

大豆胞囊线虫4号生理小种不同抗性材料根系分泌物对其抗病性的影响

张海平, 王志, 吴书峰

(山西省农业科学院 农作物材料资源研究所/农业部黄土高原作物基因资源与种质创制重点实验室/杂粮种质资源发掘与遗传改良山西省重点实验室, 山西 太原 030031)

摘要:为研究大豆根系分泌物与大豆对胞囊线虫4号生理小种抗性的关系,以CBL黑豆(抗)和品75-14(感)为试材,收集其不同处理的根系分泌物,测定根系分泌物对胞囊线虫4号生理小种卵孵化的影响和对二龄幼虫的趋化性,并测定了根系分泌物中氨基酸成分及含量,分析了其与大豆对胞囊线虫4号生理小种抗性之间的相关性。结果表明:CBL黑豆根系分泌物能抑制线虫卵的孵化,而品75-14根系分泌物能刺激卵的孵化。品75-14根系分泌物对二龄幼虫趋化性影响显著大于CBL黑豆。在供试材料大豆根系分泌物中共检测出17种氨基酸。无论接种与否,品75-14根系分泌物中氨基酸总量高于CBL黑豆,是CBL黑豆根系分泌物中氨基酸总量的2倍多。与不接种对照相比,接种后CBL黑豆和品75-14根系分泌物氨基酸总量都表现为增加,且品75-14增幅大于CBL黑豆,品75-14根系分泌物中氨基酸总量增加了 $297.29 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$,而CBL黑豆增加了 $191.15 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$ 。根据氨基酸增幅及变化规律,将氨基酸分为3类:第一类为苯丙氨酸,与大豆对胞囊线虫4号小种的抗性呈正相关;第二类包含3种氨基酸,分别为苏氨酸、丝氨酸和蛋氨酸,与抗性不相关;第三类包含其余13种氨基酸,与抗性呈负相关。

关键词:大豆;大豆胞囊线虫;4号生理小种;根系分泌物;氨基酸

中图分类号:S565.1 **文献标识码:**A **DOI:**10.11861/j.issn.1000-9841.2016.02.0285

Correlation Analysis of Root Exudates in Resistant and Susceptible Soybean and Resistance to SCN4

ZHANG Hai-ping, WANG Zhi, WU Shu-feng

(Institute of Crop Germplasm Resources / Key Laboratory of Crop Gene Resources and Germplasm Enhancement on Loess Plateau, Ministry of Agriculture / Shanxi Key Laboratory of Genetic Resources and Genetic Improvement, Shanxi Academy of Agricultural Sciences, Taiyuan 030031, China)

Abstract: In order to reveal the relationship between soybean root exudates and the resistance to the race 4 of Soybean Cyst Nematode (SCN4), root exudates were collected from resistant cultivar (CBLheidou) and susceptible cultivar (Pin 75-14). The influence of root exudates on egg incubation of SCN4 and content of free amino acids in exudates were determined. The results indicated that root exudates had an important effect on the egg hatch of SCN4. Root exudates of Pin 75-14 stimulated egg incubation of SCN4. While root exudates of CBLheidou inhibited egg incubation of SCN4. Affinity of Pin 75-14-root-exudates on J2 of SCN4 was higher than that of CBLheidou. Seventeen amino acids were detected in root exudates. The total amino acids content in exudates of Pin 75-14 was always higher than that in exudates of CBLheidou whether they were inoculated. After inoculated, the total amino acid content of exudates in CBLheidou and Pin 75-14 were both increased. The total amino acid increase of exudates in Pin 75-14 and CBLheidou were 297.29 and $191.15 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$, respectively. According to amino acid increment and change regularity, amino acids were divided into three groups. The first group included phenylalanine, which was positive to soybean resistance to SCN4; the second group included threonine, serine and methionine, which were not related with soybean resistance to SCN4; the third group included others thirteen amino acids, which were negative relationship with soybean resistance to SCN4.

Keywords: Soybean; Soybean Cyst Nematode; Race 4; Root exudates; Amino acid

大豆胞囊线虫病(soybean cyst nematode, SCN)是大豆生产上的毁灭性病害之一^[1],大豆胞囊线虫有16个生理小种,其中4号生理小种致病力最强,主要分布在我国黄淮海大豆主产区^[2]。大豆胞囊线虫病一般可造成产量降低5%~10%,严重发生

地块减产可达30%以上,甚至颗粒无收^[3]。选育抗病品种是防治该病的经济有效途径,目前生产上抗大豆胞囊线虫4号生理小种的推广品种很少,研究大豆对胞囊线虫4号生理小种的抗病机制,将为抗病育种和防治工作提供理论依据。

收稿日期:2015-06-17

基金项目:山西省农业科学院育种基础项目(yzjc1304);山西省科技厅自然科学基金(2015011073);农业部作物种质资源保护子项目(2015NWW030-14-21);山西省农业科学院博士后项目(BHS-2015JJ-001)。

第一作者简介:张海平(1978-),女,博士,副研究员,主要从事大豆种质资源研究。E-mail:nkyzhp@126.com。

根系分泌物是指植物根系在生命活动过程中释放到周围环境中的各种物质^[4]。根系分泌物主要成分为机酸、糖类、酚类和各种氨基酸^[5]。前人大量的研究表明,根系分泌物与植物的抗病性相关^[5-6]。

关于大豆根系分泌物对胞囊线虫卵孵化的影响,前人已有研究。Sikoea 和 Noel^[8]的研究表明,对3号和4号小种的感病品种 A2575、A3127 和 Williams 82 根系分泌物刺激卵孵化,而抗病品种 Fayette 根系分泌物抑制卵的孵化。Caballero 等^[9]对3号小种、刘晔等^[10]对1号和3号小种的研究结果与此相似。但 Schmitt 和 Riggs^[11]的结果与此相反,抗病品种 Bedford 和 Forrest 根系分泌物对3号小种卵的孵化率高于感病对照 Lee 和 Essex。关于抗、感4号小种材料根系分泌物对卵孵化的影响,前人研究较少。颜清上等^[12]对4号小种的研究表明,抗病材料根系分泌物对卵的孵化效果始终显著低于感病对照鲁豆1号。

大豆根系分泌物中氨基酸成分与大豆对胞囊线虫抗性相关性研究较少。王雪等^[13]结果表明,接种3号小种后,谷氨酸、甘氨酸、丙氨酸、亮氨酸、赖氨酸和苯丙氨酸等在感病品种辽豆10号和合丰25根系分泌物中的含量远远大于在抗病品种灰皮支黑豆、哈尔滨小黑豆和小粒黑豆根系分泌物中的含量,与抗病性呈一定负相关,而酪氨酸和半胱氨酸在感病品种根系分泌物中检测不到,而在抗病品种中有表达,与抗病性呈一定正相关。颜清上等^[14]测定了对大豆胞囊线虫4号生理抗、感品种根系内氨基酸含量,研究结果表明,接种后,抗、感大豆品种根部的游离氨基酸总量都增加,但感病品种的增幅超过抗病品种。接种后,精氨酸、谷氨酸、亮氨酸含量在感病品种中的增幅远远超过抗病品种。苯丙氨酸含量在感病品种中增加,而在抗病品种中降低。而脯氨酸和甘氨酸的变化与苯丙氨酸的变化相反。上述研究结果中氨基酸的变化规律不尽相同,尚需验证。

为研究大豆根系分泌物与大豆胞囊线虫4号生理小种之间的相关性,本研究以 CBL 黑豆(高抗)和品75-14(高感)为试材,收集其接种与不接种对照的植株根系分泌物,研究其对胞囊线虫4号生理小种卵孵化的影响,并对二龄幼虫的趋化性和根系分泌物中氨基酸成分与含量进行测定分析,以明确大豆根系分泌物与大豆对胞囊线虫4号生理小种抗性的关系,为大豆抗胞囊线虫机制的进一步研究奠定基础。

1 材料与方法

1.1 材料

CBL 黑豆,经多年多点鉴定,高抗大豆胞囊线虫4号生理小种;品75-14,经多年多点鉴定,属高感材料。上述抗、感材料均系本所保存。

大豆胞囊线虫病土采集于山西省农业科学院农作物品种资源研究所大豆胞囊线虫病圃,经大豆胞囊线虫小种鉴定,该小种是大豆胞囊线虫4号生理小种。

1.2 方法

1.2.1 大豆根系分泌物的收集 首先,将感病材料播种于病土中,在第一代胞囊显囊盛期,用水轻轻将根部土壤洗去,用20+35+60目组筛收集胞囊,在研钵中轻轻挤破胞囊,配制成2000个·mL⁻¹的卵悬浮液,用于接种^[15]。

将抗、感材料催芽后播种于放有高温灭菌无虫土的盆钵中,抗、感材料均设接种(T)与不接种(CK)2个处理,每处理播种10钵,每钵留苗1株。3次重复。接种处理的材料在出苗后第5天用上述卵悬浮液5mL接种。

根系分泌物收集方法参考 Tefft 等^[16]的方法。在接种后第10天取样,每个处理随机取3株,洗净根系后,用滤纸吸干水分,放于50mL离心管中,加入灭菌蒸馏水至淹没大豆根系,24℃黑暗条件下浸泡24h。将根系取出,测量浸液体积,称根系鲜重。根系分泌物的浓度用RGH(root-gram-hours per milliliter)表示,1RGH表示1g根系在1mL蒸馏水中分泌1h的量。每个样品浓度均调到0.5RGH,用0.22μm 无菌微孔滤膜灭菌后于-20℃冷冻保存,备用。

1.2.2 大豆根系分泌物对卵孵化的影响 测定方法参照王雪等^[13]的方法。选择大小均一的黄色胞囊,用0.05% NaClO 溶液消毒2min,再用灭菌蒸馏水反复冲洗。在研钵中轻轻研磨,用灭菌蒸馏水制成2000个·mL⁻¹卵悬浮液,在直径为2.5cm培养皿中加入1mL卵悬浮液和4mL0.5RGH的根系分泌物,以灭菌蒸馏水为对照。25℃黑暗培养,记录第10天孵化出的二龄幼虫总数,3次重复。

1.2.3 大豆根系分泌物对二龄幼虫的趋化性 测定方法参照孙漫红等^[17]的方法。用直径为6cm的无菌培养皿制备1%WA的固体培养基,一侧放置浸有浓度为1RGH的抗、感根系分泌物的滤纸片(2cm×0.5cm),另一侧滴加100条新孵化的二龄幼虫,24h后检测二龄幼虫在培养皿中距处理不同区间范围内的分布。滤纸片的边缘记为0点。3次

重复。

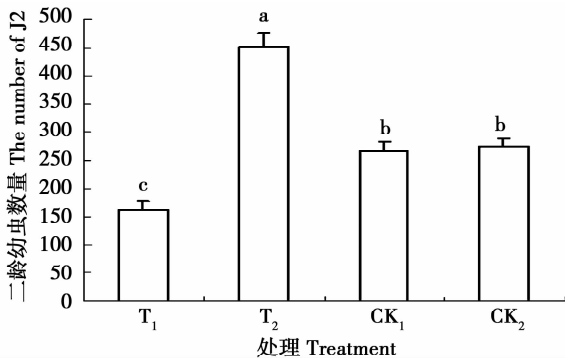
1.2.4 根系分泌物中氨基酸含量测定 将收集到的根系分泌物置于旋转蒸发仪(IKA RV10 basic V/V-C)中,50℃下减压浓缩到 10 mL,用 0.22 μm 无菌滤膜过滤,-80℃保存,备用。

取已经制备好的根系分泌物浓缩液 5 mL,用氨基酸自动分析仪(日立 835-50 型)进行氨基酸含量测定。

2 结果与分析

2.1 抗、感大豆材料根系分泌物对 SCN4 卵孵化的影响

如图 1 所示,抗、感材料未接种对照根系分泌物中二龄幼虫数量相近,差异不显著。接种处理抗、感材料根系分泌物中二龄幼虫数量相差较多,且差异显著。接种处理品 75-14 根系分泌物中第 10 天时有 451 条二龄幼虫孵出,是未接种对照中二龄幼虫数量的近 2 倍。抗病材料 CBL 黑豆根系分泌物中第 10 天时二龄幼虫数量仅 163 条,显著少于未接种对照中二龄幼虫数量。因此,推测在胞囊线虫的侵染下,感病材料根系能分泌某种物质刺激大豆胞囊线虫卵孵化为二龄幼虫,而抗病材料 CBL 黑豆在受到胞囊线虫侵染后,根系能分泌某种物质抑制大豆胞囊线虫卵的孵化。



不同字母代表差异显著($P < 0.05$)。T₁:CBL 黑豆接种处理;T₂:品 75-14 接种处理;CK₁:CBL 黑豆未接种处理;CK₂:品 75-15 未接种处理。下同。

Different letters indicate significant difference at 0.05 level. T₁:CBL black soybean treatment; T₂:Pin 75-14 treatment; CK₁:CBL black soybean uninoculation treatment; CK₂: Pin 75-14 uninoculation treatment. The same below.

图 1 大豆抗、感材料根系分泌物对 SCN4 卵孵化的影响
Fig. 1 Influence of resistant and susceptible soybean-root-exudates on the incubation of SCN4

2.2 抗、感大豆材料根系分泌物对 SCN4 二龄幼虫的趋化性

接种后抗、感大豆材料根系分泌物对 SCN4 二龄幼虫的趋化性影响不同,差异显著。二龄幼虫在

平板上的分布如图 2 所示,虽然大多数二龄幼虫仍然集中在距离吸附有根系分泌物滤纸 2~3 cm 的加样点附近,但在靠近中心 0~1 cm、1~2 cm 内二龄幼虫的分布量呈显著性差异。在接种处理品 75-14 根系分泌物的作用下,0~1 cm 区域内二龄幼虫分布数量占总数的 21%,在 1~2 cm 区域内二龄幼虫分布数量占 40.67%。而在接种处理抗病材料 CBL 黑豆根系分泌物的作用下,二龄幼虫的分布比例与上述不同,在 0~2 cm 区域内,二龄幼虫数量较少。仅有 5%左右的二龄幼虫分布在 0~1 cm 区域,有 20%左右的二龄幼虫分布在 1~2 cm 区域。在未接种抗、感材料根系分泌物作用下,二龄幼虫的分布规律与接种后 CBL 黑豆根系分泌物作用下二龄幼虫分布相似。由此表明,在外界胞囊线虫的诱导下,感病材料根系分泌物比抗病材料根系分泌物更能吸引二龄幼虫。

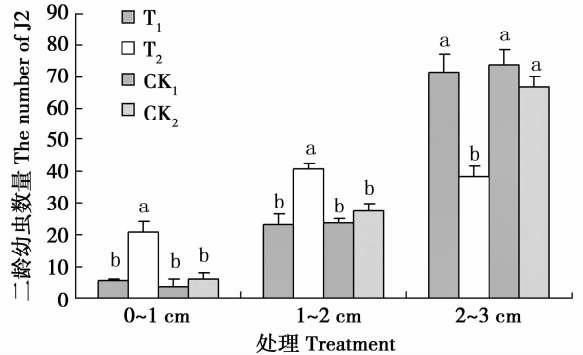


图 2 大豆抗、感材料根系分泌物对 SCN4 二龄幼虫的趋化性

Fig. 2 Affinity of resistant and susceptible soybean-root-exudates on J2 of SCN4

2.3 抗、感大豆材料根系分泌物中氨基酸含量的测定

测定结果表明(表 1),在供试材料根系分泌物中共有 17 种氨基酸被检出。接种前后,感病材料根系分泌物中氨基酸总量都高于抗病材料,接种前后,感病材料品 75-14 根系分泌物中氨基酸总量分别是抗病材料 CBL 黑豆的 3 和 2 倍多。与不接种对照相比,接种后抗、感大豆材料根系分泌物氨基酸总量都表现为增加。接种后感病材料氨基酸总量增加了 297.29 μg·g⁻¹FW,是抗病材料增加量的 1.5 倍。在 17 种氨基酸中,有 13 种氨基酸表现为接种后感病材料氨基酸含量增幅大于抗病材料,有 3 种氨基酸,分别是苏氨酸、丝氨酸、蛋氨酸,接种后抗、感材料的增幅大致相同;而苯丙氨酸的增幅表现与其它氨基酸都不同,其在抗病材料 CBL 黑豆根系中的增幅远远大于感病材料品 75-14 的增幅,因此,推测苯丙氨酸与大豆对胞囊线虫 4 号生理小种

的抗性呈正相关,丝氨酸、苏氨酸、蛋氨酸与大豆对胞囊线虫4号生理小种的抗性不相关,而其余氨基

酸则与大豆对胞囊线虫4号生理小种的抗性在不同程度上呈负相关。

表1 抗、感大豆材料根系分泌物中氨基酸含量

Table 1 Amino acid content in root exudate of resistant and susceptible varieties ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$)

类别 Group	氨基酸种类 Amino acid	CBL 黑豆 CBLheidou			品 75-14 Pin 75-14		
		接种	未接种	增幅	接种	未接种	增幅
		Inoculation	Uninoculation	Increase	Inoculation	Uninoculation	Increase
第一类 Group I	苯丙氨酸 PHE	50.22	14.69	35.53	82.35	76.24	6.11
第二类 Group II	苏氨酸 THR	2.46	0.83	1.63	3.96	2.46	1.50
	蛋氨酸 MET	1.97	0.28	1.69	1.58	0.31	1.27
	丝氨酸 SER	5.91	1.66	4.25	7.92	3.69	4.23
第三类 Group III	酪氨酸 TYR	0	1.66	-1.66	7.13	2.46	4.67
	组氨酸 HIS	3.94	0.83	3.11	9.50	2.15	7.35
	胱氨酸 CYS	6.89	3.33	3.56	14.25	4.30	9.95
	精氨酸 ARG	7.88	3.60	4.28	17.42	8.61	8.81
	丙氨酸 ALA	11.32	6.10	5.22	38.80	15.99	22.81
	脯氨酸 PRO	15.75	9.15	6.60	37.22	10.76	26.46
	异亮氨酸 ILE	11.82	4.16	7.66	29.30	13.22	16.08
	天冬氨酸 ASP	14.28	6.38	7.90	33.26	14.14	19.12
	甘氨酸 GLY	16.25	6.10	10.15	34.05	15.06	18.99
	亮氨酸 LEU	16.25	6.10	10.15	47.51	19.98	27.53
	缬氨酸 VAL	14.28	3.60	10.68	35.63	14.76	20.87
	谷氨酸 GLN	24.12	9.70	14.42	52.26	26.13	26.13
	赖氨酸 LYS	111.75	45.75	66.00	247.85	172.46	75.39
	氨基酸总和	315.08	123.93	191.15	700.00	402.71	297.29

3 结论与讨论

3.1 抗、感病材料根系分泌物对胞囊线虫卵孵化的影响

关于抗、感材料根系分泌物对大豆胞囊线虫卵孵化为二龄幼虫的影响,前人对此的研究结果归结起来有3种不同的看法:(1)感病材料根系分泌物对卵孵化有刺激作用,抗病材料根系分泌物对卵孵化有抑制作用^[8-10];(2)感病材料根系分泌物能刺激卵孵化,而抗病材料根系分泌物对卵孵化的影响不大^[13];(3)与上述两种结论完全相反,抗病材料根系分泌物比感病材料的根系分泌物能诱导更多的卵孵化^[12]。本研究结果表明,接种大豆胞囊线虫4号生理小种后,感病材料品75-14根系分泌物中二龄幼虫数量显著多于未接种对照,而接种后抗病材料CBL黑豆根系分泌物中二龄幼虫数量显著少于未接种对照。因此,推测接种后感病材料根系分泌物有刺激胞囊线虫4号小种卵孵化的作用,而接种后抗病材料根系分泌物则有抑制卵孵化的作用。该结果与前人第一种结论基本一致。

3.2 接种后抗、感材料氨基酸总量的变化

前人研究表明,接种后抗、感材料根系分泌物

中氨基酸含量有明显差异,一般为感病材料根系分泌物中氨基酸总含量高于抗病材料。对接种大豆胞囊线虫3号生理小种后抗、感病品种根系分泌物中氨基酸层析图谱荧光点变化分析表明,接种后,大豆植株根系分泌物中氨基酸种类和数量都增加。感病材料根系分泌物中氨基酸总量平均值是抗病材料中平均表达量的3倍多^[13]。颜清上等^[14]对4号小种的研究结果表明,接种前后,感病材料根系分泌物中氨基酸总量高于抗病材料。本研究结果表明,无论抗、感材料,接种后根系分泌物中氨基酸总量都增加。无论接种与否,感病材料根系分泌物中氨基酸总量是抗病材料的2~3倍,与前人结论一致。在对棉花、黄瓜等其它作物的研究也表明,感病材料较抗病材料根系分泌物中有更多氨基酸。大豆胞囊线虫寄生于大豆根系内,它的生长发育完全依赖于大豆植株,尤其是取食点的营养状况。感病材料根系中较为丰富的氨基酸可以为病原物发育提供丰富的营养物质,有利于病原物的入侵和生长发育;而抗病材料分泌物中有较少的氨基酸,可在一定程度上抑制病原物的生长和发育,病原物发育受阻,植株表现为抗病^[19-20]。

3.3 根系分泌物中氨基酸种类和含量与抗病性关系

前人大量研究表明,植物根系分泌物中氨基酸种类、数量与植株的抗病性相关。对棉花根系分泌物与棉花抗黄萎病关系研究表明,丙氨酸与植株对黄萎病菌的感病呈一定的正相关^[21]。王雪等^[13]的研究结果表明,谷氨酸、甘氨酸、丙氨酸、亮氨酸、赖氨酸和苯丙氨酸在感病品种根系分泌物中的表达量远远高于抗病品种,与大豆对胞囊线虫 3 号小种的抗性呈一定负相关,而半胱氨酸和酪氨酸的表达量与抗病性呈一定正相关。颜清上等^[14]对 4 号小种抗、感材料的研究结果表明,接种后,精氨酸、谷氨酸和亮氨酸含量在感病品种根系分泌物中的增幅大于抗病品种;而脯氨酸和甘氨酸的表达量则在感病品种根系分泌物中减少,在抗病品种中增加;苯丙氨酸的变化与脯氨酸相反。本研究结果与上述研究结果有相似之处,也有不同之处。接种大豆胞囊线虫 4 号小种后,苏氨酸、丝氨酸、蛋氨酸在抗、感材料根系分泌物中增幅接近,推测与植株的抗病性不相关。而苯丙氨酸的变化与王雪、颜清上等的结论相反,接种后在抗病材料根系分泌物中含量增加 $35.53 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$,是接种前的 2.42 倍,而在感病材料根系分泌物中含量几乎没有增加。苯丙氨酸可能与大豆对胞囊线虫 4 号小种的抗性呈正相关。苯丙氨酸代谢途径是植物最重要的次生代谢途径之一。该途径产生的类黄酮、木质素等次生物质对于阻止线虫的侵入和阻止营养物质向胞体的运输起着重要的作用^[22]。接种后抗病材料根系中苯丙氨酸含量和苯丙氨酸解氨酶含量都显著增高^[23]。因此,推测苯丙氨酸代谢活性提高在 CBL 黑豆抗大豆胞囊线虫 4 号小种机制中起重要的作用。

不同研究者对每种氨基酸含量及其变化规律研究结果不尽相同,可能是由于所用的试验材料不同所导致,不同的抗性材料其抗性机理可能不同。但有一点是共同的,即无论接种与否,感病材料根系分泌物中氨基酸总量总是高于抗病材料。因此,认为抗病材料在受到大豆胞囊线虫侵染后,能够通过调控自身的营养代谢,造成植株根系氨基酸缺失、不足或不平衡,使其不能为线虫发育提供充足平衡的营养,从而线虫发育受阻,达到抗性的结果^[14]。

参考文献

[1] 王敬强,程大新,宛煜嵩,等. 应县小黑豆对大豆胞囊线虫 4 号生理小种抗性的遗传分析[J]. 中国农学通报,2001,17(6): 12-15. (Wang J Q, Cheng D X, Wan Y S, et al. Genetic analyzing of resistance to race 4 of soybean cyst nematode in soybean ZDD2226 [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2001, 17(6): 12-15.)

[2] 卢为国,盖钧镒,李卫东. 黄淮地区大豆胞囊线虫生理小种的抽样调查与研究[J]. 中国农业科学,2006,39(2):306-312. (Lu W G, Gai J Y, Li W D. Sampling survey and identification of races of soybean cyst nematode (*Heterodera glycines* Ichinohe) in Huang-Huai Valleys [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2006, 39(2):306-312.)

[3] 孙漫红,刘杏忠,缪作清. 大豆胞囊线虫病生物防治研究进展[J]. 中国生物防治,2000,16(3):136-141. (Sun M H, Liu X Z, Miu Z Q. Biological control of soybean cyst nematode [J]. Chinese Journal of Biological Control, 2000, 16(3): 136-141.)

[4] 韩雪,吴凤芝,潘凯. 根系分泌物与土传病害关系之研究综述[J]. 植物保护科学,2006,22(2):316-318. (Han X, Wu F Z, Pan K. Review on the relation between the root exudates and soil-spread disease [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2006, 22(2): 316-318.)

[5] 袁虹霞,李洪连,王焯,等. 棉花不同抗性材料根系分泌物分析及其对黄萎病菌的影响[J]. 植物病理学报,2002,32(2): 127-131. (Yuan H X, Li H L, Wang Y, et al. The root exudate of cotton cultivars with the different resistance and the effect on *Verticillium dahliae* [J]. Acta Phytopathologica Sinica, 2002, 32(2): 127-131.)

[6] 陈捷胤,戴小枫. 棉花对黄萎病的抗病机制研究进展[J]. 分子植物育种,2005,3(3):427-435. (Chen J Y, Dai X F. Research advance on the resistant mechanism of cotton against *Verticillium* wilt [J]. Molecular Plant Breeding, 2005, 3(3): 427-435.)

[7] 张俊英,王敬国,许永利. 大豆根系分泌物中氨基酸对根腐病菌生长的影响[J]. 植物营养与肥料学报,2008,14(2):308-315. (Zhang J Y, Wang J G, Xu Y L. Effect of amino acid from soybean root exudates on hyphal growth of pathogenic fungi of soybean root rot [J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2008, 14(2): 308-315.)

[8] Sikora E J, Noel G R. Hatch and emergence of *Heterodera glycines* in root leachate from resistant and susceptible soybean cultivars [J]. Journal of Nematology, 1996, 28(4): 501-509.

[9] Caballero L G, Osmanski E A, Tefft P M. Factors influencing plant-induced egg hatching in *Heterodera glycines* [J]. Journal of Nematology, 1986, 18: 636.

[10] 刘晔,刘维志. 大豆胞囊线虫在不同大豆材料根内的发育[J]. 辽宁农业科学,1988(4):16-18. (Liu Y, Liu W Z. Development of soybean cyst nematode within roots soybean varieties [J]. Liaoning Agricultural Sciences, 1988(4): 16-18.)

[11] Schmitt D P, Riggs R D. Influence of selected plant species on hatching of eggs and development of juveniles of *Heterodera glycines* [J]. Journal of Nematology, 1991, 23(1): 1-6.

[12] 颜清上,陈品三,王连铮. 大豆根渗出物对大豆胞囊线虫 4 号生理小种卵孵化的影响[J]. 植物病理学报,1997,27(3): 269-274. (Yan Q S, Chen P S, Wang L Z. The effect of soybean root diffusates on the hatching of *Heterodera glycines* race 4 [J]. Acta Phytopathologica Sinica, 1997, 27(3): 269-274.)

[13] 王雪,段玉玺,陈立杰,等. 大豆根系分泌物氨基酸组份与抗大豆胞囊线虫的相关性研究[J]. 沈阳农业大学学报,2008,39(6):677-681. (Wang X, Duan Y X, Chen L J, et al. Correlation analysis of amino acids components in soybean cultivars root exudates and resistance to soybean cyst nematode [J]. Journal of Shenyang Agricultural University, 2008, 39(6): 677-681.)

[14] 颜清上,王连铮,陈品三. 中国小黑豆抗源对大豆胞囊线虫 4

- 号生理小种抗病的生化反应[J]. 作物学报, 1997, 23(5): 529-537. (Yan Q S, Wang L Z, Chen P S. Biochemical responses of resistance to race 4 of *Heterodera glycines* in Chinese black soybean [J]. Acta Agronomica Sinica, 1997, 23(5): 529-537.)
- [15] 卢为国, 李金英, 文自翔. 一种大豆胞囊线虫抗性鉴定方法: 中国, CN 102246662 B[P]. 2011-11-23. (Lu W G, Li J Y, Wen Z X. A method of soybean cyst nematode resistance identification; China, CN 102246662 B[P]. 2011-11-23.)
- [16] Tefft P, Mbone L W. Plant induced hatching of eggs of soybean cyst nematode *Heterodera glycines* [J]. Journal Nematology, 1985, 17(3): 275-279.
- [17] 孙漫红, 刘杏忠. 淡紫拟青霉发酵滤液对大豆胞囊线虫趋化性的影响[J]. 植物病理学报, 2004, 34(4): 376-379. (Sun M H, Liu X Z. Effects of *Paecilomyces lilacinus* M214 fermentation filtrate on the affinity between soybean cyst nematode and soybean root [J]. Acta Phytopathologica Sinica, 2004, 34(4): 376-379.)
- [18] 吴海燕, 段玉玺, 李秀侠, 等. SCN 侵染对不同大豆材料根系氨基酸/低份子肽类分泌物的影响[J]. 植物病理学报, 2007, 37(6): 616-622. (Wu H Y, Duan Y X, Li X X, et al. Amino acids / low molecular weight peptides in root exudation of different soybean cultivars resistance to *Heterodera glycines* [J]. Acta Phytopathologica Sinica, 2007, 37(6): 616-622.)
- [19] 蒋玉蓉, 房卫平, 祝水金, 等. 陆地棉植株组织结构和生化代谢与黄萎病抗性的关系[J]. 作物学报, 2005, 31(3): 337-341. (Jiang Y R, Fang W P, Zhu S J, et al. Relationship of *verticillium wilt* resistance with plant anatomical structure and biochemical metabolism in upland cotton [J]. Acta Agronomica Sinica, 2005, 31(3): 337-341.)
- [20] 潘凯, 吴凤芝. 枯萎病不同抗性黄爪根系分泌物氨基酸组分与抗病的相关性[J]. 生态学报, 2007, 27(5): 1945-1950. (Pan K, Wu F Z. Correlation analysis of amino acids component *Fusarium wilt* resistance [J]. Acta Ecological Sinica, 2007, 27(5): 1945-1950.)
- [21] 吴玉香, 沈晓佳, 房卫平, 等. 陆地棉根系分泌物对黄萎病菌生长发育的影响[J]. 棉花学报, 2007, 19(4): 286-290. (Wu Y X, Shen X J, Fang W P. The effects of cotton root exudates on growth and development of *Verticillium dahliae* [J]. Cotton Science, 2007, 19(4): 286-290.)
- [22] 马俊彦, 杨汝德, 敖利刚. 植物苯丙氨酸解氨酶的生物学研究进展[J]. 现代食品科技, 2007, 23(7): 71-74. (Ma J Y, Yang R D, Ao L G. Progress in biological research of phenylalanine ammonia-lyase [J]. Modern Food Science and Technology, 2007, 23(7): 71-74.)
- [23] 张海平, 王志, 李原萍. 兴县灰皮支黑豆抗大豆胞囊线虫 4 号生理小种的生化机制研究[J]. 大豆科学, 2012, 31(5): 796-800. (Zhang H P, Wang Z, Li Y P. Biochemical mechanism of Xingxianhuipizhi resistant to race 4 of soybean cyst [J]. Soybean Science, 2012, 31(5): 796-800.)

产业深度调整 大豆或迎来转机

从大食物安全观来看,大豆进口量持续增加,已对我国食用蛋白安全形成一定挑战。我国大豆生产成本高、行业产业链短、产品附加值低是造成全行业萎缩的主要原因。要扶持低成本的规模化经营,提高加工环节的增加值,增强我国大豆生产、加工和销售环节的主导权。

2016 年是联合国粮农组织确定的国际豆类年。然而,中国海关最新的统计数据显示,2015 年我国进口大豆 8169 万 t,比上一年增加 1029 万 t。蜂拥而来的进口大豆挤占了上市不久的东北大豆的销路。有人惊呼,进口大豆让国产大豆“找不着北”了。

首先来看大豆大量进口对我国粮食安全的影响。业内对粮食进口争议的焦点在大豆。按我国统计口径,大豆纳入粮食的豆类,进口粮食的 70% 以上是大豆。按此算,我国粮食进口量就显得多了。但大豆是植物油原料和蛋白饲料的来源,按照国际惯例,都是统计在油料作物中。把大豆纳入粮食统计,往往明显夸大了我国粮食安全问题的严重性,甚至形成不必要的恐慌。事实上,我国谷物年进口只有约 2000 万 t,进口配额并没有用完。

不过,从大食物安全观来看,大豆进口量持续增加,已对我国食用蛋白安全形成一定挑战。随着人们对植物油摄入的增加和养殖行业对饲料需求的提高,我国大豆需求量迅速攀升。然而,由于比较效益下降,大豆种植规模不断下滑。2014 年进口大豆 7140 万 t,同期国内大豆产量只有 1200 多万 t。我国大豆对外依存度超过 80%,购买了世界 60% 的大豆贸易量。

再看低价进口大豆对国内大豆产业的影响。目前,价格高、出油率低的国产大豆几乎不再被加工企业问津。由于收购国产大豆只能亏本,豆油压榨企业大多仅经营加工进口大豆。四大跨国粮商在国内大豆市场一路攻城略地,实际已控制了我国绝大多数的进口大豆货源和加工能力。同时,我国没有大豆定价权,国内大豆价格要看芝加哥期货交易所的脸色,形成所谓“南美种大豆、美国定价、中国买大豆”的格局。

为何会出现以上情况? 先从大豆看大豆。我国大豆生产成本高、行业产业链短、产品附加值低是造成全行业萎缩的主要原因。同样的非转基因大豆,我国 55% 的大豆用于生产传统豆制品、30% 初榨、15% 进行蛋白加工。美国非转基因大豆的 90% 用于食品、医药和日化行业。各发达国家都将豆类广泛制成大豆肽、大豆异黄酮、大豆磷脂等蛋白类产品,其产品附加值高于一般的油脂加工。

再跳出大豆看大豆。我国大豆竞争力不高,很大程度上在大豆之外。大豆竞争力表面是产量,其实是质量和价格。质量不外乎出油率、蛋白含量,主要体现在生产、科研领域;而价格则复杂得多,包括了进口壁垒、补贴支持和农民意愿等。按照中国加入世贸组织时的承诺,取消了大豆的进口关税和配额限制。在价格支持力度上,大豆也不如水稻、小麦等谷物。由于玉米比大豆单产高、机械化程度高,过去东北大片种植大豆的土地都改种玉米。

长期来看,随着大豆目标价格制度的深化,国内大豆产业有望深度调整,国内大豆加工企业将迎来较好的发展机遇;随着休耕轮作制度试点推进,东北粮豆轮作步伐有望加快;国产非转基因大豆与进口转基因大豆有望形成“两种商品、两种市场”的格局,这都将有利于中国大豆产业的发展。