是否有多堆柄锈菌夏孢子的捕获,记录 捕获时间。

1.4 遗传多样性分析用夏孢子收集

选取田间南方锈病发病重且其他病害轻的玉米 叶片,用蘸湿的洁净纱布在病叶夏孢子堆稠密处轻 拭,带菌纱布置牛皮纸袋中自然风干。返回实验室 后,将吸附大量夏孢子的纱布剪碎置于容量150 mL 三角瓶中,加入蒸馏水,剧烈震荡使夏孢子脱落水 中。将孢子悬浮液先后通过300目(孔径约50 µm) 和800目(孔径约20 µm)筛过滤,去除较夏孢子大和 小的杂质及杂菌,用无菌水冲洗800目过滤后的筛 上物,获得夏孢子。将最终获得的孢子悬浮液加入 试管于1500 r/min离心3~5 min,去除上清液,获得

纯夏孢子,直接提取DNA或风干后在-80℃保存待用。本试验共获得多堆柄锈菌夏孢子样本75份及

高粱柄锈菌夏孢子样本2份(表1)。

表1	用于遗传多样性研究的多堆柄锈菌样本

Table 1 Isolates used for analyzing genetic diversity of *Puccinia polysora*

					()			
	分离物编号	分离物来源	玉米品种	采集时间	分离物编号	分离物来源	玉米品种	采集时间
	Isolate ID	Isolate source	Maize varieties	Collection time	Isolate ID	Isolate source	Maize varieties	Collection time
-	07GZsn	贵州思南	未知	2007-08	08HeNtk2	河南太康	DH601	2008-09
	07HeNfc1	河南方城	滑 986	2007-09	08HeNlk	河南兰考	郑单958	2008-09
	07HeNfc2	河南方城	鲁单9002	2007-09	08HeNny	河南南阳	郑单958	2008-09
	07HeNfc3	河南方城	粟玉2号	2007-09	08HeNhx	河南滑县	滑986	2008-09
	07HeNtk	河南太康	DH206	2007-09	08HeNlh	河南漯河	未知	2008-09
	07HeNxc1	河南许昌	郑单958	2007-09	08AHmc	安徽蒙城	安隆4号	2008-09
	07HeNxc2	河南许昌	鲁单9002	2007-09	08AHsz1	安徽宿州	皖玉18	2008-09
	07HeNxc3	河南许昌	DH602	2007-09	08AHsz2	安徽宿州	农大108	2008-09
	07AHsz	安徽宿州	郑单508	2007-09	08AHsz3	安徽宿州	隆平206	2008-09
	07SDjn1	山东济宁	联创HC-05	2007-09	08AHsz4	安徽宿州	浚单20	2008-09
	07SDjn2	山东济宁	振杰1号	2007-09	08AHsz5	安徽宿州	郑单958	2008-09
	07SDta	山东泰安	41103	2007-09	08SDtz1	山东滕州	鲁单9002	2008-09
	07SDlc	山东聊城	聊玉18	2007-09	08SDtz2	山东滕州	郑单958	2008-09
	07HBhd1	河北邯郸	区试A-16	2007-09	08SDjn1	山东济宁	鲁单9006	2008-09
	07HBhd2	河北邯郸	区试A-27	2007-09	08SDjn2	山东济宁	鲁单9002	2008-09
	07HBxt1	河北邢台	未知	2007-09	08SDlc	山东聊城	秀青73-1	2008-09
	07Hbxt2	河北邢台	未知	2007-09	08SDlz1	山东莱州	S0507	2008-09
	07HByn1	河北永年	永研9号	2007-09	08SDlz2	山东莱州	黔单23	2008-09
	07HByn2	河北永年	预B24	2007-09	08SDlz3	山东莱州	超试2号	2008-09
	07HBzx1	河北赵县	粟玉2号	2007-09	08SDlz4	山东莱州	超试4号	2008-09
	07HBzx2	河北赵县	农大81	2007-09	08SDlz5	山东莱州	LD1078	2008-09
	08HNsy1	海南三亚	昌7-2	2008-03	08SDpd	山东平度	未知	2008-09
	08HNsy2	海南三亚	沈137	2008-03	08GXms	广西马山	未知	2008-10
	08HNsy3	海南三亚	K7H1057-1060	2008-03	08GXnn	广西南宁	未知	2008-10
	08HNsy4	海南三亚	K7H1266	2008-03	08FJfz1	福建福州	P新玉61	2008-08
	08HNsy5	海南三亚	K7H3060	2008-03	08FJfz2	福建福州	甜33	2008-08
	08HNsy6	海南三亚	5846-1	2008-03	08FJfz3	福建福州	148/9592	2008-08
	08HNsy7	海南三亚	先玉 335	2008-03	08FJfz4	福建福州	111/苏	2008-08
	08HNsy8	海南三亚	F19	2008-03	08FJfz5	福建福州	9374	2008-08
	08HNsy9	海南三亚	F22	2008-03	08ZJdy	浙江东阳	未知	2008-08
	08HNsy10	海南三亚	AMD39	2008-03	08LNdd	辽宁丹东	未知	2008-08
	08HNsy11	海南三亚	未知	2008-03	09HNsy1	海南三亚	郑58	2009-02
	08HNsy12	海南三亚	辽5114	2008-03	09HNsy2	海南三亚	未知	2009-02
	08HNsy13	海南三亚	掖478	2008-03	09HNsy3	海南三亚	未知	2009-02
	08YNmj	云南墨江	未知	2008-07	09HNsy4	海南三亚	未知	2009-02
	08SDjn	山东济南	会27	2008-08	09HNsy5	海南三亚	未知	2009-02
	08HeNlk	河南兰考	未知	2008-09	P. sorghi	贵州遵义	未知	2008-07
	08HeNxc	河南许昌	金裕6号	2008-09	P. sorghi	贵州毕节	未知	2008-07
	08HeNtk1	河南太康	滑 986	2008-09				

1.5 病菌群体遗传多样性

采用CTAB法提取病菌夏孢子基因组DNA。从加拿大哥伦比亚大学(University of British Columbia, UBC)公布的96对ISSR引物中筛选获得扩增条带清

晰、多样性丰富的 18 对引物(UBC807、UBC808、 UBC809、UBC810、UBC811、UBC817、UBC818、 UBC820、UBC825、UBC826、UBC827、UBC834、 UBC841、UBC846、UBC855、UBC879、UBC899、 UBC900),用于群体遗传多样性分析。以2个贵州的 玉米普通锈病致病菌 *Puccinia sorghi* 分离物为聚类 的参照。PCR反应体系为25 μL:DNA(50 ng/μL)模板 1.0 μL,引物(10 μmol/L)4.0 μL, dNTP(2.5 mmol/L) 0.5 μL, Taq 酶(2.5 U/μL) 0.5 μL, buffer 2.5 μL, 加 ddH₂O 定容至 25.0 μL。反应程序如下:95℃ 5 min 预变性;95℃ 30 s,48℃ 45 s,72℃ 60 s,35个循环; 72℃ 10 min。PCR 产物在 2.0%琼脂糖凝胶中电泳, 利用凝胶成像系统进行观察和拍照,选择扩增中清 断易辨别的条带进行统计。

1.6 热带气旋活动对南方锈病发生的影响

基于多堆柄锈菌夏孢子生物学特性、南方锈病 发生特点及玉米生育期,对2007年至2016年7~8 月影响黄淮海地区和8~11月影响福建、广东、广西 及海南地区的热带气旋活动进行整理分析,确定其 对南方锈病发生的影响程度。

1.7 数据分析

采用NTSYSpc version 2.11软件对生成的数据 进行非加权组平均法(UPGMA)聚类分析。利用Popgene 32软件计算以下参数:多态性引物扩增结果相 应的等位基因数(Observed number of alleles, Na)、有 效等位基因数(Effective number of alleles, Ne)、Nei's (1973)基因多样性指数(Gene diversity index, H)、群体 内和群体间的 Shannon's 信息指数(Shannon's information index, I)、Nei's 遗传相似性(Nei's genetic similarity, GS)和遗传距离(Genetic distance, GD)。

2 结果与分析

2.1 多堆柄锈菌夏孢子萌发力与存活能力

多堆柄锈菌夏孢子具有很宽的萌发温度范围 (表2),26℃~31℃区间萌发率较高,在31℃以上高温 下萌发率仍达5%以上。检测证明,该病菌的夏孢子 较易失活,即使是新鲜孢子,萌发率也低于20%。数 据也表明,病菌夏孢子能够适应夏季较高的环境条 件,即使是高温下仍具备萌发力。这种对环境温度 的适应特性与田间观察到的病菌可能在高温环境下 完成对玉米的入侵但症状却只能在偏低环境温度下 显现的病程发展过程是一致的。中国黄淮海地区玉 米南方锈病发生过程中,病菌在高温的7月下旬至8 月中旬侵染玉米,在玉米叶片等组织中定殖与扩展, 症状直至温度明显下降的8月底或9月初快速出现, 病菌夏孢子堆突然布满叶片,病害呈现一种爆发的 状态。

对离体(离开叶片)后的多堆柄锈菌夏孢子经室 温、4℃、-20℃、-80℃和液氮下进行保存处理1d后 的萌发检测结果显示,除室温保存的夏孢子有很低 的萌发率外,其他4种条件保存的夏孢子几乎不萌 发。在处理15d后,5种保存处理方法的夏孢子均 不萌发。因此推测在玉米病残体上的夏孢子不具备 越冬能力。

表2 多堆柄锈菌夏孢子的萌发率测定

Table 2 The germination percentage of urediospore of Puccinia polysora

0%

检测时间(h)					萌发率	Germination	percentage				
Time	8°C	11°C	14°C	17℃	20°C	23°C	26°C	29°C	31°C	34°C	37℃
12	0.0	1.0	6.1	6.9	8.0	7.4	10.3	8.7	8.7	6.3	5.8
24	2.7	1.7	6.4	7.1	8.5	9.1	12.4	9.0	10.5	6.8	5.9
48	3.0	2.2	6.8	7.5	9.4	11.1	13.1	11.4	12.2	7.0	6.9
72	4.4	7.2	7.7	9.5	11.7	12.1	16.6	16.8	16.4	9.3	7.2
96	7.6	10.0	11.1	11.4	12.3	12.8	16.9	17.9	16.7	9.6	7.3
120	7.8	15.0	14.6	13.1	14.5	15.6	17.1	20.4	18.0	14.6	8.4

对收获后(9~11月)田间保留的玉米南方锈病 发病植株进行两年的定期取样检测表明,在北方地 区,无论是玉米茎秆还是叶片上,多堆柄锈菌夏孢子 堆中未形成冬孢子堆和冬孢子。结合对夏孢子生活 力的检测,可以明确多堆柄锈菌不能够在中国北方 玉米种植区越冬而形成一个完整的侵染链,次年的 初侵染源一定来自其他地区。

2.2 多堆柄锈菌群体遗传变异与地域的关联性

基于 ISSR 扩增数据获得的 Nei's 遗传相似性和

遗传距离数据(表 3),各地种群间遗传相似性为 0.579 3~0.949 2,遗传距离为0.052 1~0.546 0,表 现出极大的遗传差异。其中,河南、山东、安徽、河北 及海南种群间相互为0.866 6~0.949 2,遗传相似性 较高;辽宁与其他种群间为0.579 3~0.667 7,东南 (浙江、福建)与其他种群间为0.595 2~0.781 5,广西 与其他种群间为0.628 4~0.771 2,西南(云南、贵州) 与其他种群间为0.606 8~0.800 6,这些地域种群间 的遗传相似性中等,表现出一定的遗传变异。 以不同年份各地区采集物种群重新计算 Nei's 遗传相似性和遗传距离,除海南种群表现出两年度

分离物遗传相似性有较大差异外,其他种群间趋势 相同。

Table 3 Genetic similarity and genetic distance among geographic populations of Puccinia polysora

Pop ID	河 南 Henan	山 东 Shandong	河 北 Hebei	安 徽 Anhui	辽宁 Liaoning	浙江/福建 Zhejiang/Fujian	广西 Guangxi	海 南 Hainan	云南/贵州 Yunnan/Guizhou
河南	****	0.949 2	0.897 3	0.937 8	0.665 1	0.695 7	0.740 0	0.938 5	0.800 6
山东	0.052 1	****	0.894 3	0.921 7	0.637 5	0.653 1	0.707 4	0.920 5	0.764 9
河北	0.108 4	0.1117	****	0.866 6	0.579 3	0.601 4	0.668 4	0.874 2	0.757 3
安徽	0.064 2	0.081 6	0.143 2	****	0.636 7	0.615 0	0.677 0	0.896 4	0.784 6
辽宁	0.407 8	0.450 3	0.546 0	0.451 5	****	0.595 2	0.628 4	0.667 7	0.618 7
浙江/福建	0.362 9	0.426 1	0.508 4	0.486 1	0.518 8	****	0.771 2	0.781 5	0.606 8
广西	0.301 1	0.346 1	0.402 9	0.390 1	0.464 6	0.259 9	****	0.769 7	0.640 8
海南	0.063 5	0.082 9	0.134 4	0.109 4	0.404 0	0.246 6	0.261 8	****	0.769 6
云南/贵州	0.222 4	0.268 0	0.278 0	0.242 6	0.480 1	0.499 5	0.445 0	0.261 8	****

注:对角线上为遗传相似系数,对角线下为遗传距离

Note: Nei's genetic identity (above diagonal) and genetic distance (below diagonal).





以两株玉米普通锈病致病菌 Puccinia sorghi分 离物为参考,结合2007~2009年采集的75株不同地 理来源的P. polysora 绘制的聚类树状图表明(图1), 在相似系数0.69时,可将75个分离物划为7个群。 A群由西南地区的贵州和云南分离物构成;B群包 括8个分离物,均是2007年河南与安徽分离物:C群 有13个分离物,为2008年山东分离物所构成;D组 有12个株菌,为2007年的山东及河北分离物;E群 中分离物较多,包括2008年海南、河南、安徽分离物 及1个山东分离物:辽宁丹东的分离物被单独归入F 群:G群包括2008年的广西、浙江与福建株菌及 2009年初海南株菌。这种具有一定时间、地域规律 性的分群,表明中国玉米南方锈病初侵染源的来源 具有多源性和地域性的特征,黄淮海地区(山东、河 南、河北南部、安徽、江苏)初侵染源相同,南方地区 (浙江、福建、广东、广西、海南)初侵染源相同或相 近,西南地区(云南、贵州)为另一初侵染源。

2.3 多堆柄锈菌夏孢子田间监测与热带气旋活动

基于玉米南方锈病在我国黄淮海夏玉米区发生 的不确定性和对病菌夏孢子萌发特点、存活特点及 病菌无法在该区域越冬的推测,将黄淮海区南方锈 病病菌来源指向大气活动,重点是7至8月份热带气 旋(台风)活动与病害发生相关。根据对台风活动的 预报,分别于2011年8月24日至31日和2012年8月 28日至9月1日,在预计登陆我国福建、浙江并可能 北上的台风"南玛都"和"布拉万"移动至山东前,开 展病菌的田间捕捉观测(图2)。2011年,台风"南玛 都"登陆后未继续北上,山东莱州受到台风影响很 小.8月30日,田间捕获少量南方锈病的夏孢子。同 年,莱州地区有较轻的玉米南方锈病发生。2012 年,台风"布拉万"虽未在我国直接登陆,但仍对我国 许多沿海及内陆地区造成重大生产损失。在5d的 捕捉期间,未捕获到多堆柄锈菌夏孢子,2012年莱 州地区南方锈病发生非常轻。



图 2 热带气旋南马都(2011)和布拉万(2012)活动路径 Fig.2 Move routes of tropical cyclone Nanmadol (2011) and Bolaven (2012)

2.4 7~10月热带气旋活动路径对南方锈病发生 的影响

常见叶斑病的传播主要受到大气运动中风向的 影响,病害发生期长,存在田间的多次侵染循环。一 般叶部真菌病害,在高空风场的作用下,每年的传播 距离约100~200 km。我国黄淮海地区玉米南方锈 病因以下特征而与该地区常发叶斑病具有显著不 同,于8月下旬至9月上旬在田间突然发生、一些年份严重发病、病害爆发年份不确定。因此,应考虑病菌初侵染源为外来、气象条件的波动与病害发生的相关性。在气象条件中,环境温度与湿度如不发生极端异常,其主要影响病害发生强度,不会决定病害发生与否,因此推测黄淮海区南方锈病的发生与不定期的热带气旋活动相关。对2007~2016年黄淮

年份	、 热带气旋	途经南方锈病[X 大陆登陆时间与地点	登陆时等级几级风半径(km)	热带气旋结束/离陆地点	热带气旋影响区域	南方锈病发生实况
Year	TC	TC passing SCR area	TC landing position and time on Chinese mainland	TC grade on landing / radius of moderate gale wind	TC end or leave position from Chinese mainland	Influenced areas by TC	Situation of SCR
2007	圣帕*Sepat	台湾中部	08・19 福建惠安	台风/280	江西黎川	福建、浙江、湖南、湖北,江苏,山东	江苏、山东较重
2008	海鸥*Kalmaegi	台湾北部	07 · 18 福建霞浦	热带风暴/250	江苏如东	福建,浙江,江苏,山东,辽宁	辽宁严重
2008	凤凰*Fung-won	g 台湾中部	07・28 福建福清	强热带风暴/430	江西都昌	福建,浙江,安徽,江苏,山东,河南	江苏、安徽、河南、山东严重
2009	莫拉克* Morakot	1 台湾中部	08·09 福建霞浦	台风/200	江苏盐城	福建,浙江、江苏、安徽	江苏、安徽普遍,山东、河南、河北轻
2010	电母Dianmu	/	1	1	/	浙江(08・10)	江苏、安徽轻微,山东、河南无发生
2010	圆规 Kompasu	/	1	1	/	浙江,江苏,山东(09•01)	
2011	米雷*Meari	/	06・26山东荣成	热带风暴/180	山东荣成	江苏,山东,辽宁	辽宁普遍,安徽、江苏中等,山东无
2012	达维 Damrey	/	08・02 江苏响水	台风/180	山东垦利	江苏,安徽,山东,河南,河北,辽宁	河南较重,江苏、安徽、山东极轻
2012	苏拉*Saola	台湾中部	08·03 福建福鼎	强热带风暴/300	江西抚州	福建,浙江,江苏,安徽,河南	
2012	海葵*Haikui	/	08・08 浙江象山	强台风/400	安徽池州	浙江、江苏、安徽	
2013	苏力 Soulik	台湾北部	07·13 福建连江	台 凤/280	江西金溪	福建,浙江,安徽,江苏,山东	黄淮海发生极轻(高温)
2013	康妮 Kongrey	1	1	1	/	浙江(08・30)	
2014	麦德姆Matmo	台湾南部	07.23 福建福清, 07.25 山东荣成	福建:强台风/320 山东:热带风暴	山东荣成	福建、浙江,江苏、安徽,山东,辽宁,吉林	黄淮海发生极轻(高温)
2015	灿鸿 Chanhom	/	07·11 浙江舟山	强台风/460	浙江舟山	浙江,福建,江苏,安徽	
2015	苏迪罗*Soudelo	r 台湾中部	08·08 福建莆田	强台风/350	安徽岳西	福建,浙江,江苏,安徽,山东,湖北,河南	黄淮海南部严重发生
2016	尼伯特Nepartek	: 台湾南部	07・09 福建石狮	强热带风暴/200	福建宁化	福建,浙江,安徽,江苏	黄淮海中等发生
注:热	带气旋按中心附近	丘地面最大风速从	从低至高划分为6个等级:热带	低压、热带风暴、强热带风暴	、台风、强台风、超强台风。	, *为与南方锈病发生相关的热带气旋。	
Note:	Tropical cyclones a	tre divided into six	c levels according to the maximum	a wind speed on the ground nea	ur the center: Tropical low p	ressure, tropical storm, severe tropical storm	t, typhoon, strong typhoon,

表4 2007~2016年热带气旋活动路径与我国夏玉米区南方锈病发生关系

Table 4 The relation of moving routs of tropical cyclone(TC) to southern corn rust(SCR) in summer-maize region of China

3期

7

super strong typhoon. * indicated a tropical cyclone associated with the occurrence of southern rust.



图 3 2007~2016年影响中国夏玉米种植区的热带气旋活动路径 Fig.3 Moving routs of TC effecting summer-maize region during 2007-2016



注:黑色圆点为热带气旋"苏迪罗"结束地点,圆环为500 km半径区。 Note: The black dot is the end point of the tropical cyclone "Sudiro", and the circle is a 500 km radius area.

图4 2015年玉米南方锈病严重发生地区 Fig.4 Outbreak positions of SCR in 2015

海区南方锈病发生状况的调查结果与同期对该区域 玉米生产形成影响的热带气旋活动情况进行对比分 析(表4)。南方锈病在2007年、2008年和2015年发 生严重,2009年安徽与江苏发生普遍,2012年河南 南部发生偏重。经分析,2007年黄淮海的南方锈病 应与热带气旋"圣帕"活动有关,2008年则受热带气 旋"凤凰"影响明显,这两个热带气旋虽然登陆福建 后向西发展并终止于江西境内,但能量大,云系直径 分别为850 km和1000 km,直接在黄淮海地区引发 暴雨,带来台湾中部地区的菌源,"凤凰"减弱为低气 压后进一步北进到达安徽宿州[34~36]。2008年辽宁南 方锈病的发生则与热带气旋"海鸥"的活动有关,在 7月20~22日引起东北东南区域的大到暴雨(http:// www.ln.gov.cn/zfxx/jrln/wzxw/200807/t20080722_2403 59.html)。2009年,热带气旋"莫拉克"为江苏与安徽 北部玉米种植区带来初侵染源,导致黄淮海南部南 方锈病普遍发生。2010年,无登陆福建或浙江并北 上的热带气旋,"电母"、"圆规"虽对江苏、山东沿海 地区有影响,但其未经过有南方锈病发生的台湾地 区,因此无初侵染源的输送,该年份南方锈病发生极 轻。2011年,两个热带气旋登陆并北上,其中"米 雷"虽未登陆台湾,但云区范围大,仍从台湾北部获

得菌源,并于6月26日登陆胶东半岛的荣成并继续 向东北方向推进,造成辽宁普降暴雨(http://www.lnzx.gov.cn/lnszx/myNews/meitiliulan/ 2012-03-19/Article 28448.shtml),秋季在辽宁南部和东部南方锈病 普遍发生,山东由于6月下旬玉米苗尚小,未受到影 响,江苏玉米夏播早,因此有一定程度的发病;"南玛 都"由于发生晚,因此未形成病害影响。2012年,3个 热带气旋分别登陆福建、浙江、江苏^[37],分析其路径 及强度,"苏拉"与河南南部发生较重南方锈病具有 关联性;"达维"虽然严重影响了山东和辽宁,由于 "达维"登陆山东前路径一直处于太平洋中,不携带 南方锈病病菌,所以山东和辽宁并未发生南方锈病; "海葵"未经南方锈病发生区,因此不携带菌源。 2013年,有两个热带气旋对黄淮海玉米生产有影 响,但"苏力"形成偏早,"康妮"偏晚并仅影响浙江, 这两个热带气旋都未在8月形成黄淮海区域的强降 雨,同时该地区8月出现持续高温天气,因此不论是 初侵染源还是温度条件都不适合南方锈病的发生。 2014年,热带气旋"麦德姆"无论发生时间、移动路 径、影响范围都符合南方锈病发生条件,由于黄淮海 地区7~8月份持续高温干旱,遥感温度均值为 32.64℃,明显高于2011~2013年的数值^[38],持续的 高温导致南方锈病发生极轻。2015年,两个热带气旋登陆,但"灿鸿"发生偏早,途中未登陆台湾,也仅在浙江舟山擦过,因此对南方锈病发生不起主导作用;"苏迪罗"在各方面都满足黄淮海地区南方锈病发生的条件,是引起当年病害暴发的主要因素,以"苏迪罗"结束地点为中心向北半径500km的玉米种植区普遍发生了严重的南方锈病(图4)。2016年,仅有一个热带气旋在7月上旬登陆福建,对江苏和安徽有影响,南方锈病普遍中度发生。

浙江、福建、广东、广西和海南是南方锈病常发 区,浙江和福建在9~10月上旬、广东和广西在11 月、海南三亚在1~3月份是主要发病阶段。每年在 8~11月有多个热带气旋登陆这些地区,其中8~9 月途径台湾的热带气旋影响福建和浙江南方锈病的 发生,9~10月途经菲律宾北部的热带气旋影响广 东、广西南方锈病发生,10月中下旬的热带气旋影 响海南三亚地区南方锈病的发生(表5),同时广东阳 江10~11月发病区的菌源也可以通过900百帕东北 风向风场(https://www.ventusky.com/?p=14;83;2&l= wind-900hpa)输送至三亚。

此外,西南地区南方锈病的菌源与热带气旋活动无关,与每年5~7月份印度洋的西南季风活动相关。在季风作用下,缅甸、泰国等国家的南方锈病病菌被输送到云南和贵州。

	表5	与找国	南万地l	と南、	万锈	丙发生杯	目天的热	带气风	定沽ス	カ
-				D						

Table 5	Tropical cyclones	carrying Puccinia	polysora onto	maize regio	on in south of (China
---------	-------------------	-------------------	---------------	-------------	------------------	-------

年 份	热带气旋名称	途经南方锈病区	大陆登陆时间与地点	热带气旋影响区域
Year	ТС	TC passing SCR area	TC landing position and time	Influenced areas by TC
			on Chinese mainland	
福建、浙江				
2008	森拉克Sinlaku	台湾北部	/	福建,浙江(09・15)
2009	莫拉克Morakot	台湾北部	08.09福建霞浦	福建,浙江
2010	莫兰蒂Meranti	台湾南部海域	09.10福建石狮	福建,浙江,广东
2011	南玛都Nanmadol	台湾南部	08·31福建晋江	福建,浙江
2013	潭美Trami	台湾北部近海	08·22福建福清	福建,浙江,广东,广西
2014	凤凰Fungwong	全台湾	09•22浙江象山	浙江,福建
2015	杜鹃Dujuan	台湾中部	09・29福建莆田	福建,浙江
2016	鲇鱼 Megi	台湾中部	09·28福建惠安	福建,浙江,广东
广东、广西	、海南			
2008	黑格比Hagupit	菲律宾北部沿海	09•24广东电白	广东,广西
2008	海高斯Higos	菲律宾中部	10.03海南文昌/广东吴川	广东,海南
2009	巨爵Koppu	菲律宾北部近海	09·15广东台山	广东,广西
2009	芭玛Parma	菲律宾北部	10.12海南万宁	海南,广东
2010	凡比亚Fanapi	台湾南部	09・20福建漳浦	福建,广东
2011	尼格Nalgae	菲律宾北部	10.04海南万宁	海南,广东,广西
2012	山神 Son-Tinh	菲律宾中部	/	海南,广西(10・29)
2013	天兔Usagi	台湾南部海面	09•22广东汕尾	广东,广西
2013	百合Nari	菲律宾中部	/	海南(10・15)
2013	海燕Haiyan	菲律宾中部	/	海南,广西(11・10)
2014	海鸥Kalmaegi	菲律宾北部	09・16海南文昌/广东湛江	海南,广东,广西
2015	彩虹 Mujigae	菲律宾北部	10.04海南/广东	广东,广西,海南
2016	莎莉嘉Sarika	菲律宾北部	10.18海南万宁/广西防城港	海南,广西,广东
2016	海马Haima	菲律宾北部	10•21广东汕尾	广东,福建

3 结论与讨论

美国研究表明,26℃为多堆柄锈菌侵染玉米的 最适温度,在34℃时仍具侵染力;病菌萌发温度较 宽,36℃下仍有萌发力^[39,40]。本研究通过对多堆柄锈 菌在不同温度下的萌发力测定,表明病菌具备在夏 季高温下完成侵染玉米的能力。确定病菌对高温的 适应性有助于对病害侵染时期的准确推断。多堆柄 锈菌夏孢子的特性研究揭示了该病菌活体寄生特 点、环境适应能力及病原单向传播的病害发生方 式。由于多堆柄锈菌夏孢子存活力很弱,田间条件 下基本不形成有越冬能力的冬孢子,病菌在我国北 方地区和冬季不能种植玉米的南方地区无法越冬。 在我国大部分玉米种植区,南方锈病不能构成有效 的周年循环发病模式,病原菌是年度单向移动的,即 每年的初侵染源都需来自其他地域。玉米南方锈病 这一特点与小麦条锈菌在中国分为越夏区、冬繁区、 流行区的病害流行特点具有相似性^[41,42],也与美国 对其玉米主产区南方锈病病菌无法越冬^[43]的认识相 一致。明确玉米南方锈病的初侵染源来源,对于开 展病害的预测预报和及时防控起到关键作用。

玉米南方锈病菌中国各地理种群的遗传差异表 明病菌初侵染源的多源性。在本研究中,无论是依 据群体遗传相似性还是遗传聚类分析,数据都表明 来自我国黄淮海夏玉米区的安徽、河南、山东、河北 的分离物具有很近的遗传关系,属于一个大群,在不 同年份又表现出一定的差异,指向这个地域南方锈 病病原菌每年具有共同的来源,年度间来源地具有 相对的稳定性。2008年浙江、福建、广西及2009年 海南分离物具有较高的遗传相似性,表明该时段南 方地区初侵染源具有来源的一致性。根据对热带气 旋活动规律的分析,浙江与福建主要受到来自台湾 方向的热带气旋影响,而广东、广西与海南主要受来 自菲律宾方向的热带气旋影响,两个地区的病菌应 存在一定的遗传差异,但聚类图中,福建、浙江与广 西、海南的分离物聚在G群中,查阅2008年热带气 旋,在6月下旬"风神"横穿菲律宾中部后经广东深 圳登陆,为广东、福建、浙江带来大范围降雨,也会带 来菲律宾的菌源;10月上旬,"海高斯"横穿菲律宾 后,先后登陆海南文昌和广东吴川;9月下旬,"黑格 比"为广西带去了菲律宾北部的病菌。这3个热带 气旋活动的时间与路径可以解释2008年浙江、福 建、广西分离物与2009年春季海南分离物聚为一群 而广西分离物略显不同的原因。处于西南地区的云 南贵州分离物被单独聚为一群,表明该区域的初侵 染源具有独特性。这些信息表明,我国玉米南方锈 病的初侵染源为多源性。由于多堆柄锈菌在我国大 陆地区基本不具备越冬能力,因此推测地处热带、周 年可种植玉米的东南亚地区是我国南方锈病的初侵 染源来源地,这些地区包括有南方锈病明确发生报 道的我国台湾地区、与我国相邻的菲律宾、越南、泰 国等国家[44~47]。近年对山东多堆柄锈菌的研究也表 明,其地理种群与江苏、河南、浙江种群的遗传距离 较近,推测山东的初侵染源不是来自海南的冬季病 菌,而可能来自菲律宾或我国台湾地区[48]。

此外,在地处华南的广东(以广州为例)和广西 (以南宁为例)还存在一个春夏南方锈病发病季节。 广州在4月上旬在玉米田中可见零星发病,7月为发 病高峰期^[49];南宁在5月中旬零星发生,7月为发病 高峰。由于多堆柄锈菌在失去寄主后无法存活,分 析广东与广西早春的初侵染源来源,根据对950百帕 (500 m高空)2018年~2020年3月和4月风场(https:// www.ventusky.com/?p=14;83;2&l=wind-950hpa)的分 析,表明3月中旬的东北风可以将台湾菌源带至广 州,而4月中旬的南风可以将海南三亚地区的菌源 输送至南宁。海南三亚地区病菌通过风的作用向北 输送,也是在5月海口地区玉米田中南方锈病零星 发病的原因。

许多植物叶斑病致病菌能够依靠风力进行远距 离传播[50~52]。在西非季风和非洲海域东风急流共同 作用下,源于非洲西部喀麦隆的甘蔗锈病菌Puccinia melanocephala 的夏孢子传至6 500 km远北美洲的 多米尼加^[50];小麦秆锈病致病菌 Puccinia graminis f. sp. tritici 也是通过风的作用在非洲与亚洲大陆之间 进行传播[53]。已有研究推测,非洲玉米南方锈病病 菌来源于北美洲加勒比海地区,病菌通过气流跨越 大西洋进入非洲西部的国家^[54]。美国调查表明,南 方锈病初侵染源来自于美国佛罗里达州南部、加勒 比海国家、墨西哥等热带、亚热带地区,特别是2008 年美国玉米南方锈病的爆发是受到8月下旬热带风 暴 Fay 携带多堆柄锈菌夏孢子北上的影响所致[55]。 在未来数十年,玉米南方锈病在北半球的发生区域 呈扩大趋势,生产危害也将进一步提升15%。根据这 些事例,本研究利用不同地理种群的遗传相似性推 断,引起我国玉米南方锈病的初侵染源有3个来源 并在大气环流风场输送下进入相关玉米种植区。我 国台湾是玉米周年种植区57,特别是近年快速发展 的甜玉米产业,促进了耐热甜玉米品种华珍等的选 育,在夏季依然能够大量种植玉米^[38,59],导致南方锈 病的不断发生,成为我国黄淮海地区以及辽宁玉米 南方锈病的初侵染源,病菌由7~8月份途径台湾的 热带气旋所输送,也是广东地区春播玉米南方锈病 的初侵染源;南方玉米区浙江、福建的初侵染源也来 自台湾,由7~9月份热带气旋所传播,由于此阶段 台风登陆福建或浙江,因此两地病菌也有所差异。 广东、广西的初侵染源主要为9~10月热带气旋经 菲律宾时所携带的病菌。海南南方锈病主要发生在 冬季南繁玉米种植的三亚地区,初侵染源来自两个 方向,10~11月份产生在北太平洋西部的热带气旋 所携带的菲律宾的菌源,或借助风场从广东阳江 地区传来的菌源(病菌同样来源于菲律宾)。由于三 亚从10月至次年3月在900百帕高空持续为东北 风(https://www.ventusky.com/?p=14;83;2&l=wind-900 hpa),因此冬繁玉米南方锈病的菌源不应来自越南、 老挝等近邻国家。云南和贵州的初侵染源来自泰 国、老挝、缅甸等国家,并有可能在云南境内形成病 害的周年循环,因而西南地区菌源具有遗传上的独 立性。

微生物为适应寄主和环境而具备很强的变异能 力,如基因突变、基因漂移、有性重组、体细胞重组等 是种群遗传多样性形成的基础^[60],但目前对多堆柄 锈菌还未见相关方面的研究。对不同的寄主种和品 种的适应性选择是微生物群体遗传变异的重要原 因[6]。2011年研究表明,采自单一菌源接种的实验 田中不同玉米品种上的多堆柄锈菌因寄主品种的相 异而表现出遗传变异。因此,不同生产地域玉米品 种遗传背景的差异也会对多堆柄锈菌地理种群遗传 变异具有影响。在本研究中,多堆柄锈菌的遗传变 异更多地表现为种群年度间的差异,可能与不同年 份初侵染源来源地不完全一致相关,寄主品种对病 菌分离物变异的影响作用较小。在品种"郑单958"上 获得的5个分离物以年度和地域分别划入3个亚群 中,"鲁单9002"的4个分离物按采集年份划入2个 亚群,"滑986"的3个分离物也被按年份归入2个 亚群。

中国夏玉米区南方锈病的爆发取决于初侵染 源、发病环境条件两者的互配性。夏玉米区南方锈 病大范围突发主要受热带气旋活动的影响。病害的 爆发需要满足以下条件,热带气旋活动于7月中旬 至8月下旬;热带气旋移动路径必须途径或擦过有 南方锈病发生的台湾地区;从福建或浙江登陆并继 续向北移动至夏玉米区,或虽未向北大范围移动,但 热带气旋强度高能量足、云系直径大,可直接影响夏 玉米区。如果热带气旋活动路径与上述指征不符或 强度低、影响范围小,可能导致夏玉米区南方锈病的 不发生、轻发生或仅局地偏重发生。另外,广东广州 地区在7月出现一次南方锈病发病高峰,如果此时 出现非常强的西太平洋副热带高压脊线北跳,也可 能为黄淮海南部地区带去初侵染源。在发病环境方 面,夏玉米区8月份若出现持续35℃以上高温,将抑 制病菌侵染玉米后在叶片等组织中的扩展过程,不 利病害的爆发。如果夏玉米区9月上旬平均最高温 度高于27℃时,病害也将呈现轻发生水平。热带气 旋所具有的一些特点是南方锈病在夏玉米区发生不 确定性的主要原因,如移动路径和云系直径的差异 会导致南方锈病发生范围在年度间不一致;热带气 旋在移动中能够带动其他气场(如西太平洋副热带 高压、西南季风等)共同参与高空水汽运输,有可能 为华东或黄淮地区带来菲律宾或我国西南地区的南 源,造成初侵染源的复杂性:不同的热带气旋移动速 度不定,而气场的圆周运动会导致从南方锈病发生 地获得多堆柄锈菌菌源和向其他玉米种植区散布菌 源的随机性,因此病害的具体发生区域存在不确定 性。根据对黄淮海地区南方锈病发生规律的认识, 在2017年7月30日和31日观测到分别穿越台湾的 台风"纳沙"和强热带风暴"海棠"连续在福建登陆, 双台风引起黄淮海南部地区普遍降雨、局地大雨至 暴雨。7月31日,通过国家玉米产业技术体系发出 了"关于黄淮南部地区玉米南方锈病将偏重发生的 预警",2017年秋季对南方锈病发生状况的调查证 明病害预报是成功的。

中国各地域发生的玉米南方锈病具有不同的初 侵染源来源,病菌初侵染源主要由不定期形成的热 带气旋和西南季风所携带,来自中国台湾的病菌引 起黄淮海夏玉米区、辽宁以及福建、浙江地区的南方 锈病,也引发广东春季的病害;来自菲律宾的病菌引 起广东、广西及海南的南方锈病;来自泰国等东南亚 国家的病菌引起云南贵州的南方锈病。

致谢:感谢在本研究中提供病害调查、病菌采集 协助的山东、河南、辽宁、福建、浙江、安徽、广东、江 苏、广西和云南的专家柳京国、贾春兰、马井玉、张龙 平、白星焕、侯廷荣、柳家友、常建智、郝俊杰、王作 英、陈福如、腾振勇、王桂跃、陈现平、胡建广、袁建 华、孔令杰、杜青、唐照磊、何月秋。

参考文献:

 段定仁,何宏珍.海南岛玉米上的多堆柄锈菌[J].真菌学报, 1984,3(2):125-126.
 Duan D R, He H Z. Description of a rust *Puccinia polysora* on corm

in Hainan island[J]. Acta Mycologica Sinica, 1984, 3(2): 125–126. (in Chinese)

- [2] 刘 骏,马 青,于 凯,等. 我国玉米南方锈病发生区域和玉米 品种田间抗性的研究[J]. 作物杂志,2009(3):71-75.
 Liu J, Ma Q, Yu K, et al. Distribution of southern corn rust and corn varieties resistance to the rust in China[J]. Crops, 2009(3): 71-75. (in Chinese)
- [3] 王晓鸣,王振营.中国玉米病虫草害图鉴[M].北京:中国农业出版社,2018.
- [4] 王振营,王晓鸣.我国玉米病虫害发生现状、趋势与防控对策[J].植物保护,2019,45(1):1-11.

Wang Z Y, Wang X M. Current status and management strategies for corn pests and diseases in China[J]. Plant Protection, 2019, 45(1): 1– 11. (in Chinese)

- [5] 刘 杰,姜玉英,曾 娟,等.2015年我国玉米南方锈病重发特点和原因分析[J].中国植保导刊,2016,36(5):44-47.
 Liu J, Jiang Y Y, Zeng J, et al. Analysis of characters and factors on outbreak of southern corn rus in Chinat in 2015[J]. China Plant Protection, 2016, 36(5): 44-47. (in Chinese)
- [6] Rhind D, Waterson J M, Deighton F C. Occurrence of *Puccinia polysora* Underw. in West Africa[J]. Nature, 1952, 169: 631.
- [7] Futrell M C. *Puccinia polysora* epidemics on maize associated with cropping practice and genetic homogeneity[J]. Phytopathology, 1975, 65: 1040–1042.
- [8] Casela C R, Ferreira A S. Variability in isolates of *Puccinia polysora* in Brazil[J]. Fitopatologia Brasileira, 2002, 27(4): 414–416.
- [9] Mueller D, Wise K A, Sisson A J, et al. Corn yield loss estimates due to diseases in the United States and Ontario, Canada from 2012 to 2015[J]. Plant Health Progress, 17(3): 211–222.
- [10] 陈翠霞,杨典洱,于元杰,等.南方玉米锈病及其抗性鉴定[J]. 植物病理学报,2003,33(1):6-87.
 Chen C X, Yang D E, Yu Y J, et al. Studies on southern corn rust and its resistance[J]. Acta Phytopathologica Sinica, 2003, 33(1):
- 86-87. (in Chinese)
 [11] 袁虹霞,邢小萍,李潮海,等.不同玉米品种对南方锈病的抗性 比较[J].玉米科学,2010,18(2):107-109.
 Yuan H X, Xin X P, Li C H, et al. Resistance comparisons to southern corn rust in different corn varieties[J]. Journal of Maize Sciences, 2010, 18(2):107-109. (in Chinese)
- [12] 姚国旗,曹 冰,单 娟,等.玉米南方锈病抗性新种质的筛选
 [J].山东农业科学,2014(7):112-116.
 Yao G Q, Cao B, Shan J, et al. Screening of new maize germplasms resistant to southern rust[J]. Shandong Agricultural Sciences, 2014 (7):112-116. (in Chinese)
- [13] Deng C, Li H, Li Z, et al. New QTL for resistance to *Puccinia polysora* Underw in maize[J]. Journal of Applied Genetics, 2019, 60: 147-150.
- [14] 郭 宁,马井玉,张海剑,等. 苯醚甲环唑和丙环唑对黄淮海夏
 玉米区主要叶斑病的防治效果[J]. 植物保护,2017,43(4):213-217.

Guo N, Ma J Y, Zhang H J, et al. Control efficacy of difenoconazole and propiconazole on leaf spots in summer corn growing region in Huang-Huai-Hai[J]. Plant Protection, 2017, 43(4): 213-217. (in Chinese)

- [15] 中华人民共和国农业行业标准.NY/T 3260-2018 黄淮海夏玉 米病虫草害综合防控技术规程[M].北京:中国农业出版社, 2018.
- [16] 赵志宏,王建设,李伟华,等.豫东平原夏玉米病虫害综合化学 防控技术研究[J].农学学报,2019,9(5):15-19.
 Zhao Z H, Wang J S, Li W H, et al. Application techniques of pesticide for controlling maize diseases and insect pests in east of Henan
 [J]. Journal of Agriculture, 2019, 9(5): 15-19. (in Chinese)
- [17] Simons M D, Rothman P G, Michel L J. Pathogenicity of *Puccinia coronata* from buckthorn and from oats adjacent to and distant from buckthorn[J]. Phytopathology, 1979, 69(2): 156–158.
- [18] 康振生,王晓杰,赵 杰,等.小麦条锈菌致病性及其变异研究 进展[J].中国农业科学,2015,48(17):3439-3453.

Kang Z S, Wang X J, Zhao J, et al. Advances in research of pathogenicity and virulence variation of the wheat stripe rust fungus *Puccinia striiformis* f. sp.*tritici*[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2015, 48 (17): 3439–3453. (in Chinese)

- [19] Tang C L, Xu Q, Zhao M X, et al. Understanding the lifestyles and pathogenicity mechanisms of obligate biotrophic fungi in wheat: The emerging genomics era[J]. The Crop Journal, 2018, 6(1): 60– 67.
- [20] Ryland A, Storey H. Physiological races of *Puccinia polysora* Underw[J]. Nature, 1955, 176: 655–656.
- [21] Storey H H, Howland A K. Resistance in maize to the tropical American rust fungus, *Puccinia polysora* Underw., I. Genes Rpp1 and Rpp2[J]. Heredity, 1957, 2: 289–301.
- [22] Robert A L. Host races and ranges of corn rusts[J]. Phytopathology, 1962. 52: 1010–1012.
- [23] 叶忠川. 玉米锈病之研究[J]. 中华农业研究, 1986, 35(1): 81-93.

Ye Z C. Maize rust[J]. China Agriculture, 1986, 35(1): 81–93. (in Chinese)

- [24] Dolezal W, Tiwari K, Kemerait R, et al. An unusual occurrence of southern rust, caused by Rpp9-virulent *Puccinia polysora*, on corn in southwestern Georgia[J]. Plant Disease, 2009, 93(6): 676.
- [25] Bedoya C A, Dreisigacker S, Hearne S, et al. Genetic diversity and population structure of native maize populations in Latin America and the Caribbean. PLoS ONE, 2017, 12(4): e0173488.
- [26] 黎 裕,王天宇.玉米种质创新一进展与展望[J].玉米科学, 2017,25(3):11-18.
 Li Y, Wang T Y. Germplasm enhancement in maize: advances and prospects[J]. Journal of Maize Sciences, 2017, 25(3): 11-18. (in

Chinese)

[27] 阮义理,胡务义.玉米多堆柄锈菌的初侵染源探讨[J].植物保护,2002,28(4):55.
Ruan Y L, Hu W Y. Exploration of primary infection source of *Puccinia polysora* Underw.[J]. Plant Protection, 2002, 28(4): 55. (in Chinese)

- [28] 石 洁,刘玉瑛,魏利民.河北省玉米南方型锈病初侵染来源研究[J].河北农业科学,2002,6(4):5-8.
 Shi J, Liu Y Y, Wei L M. Study on the source of corn rust pathogen (south type) in Hebei province[J]. Journal of Hebei Agricultural Sciences, 2002, 6(4): 5-8. (in Chinese)
- [29] Paulose J, Hallatschek O. The impact of long-range dispersal on gene surfing[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2020, 117(14): 7584–7593.
- [30] Wang C C, Li L F, Jiang B B, et al. Genetic diversity and population structure of *Puccinia striiformis* f. sp. tritici reveal its migration from central to eastern China[J]. Crop Protection, 2020, 128: 104974.
- [31] Cromie G A, Hyma K E, Ludlow C L, et al. Genomic sequence diversity and population structure of *Saccharomyces cerevisiae* assessed by RAD-seq. G3(Bethesda), 2013, 3(12): 2163–2171.
- [32] Sharma P, Jena A K, Deuri R, et al. Review on molecular epidemiology in relation to devastating late blight pathogen, *P. infestans* de Bary[J]. International Journal of Current Microbiology and Applied

Sciences, 2018, 7(8): 4651-4685.

- [33] Unartngam J, Janruang P, To-anan C. Genetic diversity of *Puccinia polysora* in Thailand based on inter simple sequence repeat (ISSR) markers analysis[J]. Journal of Agricultural Technology, 2011, 7(4): 1125–1137.
- [34] 张增海.全国大部气温偏高华南黄淮暴雨成灾[J].气象,2007, 33(11):118-123.

Zhang Z H. Higher temperature in most of the country rainstorm disasters in South China and Huanghuai area[J]. Meteorological Monthly, 2007, 33(11): 118–123. (in Chinese)

- [35] 辜旭赞,潘彭刚.2007年8月登陆台风帕布、圣帕暴雨过程诊断 分析[J].暴雨灾害,2010,29(2):129-134.
 Gu X Z, Pan P G. Diagnostic analysis of typhoon Pabuk and Sepat causing heavy rain during August 2007[J]. Torrential Rain and Disasters, 2010, 29(2): 129-134. (in Chinese)
- [36] 周冠博,崔晓鹏,高守亭.台风"凤凰"登陆过程的高分辨率数值 模拟及其降水的诊断分析[J].大气科学,2012,36(1):23-34. Zhou G B, Cui X P, Gao S T. The high-resolution numerical simulation and diagnostic analysis of the landfall process of typhoon Fungwong[J]. Chinese Journal of Atmospheric Sciences, 2012, 36 (1): 23-34. (in Chinese)
- [37] 许 静,彭敏瑞,冯大蔚. 2012年我国台风防御及减灾成效[J]. 中国防汛抗旱,2013,23(2):1-2,25.
 Xu J, Peng M R, Feng D W. National typhoon defense and disaster reduction efforts in 2012[J]. China Flood & Drought Management, 2013, 23(2): 1-2, 25. (in Chinese)
- [38] 刘 哲,汪雪滢,刘帝佑,等.基于 MODIS 数据的黄淮海夏玉米高温风险空间分布[J].农业工程学报,2018,34(9):175-181.
 Liu Z, Wang X Y, Liu D Y, et al. Spatial distribution of high temperature risk on summer maize in Huang-Huai-Hai Plain based on MODIS data[J].Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering, 2018, 34(9): 175-181. (in Chinese)
- [39] Hollier C A, King S B. Effect of dew period and temperature on infection of seedling maize plants by *Puccinia polysora*[J]. Plant Disease, 1985, 69(3): 219–220.
- [40] Hollier C A, King S B. Effects of temperature and relative humidity on germinability and infectivity of *Puccinia polysora* uredospores. Plant Disease, 1985, 69(11): 937–939.
- [41] 陈万权,康振生,马占鸿,等.中国小麦条锈病综合治理理论与 实践[J].中国农业科学,2013,46(20):4254-4262.
 Chen W Q, Kang Z S, Ma Z H, et al. Integrated management of wheat stripe rust caused by *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in China
 [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2013, 46(20): 4254-4262. (in Chinese)
- [42] 黄 冲,姜玉英,李佩玲,等.2017年我国小麦条锈病流行特点 及重发原因分析[J]. 植物保护,2018,44(2):162-166.
 Huang C, Jiang Y Y, Li P L, et al. Epidemics analysis of wheat stripe rust in China in 2017[J]. Plant Protection, 2018, 44(2): 162-166. (in Chinese)
- [43] Dolezal W, Tiwari K, Kemerait R, et al. An unusual occurrence of southern rust, caused by *Rpp9*-virulent *Puccinia polysora*, on corn in southwestern Georgia[J]. Plant Disease, 2009, 93(6): 676.
- [44] Kaneko S, Pham T Q, Hiratsuka Y. Notes on some rust fungi in

Vietnam[J]. Mycoscience, 2007, 48(4): 263-265.

- [45] Debnath S, Chhetri S, Biswas S. Southern rust disease of corn a review[J]. International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences, 2019, 8(11): 855–862.
- [46] Sharma R C, Leon C D, Payak M M. Diseases of maize in South and South-East Asia: problems and progress[J]. Crop Protection, 1993, 12(6): 414-422.
- [47] Wanlayaporn K, Authrapun J, Vanavichit A, et al. QTL mapping for partial resistance to southern corn rust using RILs of tropical sweet corn[J]. American Journal of Plant Sciences, 2013, 4(4): 878– 889.
- [48] 鄢洪海,王 琰,张茹琴,等.基于ISSR-PCR 对山东玉米多堆 柄锈菌遗传多样性的研究及其初侵染菌源的推测[J].菌物学 报,2018,37(2):157-165.

Yan H H, Wang Y, Zhang R Q, et al. Genetic diversity and deduction of primary infection source of *Puccinia polysora* in Shandong province based on ISSR-PCR[J]. Mycosystema, 2018, 37(2): 157– 165. (in Chinese)

- [49] 田耀加,赵守光,张 晶,等. 鲜食玉米南方锈病发生动态及药剂防控[J]. 植物保护,2016,42(6):177-180.
 Tian Y J, Zhao S G, Zhang J, et al. Occurrence dynamics and chemical control of southern rust on fresh corn[J]. Plant Protection, 2016, 42(6):177-180. (in Chinese)
- [50] Brown J K M, Hovmøller M S. Aerial dispersal of pathogens on the global and continental scales and its impact on plant disease[J]. Science, 2002, 297(5581): 537–541.
- [51] Leyronas C, Morris C E, Choufany M, et al. Assessing the aerial interconnectivity of distant reservoirs of *Sclerotinia sclerotiorum*[J]. Frontiers in Microbiology, 2018, 9: 2257. DOI: 10.3389/ fmicb.2018.02257.
- [52] Corredor-Moreno P, Saunders D G O. Expecting the unexpected: factors influencing the emergence of fungal and oomycete plant pathogens[J]. New Phytologist, 2020, 225(1): 118-125.
- [53] Meyer M, Cox J A, Hitchings M D T, et al. Quantifying airborne dispersal routes of pathogens over continents to safeguard global wheat supply[J]. Nature Plants, 2017, 3(10): 780–786.
- [54] Cammack R H. Studies on *Puccinia polysora* Underw. II. A consideration of the method of introduction of *P. polysora* into Africa[J]. Transactions of the British Mycological Society, 1959, 42(1): 27–32.
- [55] Dolezal W. Corn rust: common rust, southern rust, tropical rust. APS 2011 Field Crops Rust Symposium, San Antonio, TX, Dec. 14, 2011. https://www.plantmanagementnetwork.org/proceedings/FCRS/ 2011/ presentations/Dolezal.pdf.
- [56] Ramirez-Cabral N Y Z, Kumar L, Shabani F. Global risk levels for corn rusts (*Puccinia sorghi* and *Puccinia polysora*) under climate change projections[J]. Journal of Phytopathology, 2017, 165(9): 563-574.
- [57] 曾任平,王 秀.台湾发展饲料玉米生产与研究[J].台湾农业 探索,1996(4):27-28.

Zeng R P, Wang X. Production and research of feed corn in Taiwan [J]. Taiwan Agricultural Research, 1996(4): 27–28. (in Chinese)

[58] 莫善文.台湾的甜玉米产业[J].世界热带农业信息,1996(3):
 13. (下转第30页)

national Journal of Molecular Sciences, 2019, 20(17547).

- [95] Liu G, Yan P, Du Q, et al. Pre-rRNA processing and its response to temperature stress in maize[J]. Journal of Experimental Botany, 2019.
- [96] Hou H, Zhao L, Zheng X, et al. Dynamic changes in histone modification are associated with upregulation of Hsf and rRNA genes during heat stress in maize seedlings[J]. Protoplasma, 2019, 256(5): 1245–1256.
- [97] Qian Y, Hu W, Liao J, et al. The Dynamics of DNA methylation in the maize(*Zea mays* L.) inbred line B73 response to heat stress at the seedling stage[J]. Biochemical and Biophysical Research Communications, 2019, 512(4): 742–749.
- [98] Yu F, Liang K, Fang T, et al. A group VII ethylene response factor gene, ZmEREB180, coordinates waterlogging tolerance in maize seedlings[J]. Plant Biotechnology Journal, 2019, 17(12): 2286– 2298.
- [99] Ge M, Wang Y, Liu Y, et al. The NIN-like protein 5(ZmNLP5) transcription factor is involved in modulating the nitrogen response in maize[J]. Plant Journal, 2019.
- [100] Wang P, Wang Z, Pan Q, et al. Increased biomass accumulation in maize grown in mixed nitrogen supply is mediated by auxin synthesis[J]. Journal of Experimental Botany, 2019, 70(6): 1859– 1873.
- [101] Yang Z, Wang Z, Yang C, et al. Physiological responses and small RNAs changes in maize under nitrogen deficiency and resupply [J]. Genes & Genomics, 2019, 41(10): 1183–1194.
- [102] Luo B, Ma P, Nie Z, et al. Metabolite profiling and genome-wide association studies reveal response mechanisms of phosphorus deficiency in maize seedling[J]. Plant Journal, 2019, 97(5): 947– 969.
- [103] Zhang X, Wang B, Zhao Y, et al. Auxin and GA signaling play important roles in the maize response to phosphate deficiency[J]. Plant Science, 2019, 283: 177–188.
- [104] Qin Y, Wu W, Wang Y. ZmHAK5 and ZmHAK1 function in K⁺ uptake and distribution in maize under low K⁺ conditions[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2019, 61(6): 691–705.
- [105] Zhang X, Wang Y, Yan Y, et al. Transcriptome sequencing analy-

sis of maize embryonic callus during early redifferentiation[J]. BMC Genomics, 2019, 20(159).

- [106] Du D, Jin R, Guo J, et al. Infection of embryonic callus with agrobacterium enables high-speed transformation of maize[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2019, 20(2792).
- [107] Duan X, Zheng L, Sun J, et al. Co-culturing on dry filter paper significantly increased the efficiency of Agrobacterium- mediated transformations of maize immature embryos[J]. Physiology and Molecular Biology of Plants, 2019, 25(2): 549–560.
- [108] Zhang Q, Zhang Y, Lu M, et al. A Novel ternary vector system united with morphogenic genes enhances CRISPR/Cas delivery in maize(1)([OPEN])[J]. Plant Physiology, 2019, 181(4): 1441–1448.
- [109] Hu J, Li S, Li Z, et al. A barley stripe mosaic virus-based guide RNA delivery system for targeted mutagenesis in wheat and maize [J]. Molecular Plant Pathology, 2019, 20(10): 1463–1474.
- [110] Dong L, Qi X, Zhu J, et al. Supersweet and waxy: meeting the diverse demands for specialty maize by genome editing[J]. Plant Biotechnology Journal, 2019, 17(10): 1853–1855.
- [111] Liu C, Li X, Meng D, et al. A 4-bp Insertion at ZmPLA1 Encoding a Putative Phospholipase A Generates Haploid Induction in Maize[J]. Molecular Plant, 2017, 10(3): 520–522.
- [112] Zhong Y, Liu C, Qi X, et al. Mutation of ZmDMP enhances haploid induction in maize[J]. Nature Plants, 2019, 5(6): 575–580.
- [113] Liu C, Zhong Y, Qi X, et al. Extension of the in vivo haploid induction system from diploid maize to hexaploid wheat[J]. Plant Biotechnology Journal, 2020, 18(2): 316–318.
- [114] Wang B, Zhu L, Zhao B, et al. Development of a haploid-inducer mediated genome editing system for accelerating maize breeding [J]. Molecular Plant, 2019, 12(4): 597–602.
- [115] Yan J, Tan B. Maize biology: From functional genomics to breeding application[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2019, 61 (6): 654–657.
- [116] Fernie A R, Yan J. De Novo Domestication: An alternative route toward new crops for the future[J]. Molecular Plant, 2019, 12(5): 615-631.

(责任编辑:朴红梅)

(上接第14页)

Mo S W. Sweet corn industry in Taiwan[J]. World Tropical Agriculture Information, 1996(3): 13. (in Chinese)

[59] 胡建广,王子明,李余良,等.我国甜玉米育种研究概况与发展 方向[J].玉米科学,2004,12(1):12-15.
Hu J G, Wang Z M, Li Y L, et al. General situation and development direction of sweet corn breeding in China[J]. Journal of Maize Sciences, 2004, 12(1): 12-15. (in Chinese)

- [60] Datta, M S, Kishony R. A spotlight on bacterial mutations for 75 years[J]. Nature, 2018, 563: 633–634.
- [61] Croll D, Wille L, Gamper H A, et al. Genetic diversity and host plant preferences revealed by simple sequence repeat and mitochondrial markers in a population of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*[J]. New Phytologist, 2008, 178(3): 672– 687.

(责任编辑:朱 哲)