



王福楷, 张洪, 高志贤, 等. 气传性病原菌孢子在作物冠层内传播研究: 以小麦条锈菌夏孢子为例[J]. 江西农业大学学报, 2022, 44(4): 882–890.

WANG F K, ZHANG H, GAO Z X, et al. A study on the dissemination of airborne pathogen spores in crop canopy: taking urediniospores of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* as an example[J]. Acta agriculturae universitatis Jiangxiensis, 2022, 44(4): 882–890.

气传性病原菌孢子在作物冠层内传播研究

——以小麦条锈菌夏孢子为例

王福楷, 张洪*, 高志贤, KALHORO Muhammad Talib, 贺新生, 康晓慧

(西南科技大学 生命科学与工程学院, 四川 绵阳 621010)

摘要:【目的】由单片病叶发展成大小不等的发病中心是植物气传病害流行的重要阶段。条形柄锈菌小麦专化型 *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* 引起的小麦条锈病是世界范围内最重要的气传性病害之一。探究小麦条锈菌夏孢子在作物冠层内传播受到的影响因素, 对了解气传性病害的流行具有重要意义。【方法】病原菌孢子在冠层内扩散会受到自身重力、风和寄主阻挡的影响。以小麦条锈菌为例, 通过模拟自然沉降测定了病原菌孢子的重力沉降速度; 比较了不同密度和角度阻挡物拦截的孢子数量差异; 比较了麦田不同高度和不同种植密度下冠层风速的差异; 在田间, 模拟单片病叶向周边传播孢子的过程, 分析了不同高度和水平距离下收集孢子数的差异。【结果】单个小麦条锈菌夏孢子的沉降速度范围为 (1.491 ± 0.055) cm/s; 风速在小麦田随冠层高度的增加而增加, 冠层上空风速显著高于冠层内风速, 风速随小麦种植密度的增加而显著减少; 阻挡物密度和角度与收集孢子数呈显著正相关; 在小麦冠层中孢子扩散距离与孢子捕捉量呈极显著负相关。【结论】病原菌孢子重力沉降速度较慢, 重力沉降对孢子在冠层内的水平传播距离影响较小。寄主叶片形态和种植密度可以调控孢子叶面定殖和孢子的扩散。研究结论有助于深入理解小麦条锈病的流行扩散模型和为探索植株形态避病机制提供理论依据。

关键词: 小麦条锈菌; 孢子传播; 冠层; 重力沉降

中图分类号: S435.121.4² 文献标志码: A 文章编号: 1000-2286(2022)04-0882-09

A Study on the Dissemination of Airborne Pathogen Spores in Crop Canopy: Taking Urediniospores of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* as an Example

WANG Fukai, ZHANG Hong*, GAO Zhixian, KALHORO Muhammad Talib,
HE Xinsheng, KANG Xiaohui

(School of Life Science and Engineering, Southwest University of Science and Technology, Mianyang, Sichuan 621010, China)

收稿日期: 2022-01-26 修回日期: 2022-03-08

基金项目: 国家自然科学基金项目(31601582)和国家重点研发计划项目(2018YFD0200500)

Project supported by the National Natural Science Foundation of China (31601582) and the National Key Research and Development Program of China (2018YFD0200500)

作者简介: 王福楷, orcid.org/0000-0003-3107-737X, 1272693074@qq.com; *通信作者: 张洪, 讲师, 博士, 主要从事植物保护研究, orcid.org/0000-0003-2230-7786, zhanghong316@nwafu.edu.cn。

Abstract: [Objective] An important epidemic stage of plant airborne diseases is from a single ill leaf to disease centers of different sizes. Wheat stripe rust caused by *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* is one of the most serious airborne diseases of wheat in the world. Exploring the factors influencing urediniospores dissemination of wheat stripe rust in crop canopy is essential to understand the prevalence of airborne diseases. [Method] The diffusion of pathogen spores in crop canopy is affected by its own gravity, wind, and host obstruction. Taking wheat stripe rust as an example, the gravity sedimentation rate of wheat stripe rust spores was measured by simulating natural sedimentation; differences in the number of urediniospores with different densities and angles were compared; the differences of canopy wind speed under different heights and planting densities were compared; in the field, the spreading process of urediniospores from a single diseased leaf to surroundings was simulated, and the different numbers of urediniospores collected at different heights and horizontal distances were analyzed. [Result] The settling velocity of a single urediniospores was (1.491 ± 0.055) cm/s; Wind speed increased with increasing canopy height in wheat fields, and it decreased significantly with the growing density of the wheat; The wind speed over the canopy was significantly higher than that within the canopy; The density and angle of barrier material was positively correlated with the number of collected urediniospores. In the wheat canopy, the distance of urediniospores dispersal was negatively correlated with the number of urediniospores captured. [Conclusion] The gravity sedimentation rate of pathogen spores was slow and it had little effect on the horizontal diffusion distance of spores in the canopy. The results showed that the leaf morphology and plant density of the host could regulate the colonization and dispersal of spores. This study provided a theoretical reference for understanding the epidemic diffusion model of wheat stripe rust and exploring the mechanism of plant morphology resistance.

Keywords: *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*; spore dispersal; canopy; gravity deposition

【研究意义】小麦条锈病是典型的多循环气传性真菌病害,病原菌孢子随气流传播是引起临近区域寄主发病的主要原因之一^[1]。在越冬区,条锈病由零星发病发展成大小不等的发病中心是病害流行的必然前提,因此,研究病原菌孢子在小麦冠层中传播的影响因素,对于了解气传病害的田间传播规律和指导制定田间防治策略具有重要意义。【前人研究进展】曾士迈^[2]通过分析在小麦条锈病单病叶片条件下临近植株的发病情况,对小麦条锈病的近程传播进行了定量研究,建立了菌量与传播距离的回归模型。影响孢子在小麦冠层内传播的因素有:孢子重力沉降、动力、湍流的比例和寄主阻挡^[3-5]。小麦条锈菌所属的锈菌目被认为是被动释放孢子,需要借助雨滴或者风的力量来提供初始动力^[6-7]。受相对湿度的影响,小麦条锈菌夏孢子可以单独或2~3个孢子成团传播^[3]。但关于小麦条锈菌夏孢子的沉降研究尚少见报道。小麦锈菌在相邻寄主间的传播已有了时空模拟,但是对于小麦条锈菌在寄主冠层的传播一直是研究难点^[8-10]。Mukherjee等^[11]在小麦叶锈病上通过变速轴流风机模拟发现,低速风与滑落的露珠共同作用可以将大量的真菌孢子传播到其他小麦上。单菌源条件下,小麦条锈菌夏孢子数量在小麦冠层内随孢子捕捉高度的增加而减少^[12]。刘伟等^[13]通过孢子捕捉器发现小麦白粉病菌孢子捕捉量与据菌源距离差异显著,与风向呈显著正相关。在小麦叶枯病上,具有更短叶长和叶片更紧凑的小麦往往患病更少^[14]。在亚洲大豆锈病上,大豆冠层的叶面积会影响病原菌孢子的逃逸率^[15]。【本研究切入点】目前,孢子冠层内传播研究仍以模拟研究和田间流行病学调查为主,对作物冠层内风速特征以及植株形态对孢子传播影响的研究少见报道。【拟解决的关键问题】鉴于目前对气传性病原菌孢子在作物冠层内传播研究较少,以小麦条锈病为例,通过室内模拟和室外测量相结合,探究小麦条锈菌夏孢子在作物冠层内传播受到的自身重力、风和寄主阻挡的影响,旨在为深入了解小麦条锈病田间传播梯度规律和更好地指导气传性疾病防控提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试器材与试验地

供试小麦条锈菌夏孢子于2021年3月在四川省绵阳市青莲镇田间采集,供试小麦品种为川麦104,充当菌源小麦品种为明贤169,田间试验在小麦的抽穗扬花期时进行。试验所用网筛为280目筛(孔径 $55\text{ }\mu\text{m}$),执行标准为GB/T 6003.1—2012,网筛可以筛选出条锈菌单个夏孢子和少量2~3个夏孢子的聚集体。利用生物荧光显微镜(MF43)观察统计孢子数量。孢子沉降试验在封闭空间内进行,环境温度为 $(20\pm 1)^{\circ}\text{C}$,相对湿度 $(70\pm 3)\%$ 。风速测量装置使用热敏式风速仪AR866(风速精度为 0.01 m/s)。小麦条锈菌夏孢子田间传播研究在西南科技大学校内和绵阳市青莲镇试验基地进行。

自制孢子沉降装置测量条锈菌夏孢子的沉降速度。竖直固定一根长 1 m 内径 2 cm 的亚克力管,管口上方放置网筛,管口下方 0.5 cm 处放置平整光滑的纸板。将多个涂有70%甘油的载玻片依次摆放在纸板上用于收集孢子。亚克力管材质中加入抗静电剂以减少静电影响。

1.2 试验方法

1.2.1 小麦条锈菌夏孢子的重力沉降速度测量 小麦条锈菌夏孢子的重力沉降速度测量方法参考Ferrandino等^[16]的研究方法;3种与小麦条锈菌夏孢子大小相近的孢子重力沉降速度为 $0.86\sim 1.94\text{ cm/s}$ 。根据这一速度范围进行推算,孢子重力沉降经过 1.005 m 高度的时间需要 $51\sim 116\text{ s}$,再考虑到多个粘连孢子的重力沉降速度会更快,用时更短,因此选用了 $0\sim 120\text{ s}$ 的收集孢子时间段。

小麦条锈菌夏孢子加入网筛,轻敲一次网筛,使孢子落下。当孢子开始落下时,计时,每隔一段时间缓慢拉动纸板,孢子会受重力影响落入载玻片上,通过显微镜收集观察孢子数量。收集孢子的时间段分别是: $0\sim 30, 30\sim 60, 60\sim 90$ 和 $90\sim 120\text{ s}$; $50\sim 60, 60\sim 70, 70\sim 80$ 和 $80\sim 90\text{ s}$; $60\sim 65, 65\sim 70, 70\sim 75, 75\sim 80$ 和 $75\sim 85\text{ s}$,试验重复10次。根据孢子收集的时间段和不同时间载玻片上孢子数量,计算出孢子沉降速度范围和分布频率。

亚克力管中受外界气体流动的干扰影响极小,孢子在管中的沉降只受重力和空气阻力影响。直径 $20\text{ }\mu\text{m}$ 的粒子从静止到重力与空气阻力相平衡的弛豫时间通常在 0.001 s ^[17],认为与之大小接近的小麦条锈菌夏孢子从静止到速度恒定的时间会很短,可以忽略不计。

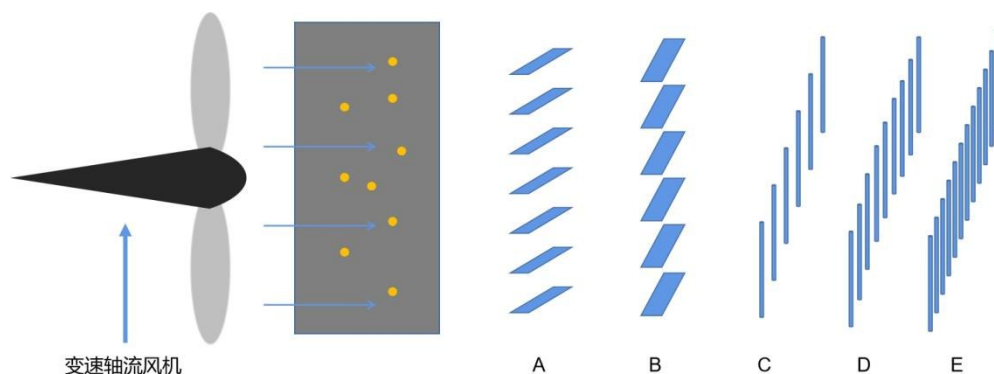
1.2.2 小麦冠层垂直梯度和水平梯度上风速差异 (1)田间小麦冠层垂直梯度梯度上风速差异。田间开展相同种植密度下小麦冠层不同高度风速差异研究。在长势均匀播种量为 150 kg/hm^2 (本地区常规播种量)的小麦田块中,利用风速仪同时测量小麦倒一叶、倒二叶和小麦上空 10 cm 处(距地面约 $45, 60, 80\text{ cm}$)风速。测量时间为当日 $14:00\sim 15:00$ 。测量重复9次,每次测量时间持续 3 min 。

(2)不同种植密度下小麦冠层水平梯度梯度上风速差异。室内开展不同种植密度下小麦冠层内风速差异研究。有研究表明在风速等于或大于 1 m/s 的情况下条锈菌孢子才可能被释放^[3,18],本试验研究将在风速大于或等于 1 m/s 的条件下进行。室内移栽小麦植株,利用变速轴流风机制造恒定风向风速为 $1, 2, 3\text{ m/s}$ 的风,在小麦种植密度为 $20, 30, 40\text{ 万穗}/667\text{ m}^2$ 的下测量冠层内风速大小。测量重复9次,每次测量时间持续 3 min 。

1.2.3 恒定风速下阻挡物密度和角度对小麦条锈菌夏孢子传播的影响 恒定风速下阻挡物密度对小麦条锈菌夏孢子传播的影响研究。尽管小麦条锈病主要为害叶片,但是小麦茎秆会反弹孢子或者粘连孢子^[19],因此本研究模拟了茎秆密度。利用圆柱形玻棒(直径 0.5 cm)模拟 $20, 30, 40\text{ 万}/667\text{ m}^2$ 的茎秆密度,变速轴流风机制造恒定风向风速为 3 m/s (最大风速波动不超过 $\pm 0.1\text{ m/s}$)且湍流强度不超过1%的风。在风机前方放置小麦条锈菌夏孢子 0.05 g (孔径 $55\text{ }\mu\text{m}$ 网筛筛后)和圆柱形玻棒(图1),轻敲一次网筛释放孢子,玻棒上反向覆盖透明胶带收集孢子,试验重复9次。

恒定风速下阻挡物角度对小麦条锈菌夏孢子传播的影响研究。利用载玻片(大小为 $25.4\text{ mm}\times 76.2\text{ mm}$)模拟两个与水平面呈 $30^{\circ}, 60^{\circ}$ 夹角梯度形态的叶片,变速轴流风机制造恒定风向风速为 3 m/s (最大风速波动不超过 $\pm 0.1\text{ m/s}$)且湍流强度不超过1%的风。在风机前方放置小麦条锈菌夏孢子 0.05 g

(孔径 55 μm 网筛筛后)和显微载玻片(图1),轻敲一次网筛释放孢子,载玻片上反向覆盖透明胶带收集孢子,试验重复9次。



A~B:与水平面分别呈 30°、60° 夹角的载玻片;C~E:分别是 20, 30, 40 万/667 m^2 密度的玻棒。

A~B: slides with an angle of 30° and 60° respectively with the horizontal plane;

C~E: glass rods with densities of 200 000/667 m^2 , 300 000/667 m^2 and 400 000/667 m^2 respectively.

图1 孢子传播装置

Fig.1 The equipment on Spore dispersal

1.2.4 单片病叶下小麦条锈菌夏孢子在小麦冠层内的空间分布 试验小区小麦播种量为 150 kg/hm^2 , 行距为 20 cm, 小区面积为 3 $\text{m} \times 4 \text{m} = 12 \text{m}^2$, 保护行 0.5 m, 试验在 3 个田块同时进行。将一株自然充分发病的小麦植株放置于试验小区中心, 小麦植株被剪除其它叶片, 只留倒一叶高度的病叶(叶片产孢面积大于 90%)。在距地面 30, 45, 60 cm(与倒三叶、倒二叶和倒一叶高度大致相当)处水平放置涂有 70% 甘油的载玻片每日收集孢子。3 个高度的孢子收集装置是利用长 0.7 m 直径 1.5 cm 的 PE 管改装而成, 分别距菌源 10, 50, 100, 150, 200 cm 处放置, 即收集装置在同一方向共有 5 处。在田块上方 1 m 处搭建透明塑料薄膜, 防止空气中外来真菌和降雨影响。受薄膜覆盖带来的高温影响, 小麦条锈病发病普遍较轻, 本次研究不讨论病情数据。

1.3 数据分析

载玻片上孢子沉降速度范围计算公式为:

$$v = (L + D) / t \quad (1)$$

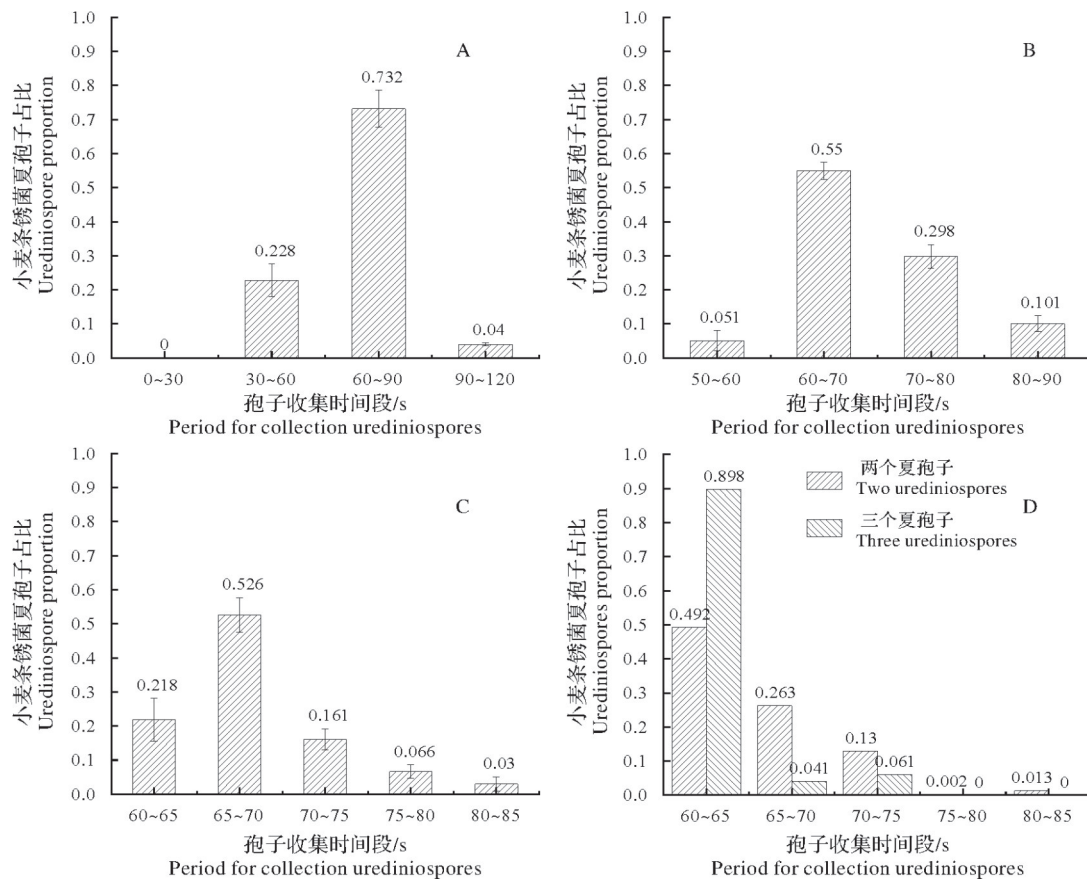
式(1)中, v 是孢子沉降速度, 单位为 cm/s ; L 是亚克力管的长度, 单位为 cm ; D 是载玻片距亚克力管口的距离, 单位为 cm ; t 是收集孢子降落时间, 单位为 s 。

每次重力沉降试验和玻片阻挡试验收集的孢子总量差异较大, 因此将孢子总数归一化处理, 以方便数据展示。小麦冠层垂直梯度风速差异比较采用邓肯法; 相关性分析均采用皮尔逊相关分析法。使用软件 Excel 和 SPSS 25.0 处理数据, 通过 Origin 2021 软件制图。

2 结果与分析

2.1 小麦条锈菌夏孢子的重力沉降速度

小麦条锈菌夏孢子间的大小和重量存在差异^[20], 会导致不同孢子的沉降速度出现差异, 从而出现孢子分布差异。选取占比最多的区间作为小麦条锈菌夏孢子沉降速度。在 4 个时间梯度范围为 0~30 s、30~60 s、60~90 s 和 90~120 s 内发现单个小麦条锈菌夏孢子的沉降时间主要分布在 60~90 s, 占比 73.2% (图 2A)。而在时间梯度范围为 50~60 s、60~70 s、70~80 s 和 80~90 s 中, 单个小麦条锈菌夏孢子的沉降时间在 60~70 s 范围, 占比 55.0% (图 2B)。在时间梯度范围为 60~65 s、65~70 s、70~75 s、75~80 s 和 75~85 s 中, 单个小麦条锈菌夏孢子的沉降时间主要分布在 65~70 s 区间, 占比 52.6% (图 2C)。65~70 s 区间的沉降速度在 1.436~1.546 cm/s 范围。推测单个小麦条锈菌夏孢子的沉降速度为 $(1.491 \pm 0.055) \text{cm}/\text{s}$ 。试验还发现孢子粘连越多, 孢子团沉降速度越快 (图 2D)。



A~C:不同时间段下单个小麦条锈菌夏孢子的沉降分布,误差线代表标准误;D:不同时间段下多个小麦条锈菌夏孢子的沉降分布。

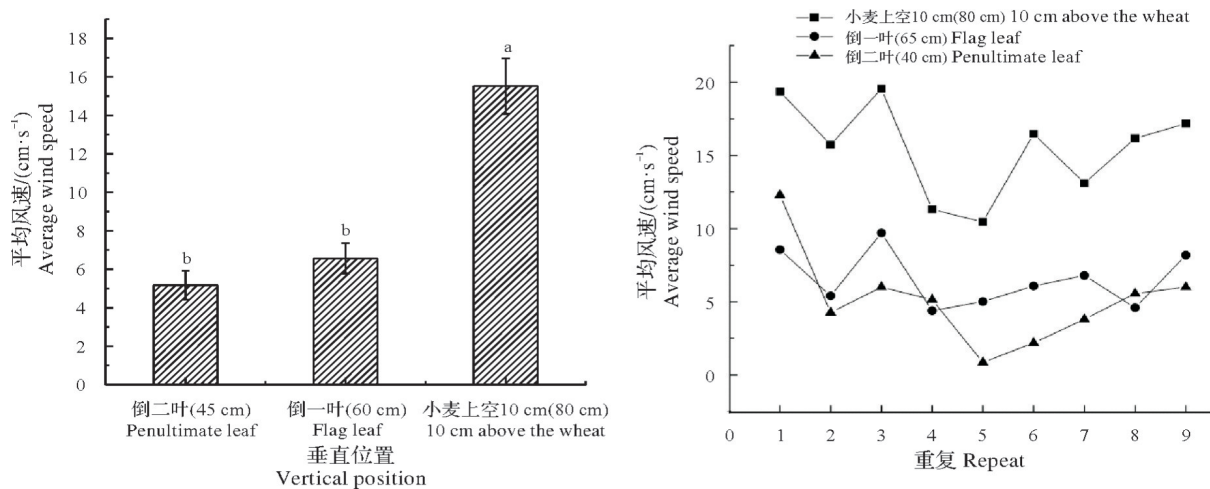
A~C: sedimentation distribution of urediniospore of single wheat stripe rust at different time periods, and the error bar represents the standard error. D: sedimentation and distribution of urediniospores of several wheat stripe rust at different time periods.

图2 小麦条锈菌夏孢子沉降时间分布

Fig.2 The sedimentation time distribution of urediniospores of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*

2.2 小麦冠层垂直梯度和水平梯度上风速差异比较

风速测量结果(图3)表明:小麦冠层倒一叶处平均风速与倒二叶处无显著差异;小麦冠层上方10 cm处平均风速与小麦冠层(倒一叶和倒二叶)存在极显著差异。在室内3种风速条件下,小麦种植密度与冠层内风速均呈极显著负相关,即小麦种植密度越大,冠层内风速越小(表1)。



误差线代表标准误;不同字母说明差异极显著($P<0.01$)

Error bar represents standard error; the same letter indicates no significant difference ($P<0.01$).

图3 小麦冠层不同垂直梯度间的风速

Fig.3 Wind speed between different vertical gradients in wheat canopy

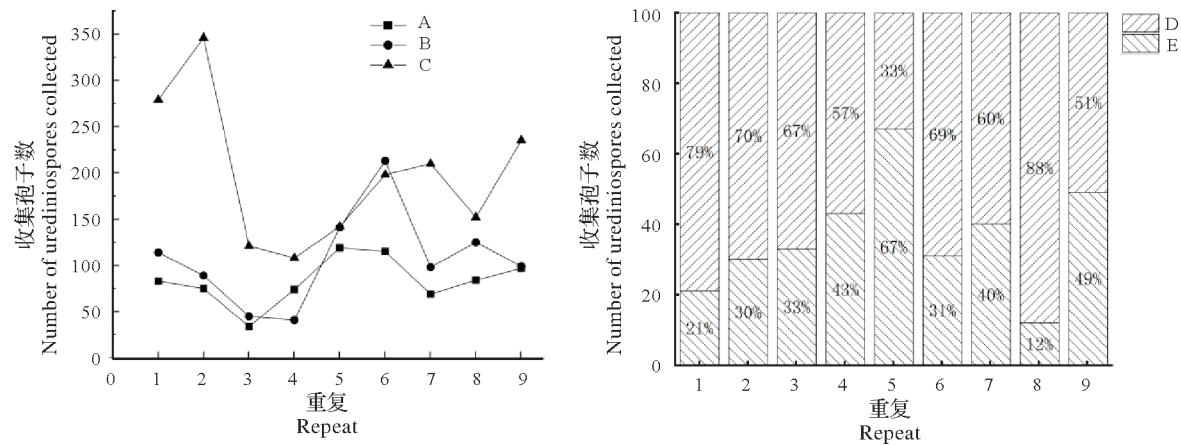
表1 不同风速条件下冠层风速与小麦种植密度的相关系数
Tab.1 Correlation coefficient between canopy wind speed and wheat planting density under different wind speed conditions

种植密度 Planting density		1 m/s	2 m/s	3 m/s
种植密度 Planting density	1			
1 m/s	-0.839**	1		
2 m/s	-0.943**	0.747**	1	
3 m/s	-0.969**	0.800**	0.906**	1

**表示在 $P<0.01$ 水平极显著相关;A、B、C分别代表小麦密度为20,30,40万穗/667 m²
** indicates extremely significant correlation at $P<0.01$ level; A, B, and C represent the wheat density of 200 000 ear/667 m², 300 000 ear/667 m² and 400 000 ear/667 m² respectively.

2.3 恒定风速下阻挡物密度和角度对小麦条锈菌夏孢子传播的影响

模拟研究结果(图4)表明:在相同风速下,玻棒密度与收集到的小麦条锈菌夏孢子数呈显著正相关(相关性系数为0.588, $P<0.05$),即玻棒密度越大收集的孢子数越多;在相同风速下,载玻片角度与收集到的小麦条锈菌夏孢子数呈极显著正相关(相关性系数为0.601, $P<0.01$),即玻片与地面角度越大收集的孢子数越多。



A、B、C分别代表了20,30,40万根/667 m²密度玻棒收集的孢子数;D和E代表玻片与水平面呈30°和60°角时收集的孢子的百分数。
A, B and C represent glass rods with densities of 200 000/667 m², 300 000/667 m² and 400 000/667 m² respectively.

图4 不同阻挡物密度和角度下收集的孢子数

Fig.4 The number of urediniospores collected under different glass rod densities and different glass slide angles

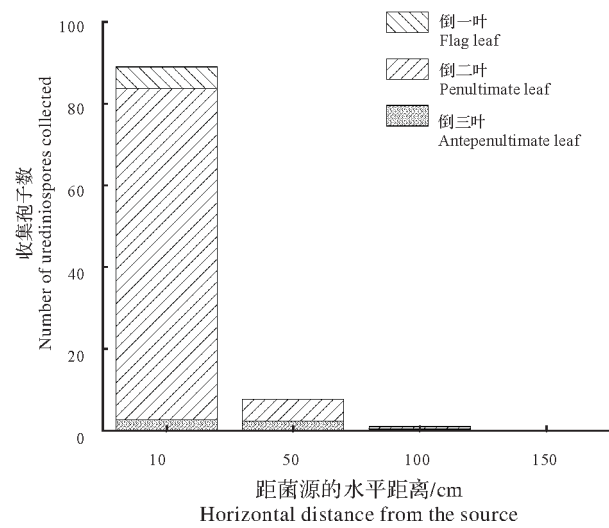
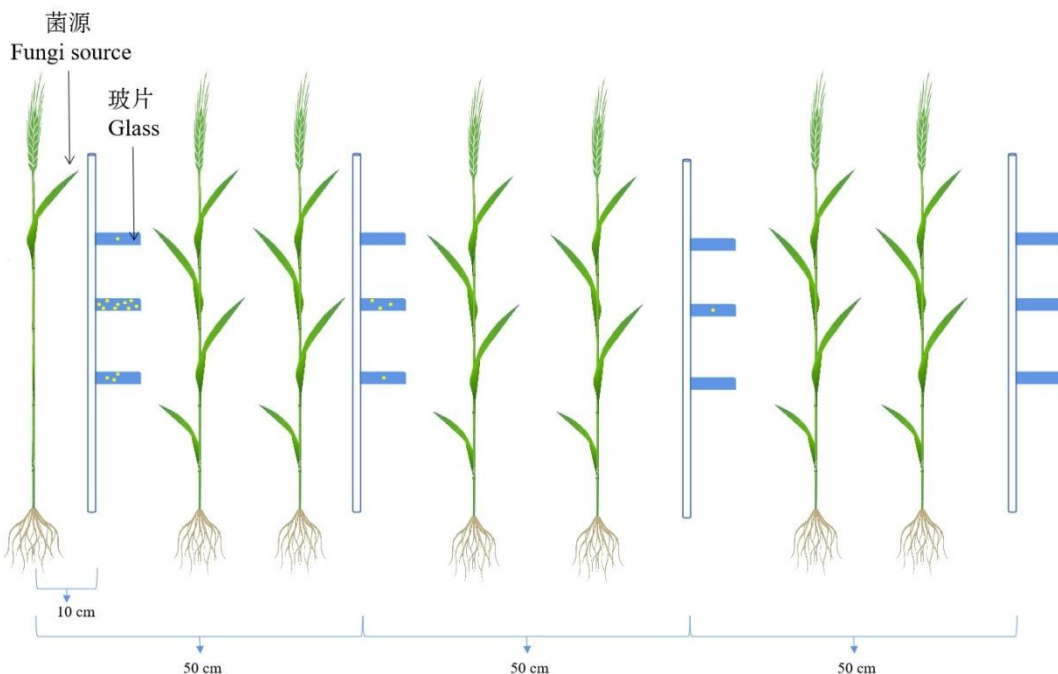


图5 距菌源不同高度和水平距离下收集的小麦条锈菌夏孢子数

Fig.5 Number of urediniospores of wheat stripe rust collected at different heights and horizontal distances from the source

2.4 小麦条锈菌夏孢子田间传播研究

试验结果表明:距菌源中心越远处孢子捕捉量越少,且距离与孢子捕捉量呈极显著负相关(相关性系数为 $-0.424, P<0.01$);距地面45 cm处(倒二叶)孢子捕捉量最多,倒三叶处次之,倒一叶处孢子极少;在距菌源中心1.5 m及更远的冠层内,未能收集到条锈菌夏孢子(图4、图5)。



黄色圆点代表小麦条锈菌夏孢子。

Yellow dots represent urediniospores of wheat stripe rust.

图6 田间小麦条锈菌夏孢子空间分布示意图

Fig.6 Spatial distribution of urediniospores of wheat stripe rust in field

3 讨论与结论

从单片病叶或者少量病叶到发病中心是气传性病害流行的关键阶段^[21-22]。小麦条锈病原菌主要是以夏孢子的形式进行传播。沉降试验结果表明单个小麦条锈菌夏孢子的重力沉降速度范围为 (1.491 ± 0.055) cm/s。在1 m/s及以上风速的定常风中和0~1.5 m的传播距离下(传播距离见下文),单个孢子的重力沉降理论上导致2~3 cm的垂直位移,对孢子传播影响较小。但脉动风在进入小麦田后风速会迅速降低,如在农田边缘测的1.5 m/s的平均风速,在农田中央仅有0.2~0.3 m/s^[23]。风速在冠层内的快速衰减,会导致相同的距离孢子传播时间更长,受到重力影响的时间也会更长。本次研究中农田中间冠层有57.9%的风速数据是0 m/s,绝大多数测量时间的风速小于0.3 m/s;在农田同一位置上风的持续时间在两秒至十数秒范围。因此,认为小麦条锈菌夏孢子的重力沉降在风速较快且持续时间长的冠层内对扩散影响较小,在风速较慢且持续时间短的冠层内扩散影响较大。其次相对湿度的增加会导致小麦条锈菌夏孢子成团数量的增加^[16],孢子粘连越多重力沉降速度越大,从而影响孢子冠层内传播距离。

麦田的风是复杂多变的,风速主要随作物生长密度和距地面高度而变化^[23-25]。曾士迈等^[26]认为寄主植株密度过密可能会降低气流速度,影响孢子传播。小麦种植密度的加大会降低风速,加快风速衰减,田间风速测量结果也表明遮蔽物更少的冠层上部风速更大。间歇性的大风是形成气传病原菌病害梯度的主要原因^[6]。植株垂直梯度上的差异和种植密度的改变会通过影响风速的大小影响孢子的传播。这里指的风速包括了平均风速和瞬时最大风速。风速与孢子传播距离具有显著相关性的研究报道较少,这是因为涉及到田间试验时通常会以平均风速来进行分析,而进行相关研究时应该要考虑最大风速。

寄主植株形态和受感染叶片的垂直高度会影响孢子在作物冠层内的扩散^[15,27-28]。模拟研究结果表明,阻挡物密度和角度的增加会显著增加收集的孢子数量,说明小麦条锈菌夏孢子的冠层传播会受到阻

挡物形态和数量的影响。在小麦白粉病、水稻稻瘟病等气传性病害中,已经发现叶片形态会影响疾病的发生^[29]。在小麦条锈病、水稻稻瘟病等植物病害上,分子抗病机制研究已取得重要成果^[30-31],但相关病原菌变异机制相对复杂,可通过研究作物避病机制来调整种植作物冠层形态(如叶型、叶长),降低冠层孢子逃逸到空气中的效率,减少孢子叶面定殖比例,实现防控气传性病害^[32]。在孢子实际传播中,小麦茎秆和叶片会随风晃动,田间风的风向风速复杂多变,本次试验结果可以为基于孢子传播防控气传病害提供一定借鉴。

孢子在小麦冠层内传播水平距离较近,本试验中孢子传播未在距菌源 1.5 m 及以上发现小麦条锈菌孢子,且距离菌源越远收集的孢子数量越少,这与前人研究结果^[12,33]类似。在水平梯度上,收集的孢子主要集中在菌源周边;在垂直梯度上,收集的孢子主要集中在倒二叶处。临近 10 cm 的孢子收集装置(与菌源无小麦阻挡)数据表明,大多数孢子会向下沉积而不是升高或者水平传播。这与前人的研究结论相似,80% 的小麦条锈菌夏孢子会沉积而不是被风传播,其余 20% 进入风中传播^[12,34]。不考虑临近 10 cm 的孢子收集装置数据,在小麦倒二叶处收集的孢子也总是最多的。推测认为冠层上部(倒二叶处及以上)植株叶片短,空隙更多、风速快,小麦条锈菌孢子传播被阻挡的较少,而冠层下部(倒三叶处)阻碍物较多,气流流动缓慢,孢子传播受到阻碍较多。

综上,小麦条锈菌夏孢子冠层内传播距离主要是受风、重力和寄主形态密度等因素综合作用的结果。在相同密度和形态的小麦冠层中,风持续时间越久风速越快,孢子容易传播的更远,受重力沉降影响更小,反之,则受重力沉降影响更大。更密集的小麦会降低风速,影响孢子传播;叶片角度会影响孢子的附着效率。通过分析田间风的特征,讨论孢子重力沉降速度和阻挡物数量形态对孢子传播的影响,探讨了冠层内小麦条锈菌夏孢子传播的影响因素以及如何有效地利用寄主冠层形态达到农业防治植物病害的目的,但是关于寄主阻挡和冠层内风的研究有待进一步开展。

参考文献 References:

- [1] CHEN X M, KANG Z S. Stripe rust[M]. Dordrecht: Springer Netherlands, 2017: 1-739.
- [2] 曾士迈. 小麦条锈病春季流行规律的数理分析 II. 传播距离的研究[J]. 植物病理学报, 1963(2): 37-47.
ZENG S M. Mathematical analysis of the spring epidemic rule of wheat stripe rust II. Study on transmission distance[J]. Acta phytopathologica Sinica, 1963(2): 37-47.
- [3] RAPILLY F. Yellow rust epidemiology[J]. Annual review of phytopathology, 1979, 17(1): 59-73.
- [4] AYLOR D E. Biophysical scaling and the passive dispersal of fungus spores: relationship to integrated pest management strategies[J]. Agricultural & forest meteorology, 1999, 97(4): 275-292.
- [5] AYLOR D E, FRY W E, MAYTON H, et al. Quantifying the rate of release and escape of *Phytophthora infestans* sporangia from a potato canopy[J]. Phytopathology, 2001, 91(12): 1189-1196.
- [6] AYLOR D E. The role of intermittent wind in the dispersal of fungal pathogens[J]. Annual review of phytopathology, 1990, 28(1): 73-92.
- [7] JONES A M, HARRISON R M. The effects of meteorological factors on atmospheric bioaerosol concentrations: a review[J]. Science of the total environment, 2004, 326(1/2/3): 151-180.
- [8] MAHAFFEE W F, STOLL R. The ebb and flow of airborne pathogens: monitoring and use in disease management decisions[J]. Phytopathology, 2016, 106(5): 420-431.
- [9] KIM S, PARK H, GRUSZEWSKI H A, et al. Vortex-induced dispersal of a plant pathogen by raindrop impact[J]. Proceedings of the national academy of sciences, 2019, 116(11): 4917-4922.
- [10] JARROUDI M E, KARJOUN H, JARROUDI M E. Mathematical modelling of non-local spore dispersion of wind-borne pathogens causing fungal diseases[J]. Applied mathematics and computation, 2020, 376: 125107.
- [11] MUKHERJEE R, GRUSZEWSKI H A, BILYEY L T, et al. Synergistic dispersal of plant pathogen spores by jumping-droplet condensation and wind[J]. Proceedings of the national academy of sciences, 2021, 118(34): e2106938118.
- [12] FARBER D H, MEDLOCK J, MUNDT C C. Local dispersal of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* from isolated source lesions[J]. Plant pathology, 2017, 66(1): 28-37.
- [13] 刘伟, 赵亚男, 韩翠仙, 等. 小麦白粉病菌分生孢子田间传播的初步研究[J]. 植物保护, 2020, 46(3): 47-51.

- LIU W, ZHAO Y N, HAN C X, et al. A preliminary study on the dispersal of aerial conidia of *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* in wheat fields[J]. Plant protection, 2020, 46(3): 47-51.
- [14] ARRAIANO L S, BALAAM N, FENWICK P M, et al. Contributions of disease resistance and escape to the control of *Septoria tritici* blotch of wheat[J]. Plant pathology, 2009, 58(5): 910-922.
- [15] ANDRADE D, PAN Z, DANNEVIK W, et al. Modeling soybean rust spore escape from infected canopies: model description and preliminary results[J]. Journal of applied meteorology and climatology, 2009, 48(4): 789-803.
- [16] FERRANDINO F J, AYLOR D E. Settling speed of clusters of spores[J]. Phytopathology, 1984, 74(8): 969-972.
- [17] MONTEITH J, UNSWORTH M. Principles of environmental physics: plants, animals, and the atmosphere[M]. Academic press, 2013: 1-395.
- [18] GEAGEA L, HUBER L, SACHE I. Removal of urediniospores of brown (*Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*) and yellow (*P. striiformis*) rusts of wheat from infected leaves submitted to a mechanical stress[J]. European journal of plant pathology, 1997, 103(9): 785-793.
- [19] AYLOR D E, FERRANDINO F J. Rebound of pollen and spores during deposition on cylinders by inertial impaction[J]. Atmospheric environment, 1985, 19(5): 803-806.
- [20] 裴国亮, 康振生. 条形柄锈菌小麦转化型夏孢子表面微观结构观测方法的建立[J]. 菌物学报, 2016, 35(10): 1268-1272.
- PEI G L, KANG Z S. A scanning detection method for the urediospore surface ultrastructure of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*[J]. Mycosystema, 2016, 35(10): 1268-1272.
- [21] 李振岐, 曾士迈. 中国小麦锈病[M]. 北京: 中国农业出版社, 2002: 1-379.
- LI Z Q, ZENG S M. Wheat rust in China[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2002: 1-379.
- [22] MUNDT C C, SACKETT K E. Spatial scaling relationships for spread of disease caused by a wind-dispersed plant pathogen[J]. Ecosphere, 2012, 3(3): 24.
- [23] 翁笃鸣. 小气候和农田小气候[M]. 北京: 农业出版社, 1981: 1-357.
- WENG D M. Microclimate and farmland microclimate[M]. Beijing: Agriculture Press, 1981: 1-357.
- [24] CHEN X M. Epidemiology and control of stripe rust [*Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*] on wheat[J]. Canadian journal of plant pathology, 2005, 27(3): 314-337.
- [25] 崔学明. 农业气象学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006: 1-197.
- CUI X M. Agricultural meteorology[M]. Beijing: Higher Education Press, 2006: 1-197.
- [26] 曾士迈, 杨演. 植物病害流行病学[M]. 北京: 农业出版社, 1986: 1-226.
- ZENG S M, YANG Y. Epidemiology of plant diseases[M]. Beijing: Agriculture Press, 1986: 1-226.
- [27] BEDIMO JAM, BIEYSSE D, NJIAYOUOM I, et al. Effect of cultural practices on the development of arabica coffee berry disease, caused by *Colletotrichum kahawae*[J]. European journal of plant pathology, 2007, 119(4): 391-400.
- [28] GAREDEW W, LEMESSA F, PINARD F. Landscape context and plot features influence the epidemics of coffee leaf rust (*Hemileia vastatrix*) in southwest Ethiopia[J]. Archives of phytopathology and plant protection, 2019, 52(1/2): 71-89.
- [29] 高学文, 陈孝仁. 农业植物病理学[M]. 5版. 北京: 中国农业出版社, 2016: 1-479.
- GAO X W, CHEN X R. Plant pathology in agricultural[M]. 5th ed. Beijing: China Agriculture Press, 2016: 1-479.
- [30] 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.
- [31] WANG J, ZHOU L, SHI H, et al. A single transcription factor promotes both yield and immunity in rice[J]. Science, 2018, 361(6406): 1026-1028.
- [32] 李振岐. 植物免疫学[M]. 北京: 农业出版社, 1995: 1-211.
- LI Z Q. Plant immunology[M]. Beijing: Agriculture Press, 1995: 1-211.
- [33] 许志刚. 普通植物病理学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2009: 1-395.
- XU Z G. General plant pathology[M]. Beijing: Higher Education Press, 2009: 1-395.
- [34] ZAWOLEK M C, ZADOKS J C. Studies in focus development: an optimum for the dual dispersal of plant pathogens[J]. Phytopathology, 1992, 82: 1288-1297.