

我国稻瘟病菌毒力基因的组成及其地理分布

周江鸿 王久林 蒋琬如 雷财林 凌忠专*

(中国农业科学院作物育种栽培研究所, 北京 100081)

摘要 用我国育成的 6 个近等基因系和 IRRF 日本合作育成的 24 个单基因系, 对来自我国吉林、辽宁、河北、江苏、浙江、四川、湖南、福建、广东和云南 10 个省的 322 个稻瘟病单孢菌株的毒力基因组成及其地理分布进行了测定和分析。结果表明, 我国稻瘟病菌株含有与所有测试抗病基因相应的毒力基因, 其中 $Avr-k^h+$ 、 $Avr-z+$ 、 $Avr-z^5+$ 和 $Avr-9(t)+$ 的出现频率低于 20%, $Avr-a(1)+$ 、 $Avr-a(2)+$ 、 $Avr-i+$ 、 $Avr-7(t)+$ 、 $Avr-3+$ 、 $Avr-b+$ 、 $Avr-k^p+$ 、 $Avr-k^s(1)+$ 、 $Avr-k^s(2)+$ 、 $Avr-ta(1)+$ 、 $Avr-ta(2)+$ 、 $Avr-t+$ 、 $Avr-sh(1)+$ 、 $Avr-sh(2)+$ 、 $Avr-19(t)+$ 及 $Avr-k^m+$ 的出现频率高于 50%; 吉林省、浙江省、四川省、广东省和云南省尚未发现含有 $Avr-9(t)+$ 的菌株, 四川省、广东省和云南省尚未发现含有 $Avr-k^h+$ 的菌株, 福建省尚未发现含有 $Avr-z+$ 的菌株, 浙江省尚未发现含有 $Avr-z^1+$ 和 $Avr-z^5+$ 的菌株, 其余 25 个毒力基因在各稻区均有分布; 我国稻瘟病菌群体的毒力基因在南方籼稻区和北方粳稻区的出现频率, 与相应抗病基因的籼、粳稻来源没有相关性。

关键词 水稻; 稻瘟病菌; 毒力基因; 近等基因系; 单基因系

中图分类号: S511 文献标识码: A

Virulence Genes Diversity and Geographic Distribution of *Pyricularia grisea* in China

ZHOU Jiang-Hong WANG Jiu-Lin JIANG Wan-Ru LEI Cai-Lin LING Zhong-Zhuan*

(Institute of Crop Breeding and Cultivation, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

Abstract Three hundred and twenty-two rice blast isolates were collected from Jilin, Liaoning, Hebei, Jiangsu, Zhejiang, Sichuan, Hunan, Fujian, Guangdong and Yunnan provinces in China. The virulence genes diversity and geographic distribution were tested with 6 near-isogenic lines (NILs) of China and 24 monogenic lines of IRRF Japan. The results showed that all the virulence genes, which corresponding to the resistance genes in the NILs and monogenic lines, were detected in China. The occurrence frequency of $Avr-k^h+$, $Avr-z+$, $Avr-z^5+$ and $Avr-9(t)+$ were below 20% and that of $Avr-a(1)+$, $Avr-a(2)+$, $Avr-i+$, $Avr-7(t)+$, $Avr-3+$, $Avr-b+$, $Avr-k^p+$, $Avr-k^s(1)+$, $Avr-k^s(2)+$, $Avr-ta(1)+$, $Avr-ta(2)+$, $Avr-t+$, $Avr-sh(1)+$, $Avr-sh(2)+$, $Avr-19(t)+$ and $Avr-k^m+$ were all above 50%. $Avr-9(t)+$ had not been detected in Jilin, Zhejiang, Sichuan, Guangdong and Yunnan provinces. $Avr-k^h+$ had not been detected in Sichuan, Guangdong and Yunnan provinces. $Avr-z+$ had not been detected in Fujian province. $Avr-z^5+$ and $Avr-z^1+$ had not been detected in Zhejiang province. The other 25 virulence genes had been detected in all the 10 regions. The occurrence frequency of virulence genes in *indica* and *japonica* rice growing regions had no correlativity with the type of donor parents of the corresponding resistance genes.

Key words Rice; *Pyricularia grisea*; Virulence genes; Near-isogenic lines; Monogenic lines

稻瘟病是由稻梨孢菌 (*Pyricularia grisea*) 引起的世界性病害, 也是我国水稻三大病害之一, 是阻碍水稻高产、稳产的主要因素之一。防治稻瘟病最有效、最经济、最根本的方法是选育和利用抗病品种^[1]。

但引进和新育成的抗病品种通常种植几年后就丧失抗性, 这主要是由于大面积单一化使用某一抗病基因, 造成对稻瘟病菌群体的定向选择作用, 使病原菌群体的毒力基因组成发生变化, 最终导致新品种抗

*基金项目: 国家自然科学基金(30070399) 和国家“863”计划资助项目(2001AA2410111)。

作者简介: 周江鸿(1972-), 男, 山西朔州人, 作物遗传育种专业博士研究生, 从事水稻抗稻瘟病育种研究。

*通讯作者: 凌忠专. Tel: 010-68918594; Fax: 010-68975212; E-mail: Linzhzh@mail.caas.net.cn

Received(收稿日期): 2002-11-21, Accepted(接受日期): 2003-01-04.

性丧失。因此从病原菌-寄主群体互作的观点出发,通过抗病基因的合理布局,保持自然界稻瘟病菌群体的相对稳定,从而延长抗病品种的使用寿命,对于稻瘟病的防治有重要意义^[2]。根据 Flor 的基因对基因学说^[3],要做到抗病基因的合理布局,首先必须了解自然界稻瘟病菌群体的毒力基因组成及地理分布状况,但由于长期以来缺乏一套真正的单基因鉴别体系,使得这项研究处于滞后状态。近年来,一套以我国普感品种丽江新团黑谷(LTH)为遗传背景的近等基因系^[4]和单基因系^[5]已经育成,本研究利用这两套系统,对来自我国南方籼稻区的 160 个菌株和北方粳稻区的 162 个菌株的毒力基因组成及其地理分布进行了测定和分析,以期进一步为我国水稻抗稻瘟病基因的合理利用提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 供试水稻材料

中国农业科学院作物育种栽培研究所育成的 6 个水稻抗稻瘟病近等基因系:F80-1、F98-7、F124-1、F128-1、F129-1、F145-2。

IRRF 日本合作育成的 24 个水稻抗稻瘟病单基因系(由 IRRI 的 Y. Fukuta 博士提供):IRBL1、IRBL2、IRBL3、IRBL4、IRBL5、IRBL6、IRBL7、IRBL8、IRBL9、IRBL10、IRBL11、IRBL12、IRBL13、IRBL14、IRBL15、IRBL16、IRBL17、IRBL18、IRBL19、IRBL20、IRBL21、IRBL22、IRBL23、IRBL24。

1.2 供试菌株

来自我国南、北方主要稻区的 322 个菌株,其中吉林省菌株 28 个,辽宁省菌株 58 个,河北省菌株 76 个,江苏省菌株 39 个,浙江省菌株 17 个,广东省菌株 23 个,湖南省菌株 8 个,四川省菌株 24 个,福建省菌株 24 个,云南省菌株 25 个。

菌株的分离、培养及产孢参照裴华(1986)方法^[6],将单孢分离获得的斜面菌株接种在盛有高粱培养基的三角瓶中,25~28℃ 培养 20 d 左右,待高粱粒表面长满菌丝后,用无菌水洗掉菌丝,然后将高粱粒摊在无菌瓷盘上,盖上无菌纱布,25~28℃ 培养 2 d。当高粱粒表面形成大量孢子后,用含有 0.02% Tween 20 的自来水洗下孢子,双层纱布过滤,将孢子浓度调整到 5×10^5 /mL,配成孢子悬浮液。

1.3 菌株致病力的测定

供试的水稻近等基因系和单基因系分批播种于塑料育苗盘(60 cm × 30 cm × 4 cm),以丽江新团黑谷

(LTH)作为感病对照。多施氮肥,促使秧苗嫩绿,待秧苗长到三叶一心期时分别用供试菌株的孢子悬浮液喷雾接种,25~28℃ 保湿 24 h 后,移入温室中,7 d 后按以下标准^[7]调查病情。病斑型分为 6 级:0 = 无任何病斑;1 = 直径不超过 0.5 mm 的褐点病斑;2 = 直径 0.5~1 mm 的褐点病斑;3 = 直径 1~3 mm 的椭圆形病斑,周围褐色,中央灰白色;4 = 典型的纺锤形病斑,直径 3 mm 或更长,病斑稍有融合或无融合;5 = 同 4,但由于病斑融合,叶片上半部枯死。统计分析时,将 0~3 级归入抗病(R)类型,将 4、5 级归入感病(S)类型。

1.4 统计方法

毒力频率(VF) % = {对测试单基因系有毒力的菌株数/总菌株数} × 100

强毒力 = VF > 50%;中等毒力 = 20% < VF < 50%;弱毒力 = VF < 20%

2 结果与分析

2.1 我国稻瘟病菌株对不同来源抗病基因的毒力频率

就目前已测定菌株而言(见表 1),我国菌株对来自小粒野生稻(*O. minuta*)的抗病基因 $Pi-9(t)$ 的毒力最弱,毒力基因 $Av-9(t) +$ 的出现频率只有 1.86%;各稻区的菌株对哥伦比亚籼稻品种 5173 的抗病基因 $Pi-z^5$ 、美国籼稻品种 Zenith 的抗病基因 $Pi-z$ 以及印度籼稻品种 HR-22 的抗病基因 $Pi-k^h$ 均表现弱毒力,出现频率分别为 6.83%、7.45% 和 17.08%;对印度籼稻品种 TKM1 的抗病基因 $Pi-z^t$,西非粳稻品种 LAC23 和 Mrobrekan 的抗病基因 $Pi-1$ 、 $Pi-5(t)$ 和 $Pi-12(t)$,中国粳稻品种杜稻和荔支江的抗病基因 $Pi-k$ 和 $Pi-k(C)$ 、菲律宾籼稻品种 Tadukan 的抗病基因 $Pi-ta^2$ 和 $Pi-ta(C)$ 、印度尼西亚籼稻品种 Tijahaja 的抗病基因 $Pi-b(C)$ 及巴基斯坦籼稻品种 Pusur 的抗病基因 $Pi-k^p(C)$ 表现中等毒力。对日本粳稻品种爱知旭、藤坂 5 号、新 2 号及 BL1 的抗病基因 $Pi-a(1)$ 、 $Pi-19(t)$ 、 $Pi-i$ 、 $Pi-k^s(1)$ 、 $Pi-k^s(2)$ 、 $Pi-sh(1)$ 及 $Pi-sh(2)$,菲律宾籼稻品种 Tadukan 的抗病基因 $Pi-ta(1)$,越南籼稻品种特普的抗病基因 $Pi-ta(2)$,巴基斯坦籼稻品种 Pusur 的抗病基因 $Pi-k^p$,西非粳稻品种 Mrobrekan 的抗病基因 $Pi-7(t)$,印度籼稻品种 CO39 的抗病基因 $Pi-a(2)$,印度尼西亚籼稻品种 Tijahaja 的抗病基因 $Pi-b$ 和 $Pi-t$,以及中国粳稻品种稗秆稻和华北大米的抗病基因 $Pi-3$ 和 $Pi-k^m$ 均表现强毒力。

表 1 我国稻瘟病菌株对不同来源抗稻瘟基因的毒力频率

Table 1 Virulence frequency to blast resistance genes from different origins

单基因系统	基因 ¹⁾	供体	品种类型	来源	参考文献	毒力频率
Monogenic lines	Gene	Donor	Type	Origin	Reference	VF(%)
IRBL1	<i>Pi-a</i> (1)	爱知旭	粳 (<i>Japonica</i>)	日本	[5][8]	90.68
IRBL2	<i>Pi-a</i> (2)	CO39	籼 (<i>Indica</i>)	印度	[5]	90.37
IRBL3	<i>Pi-i</i>	藤坂 5 号	粳 (<i>Japonica</i>)	日本	[5][8]	62.11
IRBL4	<i>Pi-k^s</i> (1)	藤坂 5 号	粳 (<i>Japonica</i>)	日本	[5][8]	81.99
IRBL5	<i>Pi-k^s</i> (2)	新 2 号	粳 (<i>Japonica</i>)	日本	[5][8]	68.01
IRBL6	<i>Pi-k</i>	杜稻	粳 (<i>Japonica</i>)	中国	[5][8]	46.58
IRBL7	<i>Pi-k^p</i>	Pusur	籼 (<i>Indica</i>)	巴基斯坦	[5][9]	57.14
IRBL8	<i>Pi-k^h</i>	HR-22	籼 (<i>Indica</i>)	印度	[5][9]	17.08
IRBL9	<i>Pi-z</i>	Zenith	籼 (<i>Indica</i>)	美国	[5][8]	7.45
IRBL10	<i>Pi-z⁵</i>	5173	籼 (<i>Indica</i>)	哥伦比亚	[5][10]	6.83
IRBL11	<i>Pi-z^t</i>	TKM1	籼 (<i>Indica</i>)	印度	[5][8]	24.53
IRBL12	<i>Pi-ta</i> (1)	Tadukan	籼 (<i>Indica</i>)	菲律宾	[5][8]	61.18
IRBL13	<i>Pi-ta</i> (2)	特特普	籼 (<i>Indica</i>)	越南	[5][8]	63.35
IRBL14	<i>Pi-b</i>	Tijahaja	籼 (<i>Indica</i>)	印尼	[5][8]	50.31
IRBL15	<i>Pi-t</i>	Tijahaja	籼 (<i>Indica</i>)	印尼	[5][8]	95.03
IRBL16	<i>Pi-sh</i> (1)	新 2 号	粳 (<i>Japonica</i>)	日本	[5][8]	86.02
IRBL17	<i>Pi-sh</i> (2)	BL1	粳 (<i>Japonica</i>)	日本	[5][8]	81.06
IRBL18	<i>Pi-1</i>	LAC23	粳 (<i>Japonica</i>)	西非	[5][11]	22.36
IRBL19	<i>Pi-3</i>	稗秆稻	粳 (<i>Japonica</i>)	中国	[5][7]	55.59
IRBL20	<i>Pi-5</i> (<i>t</i>)	Mroberekan	粳 (<i>Japonica</i>)	西非	[5][12]	29.19
IRBL21	<i>Pi-7</i> (<i>t</i>)	Mroberekan	粳 (<i>Japonica</i>)	西非	[5][12]	54.66
IRBL22	<i>Pi-9</i> (<i>t</i>)	<i>O. minuta</i>	野生稻 (Wild)	菲律宾	[5][13][14]	1.86
IRBL23	<i>Pi-12</i> (<i>t</i>)	Mroberekan	粳 (<i>Japonica</i>)	西非	[5][12]	37.58
IRBL24	<i>Pi-19</i> (<i>t</i>)	爱知旭	粳 (<i>Japonica</i>)	日本	[5][15]	94.72
F80-1	<i>Pi-k</i> (<i>C</i>)	荔支江	粳 (<i>Japonica</i>)	中国	[4][8]	27.95
F98-7	<i>Pi-k^m</i>	华北大米	粳 (<i>Japonica</i>)	中国	[4][8]	90.06
F124-1	<i>Pi-ta</i> (<i>C</i>)	Tadukan	籼 (<i>Indica</i>)	菲律宾	[4][8]	37.27
F128-1	<i>Pi-ta²</i>	Tadukan	籼 (<i>Indica</i>)	菲律宾	[4][8]	35.71
F129-1	<i>Pi-k^p</i> (<i>C</i>)	Pusur	籼 (<i>Indica</i>)	巴基斯坦	[4][9]	40.99
F145-2	<i>Pi-b</i> (<i>C</i>)	Tijahaja	籼 (<i>Indica</i>)	印尼	[4][8]	38.20

¹⁾ 为了便于研究,我国近等基因系中的 *Pi-k*、*Pi-ta*、*Pi-k^p* 和 *Pi-b* 基因后加“C”,以区别于 IRRF-日本单基因系中名称相同的基因;IRRF-日本单基因系中来源不同,但具有相同名称的两个基因后面加“(1)”和“(2)”以示区别。

For convenient mention, “C” was attached to *Pi-k*, *Pi-ta*, *Pi-k^p* and *Pi-b* in NILs of China to distinguish from the genes with same nomenclature in monogenic lines of IRRF-Japan; (1) and (2) were attached to the genes that have same nomenclature, but derived from different donor parents, to distinguish from each other.

2.2 我国稻瘟病菌毒力基因在各主要稻区的分布

就目前已测定菌株而言(见表 2),除 *Av-9*(*t*) +、*Av-z^t* +、*Av-z⁵* +、*Av-z* + 及 *Av-k^h* + 外,其他毒力基因在我国各主要稻区均有分布。*Av-a*(1) +、*Av-a*(2) +、*Av-i* +、*Av-7*(*t*) +、*Av-3* +、*Av-b* +、*Av-k^s*(1) +、*Av-k^s*(2) +、*Av-ta*(1) +、*Av-ta*(2) +、*Av-t* +、*Av-sh*(1) +、*Av-sh*(2) +、*Av-19*(*t*) + 及 *Av-k^m* + 在全国各稻区的出现频率均高于 20%。云南、广东、四川、浙江和吉林稻区尚未发现对 *Pi-9*(*t*) 有毒力的菌株,湖南省菌株对 *Pi-9*(*t*) 的毒力最强,*Av-9*(*t*) + 在其他稻区的出现频率均低于 10%;浙江稻区尚未发现对 *Pi-z⁵* 和 *Pi-z^t* 有毒力的菌株,*Av-z⁵* + 在北方粳稻区及四

川、江苏、福建、广东稻区的出现频率均低于 20%,*Av-z^t* + 在云南、吉林、江苏稻区的出现频率均低于 20%;福建稻区尚未发现对 *Pi-z* 有毒力的菌株,*Av-z* + 在辽宁、河北、四川、江苏、浙江和云南稻区的出现频率均低于 20%;云南、广东和四川稻区尚未发现对 *Pi-k^h* 有毒力的菌株,*Av-k^h* + 在江苏、福建稻区的出现频率均低于 20%;*Av-1* + 在四川、云南、广东和福建稻区,*Av-5*(*t*) + 在福建、浙江和江苏稻区,*Av-k* + 在福建稻区,*Av-k*(*C*) + 在广东和湖南稻区,*Av-ta*(*C*) + 与 *Av-12*(*t*) + 在河北和云南稻区,*Av-b*(*C*) + 在四川和福建稻区,*Av-k^p* + 在湖南稻区,以及 *Av-k^p*(*C*) + 在河北稻区的出现频率均低于 20%。

表2 我国稻瘟病菌毒力基因在各稻区的分布
Table 2 Distribution of virulence genes in different rice growing regions in China

毒力基因 VG	毒力基因频率 Virulence gene frequency (%)									
	吉林 JL	辽宁 LN	河北 HB	江苏 JS	浙江 Z	四川 SC	湖南 HN	福建 F	广东 GD	云南 YN ¹⁾
<i>Avr-a</i> (1) +	96.43	96.55	97.37	41.03	82.35	91.67	100	95.83	95.65	92.00
<i>Avr-a</i> (2) +	100	96.55	98.68	46.15	88.24	91.67	100	95.83	100	92.00
<i>Avr-i</i> +	78.57	46.55	69.74	35.89	70.59	70.83	62.50	50.00	69.57	76.00
<i>Avr-k^s</i> (1) +	85.71	65.52	81.58	94.87	94.12	91.67	100	75.00	86.96	76.00
<i>Avr-k^s</i> (2) +	96.43	70.69	72.37	82.05	70.59	50.00	87.50	25.00	69.57	40.00
<i>Avr-k</i> +	50.00	46.55	65.79	33.33	41.18	25.00	25.00	16.67	21.74	44.00
<i>Avr-k^p</i> +	35.71	67.24	76.32	28.21	88.24	25.00	12.5	70.83	47.83	64.00
<i>Avr-k^h</i> +	39.29	29.31	59.21	17.95	23.53	0	25.00	4.17	0	0
<i>Avr-z</i> +	53.57	5.17	13.16	15.39	5.88	4.17	50.00	0	21.74	4.00
<i>Avr-z^s</i> +	3.57	5.17	2.63	2.56	0	4.17	37.5	4.17	13.04	28.00
<i>Avr-z^t</i> +	10.71	32.76	27.63	2.56	0	45.83	87.50	20.83	34.78	16.00
<i>Avr-ta</i> (1) +	78.57	63.79	63.16	82.05	64.71	25.00	87.50	37.50	65.22	40.00
<i>Avr-ta</i> (2) +	85.71	50.00	72.37	89.74	64.71	41.67	87.50	33.33	52.17	48.00
<i>Avr-b</i> +	57.14	43.10	28.95	51.28	76.47	37.50	100	87.50	86.96	32.00
<i>Avr-t</i> +	100	96.28	97.37	97.44	100	83.33	100	83.33	91.30	92.00
<i>Avr-sh</i> (1) +	96.43	89.66	88.16	94.87	82.35	91.67	87.50	75.00	65.22	72.00
<i>Avr-sh</i> (2) +	89.29	82.76	96.05	84.62	82.35	91.67	100	79.17	30.44	48.00
<i>Avr-1</i> +	39.29	48.28	56.58	25.64	23.53	12.50	25.00	4.17	8.70	12.00
<i>Avr-3</i> +	67.86	43.10	63.16	25.64	70.59	62.50	37.50	54.17	65.22	76.00
<i>Avr-5</i> (<i>t</i>) +	32.13	25.86	36.84	7.69	11.77	45.83	25.00	12.50	82.61	32.00
<i>Avr-7</i> (<i>t</i>) +	50.00	62.07	69.74	30.77	82.35	20.83	50.00	58.33	56.52	52.00
<i>Avr-9</i> (<i>t</i>) +	0	1.72	1.32	2.56	0	0	25.00	4.17	0	0
<i>Avr-12</i> (<i>t</i>) +	50.00	27.59	11.84	41.03	76.47	33.33	100	66.67	69.56	12.00
<i>Avr-19</i> (<i>t</i>) +	96.43	82.76	96.05	100	100	91.67	100	100	100	96.00
<i>Avr-k</i> (<i>C</i>) +	50.00	41.38	73.68	23.07	41.18	20.83	12.50	20.83	17.39	40.00
<i>Avr-k^m</i> +	100	75.86	90.79	94.87	100	95.83	87.50	87.50	91.30	92.00
<i>Avr-ta</i> (<i>C</i>) +	46.43	22.41	7.89	33.33	82.35	37.50	100	79.17	91.30	16.00
<i>Avr-ta²</i> +	53.57	18.97	26.32	66.67	76.47	8.33	75.00	20.83	43.48	28.00
<i>Avr-k^p</i> (<i>C</i>) +	42.86	32.76	19.74	28.21	76.47	37.50	100	83.33	82.61	24.00
<i>Avr-b</i> (<i>C</i>) +	57.13	24.14	34.21	64.10	76.47	8.33	75.00	8.33	47.83	32.00

¹⁾ VG: Virulence gene; JL: Jilin; LN: Liaoning; HB: Hebei; JS: Jiangsu; Z: Zhejiang; SC: Sichuan; HN: Hunan; F: Fujian; GD: Guangdong; YN: Yunnan

2.3 我国南方籼稻区与北方粳稻区稻瘟病菌的毒力基因组成比较

就目前已测定菌株而言(见表3),我国稻瘟病菌中与粳稻抗病基因相应的毒力基因 *Avr-a*(1) +、*Avr-k^s*(2) +、*Avr-sh*(1) +、*Avr-sh*(2) +、*Avr-7*(*t*) +、*Avr-k*(*C*) +、*Avr-1* + 和 *Avr-k* + 在我国北方粳稻区的出现频率高于南方籼稻区 ($u > u_{0.05} = 1.96$), 而 *Avr-k^s*(1) +、*Avr-12*(*t*) + 和 *Avr-19*(*t*) + 在粳稻区的出现频率低于籼稻区 ($u > u_{0.05} = 1.96$), *Avr-3* +、*Avr-5*(*t*) +、*Avr-k^m* + 和 *Avr-i* + 在籼稻区和粳稻区的出现频率没有显著差异 ($u < u_{0.05} = 1.96$)。与籼稻抗病基因相应的毒力基因 *Avr-ta*(*C*) +、*Avr-ta²* +、

Avr-b +、*Avr-z^s* + 和 *Avr-k^p*(*C*) + 在南方籼稻区的出现频率高于北方粳稻区 ($u > u_{0.05} = 1.96$), 而 *Avr-a*(2) +、*Avr-t* +、*Avr-k^p* +、*Avr-k^h* + 和 *Avr-ta*(2) + 在南方籼稻区的出现频率低于北方粳稻区 ($u > u_{0.05} = 1.96$), *Avr-z* +、*Avr-z^t* +、*Avr-ta*(1) + 和 *Avr-b*(*C*) + 在南方籼稻区和北方粳稻区的出现频率没有显著差异 ($u < u_{0.05} = 1.96$)。与野生稻抗病基因 *Pir-9*(*t*) 相应的毒力基因 *Avr-9*(*t*) + 在南方籼稻区和北方粳稻区的出现频率没有显著差异 ($u < u_{0.05} = 1.96$)。独立性检测结果表明,我国稻瘟病菌群体的毒力基因在南方籼稻区和北方粳稻区的出现频率,与相应抗病基因的籼、粳稻来源没有相关性 ($\chi^2 < \chi^2_{0.05} = 3.84$)。

表3 我国南方籼稻区与北方粳稻区菌株对籼、粳稻来源抗病基因的毒力比较

Table 3 Difference of the virulence between the isolates from Southern and Northern regions

毒力基因 Gene	基因类型 Type	北方粳稻区 Northern region		南方籼稻区 Southern region		u 测验 u test ²⁾	独立性检测 (²⁾) Independent Chi-square ³⁾
		致病菌株数 No. VI	致病频率 VF (%) ¹⁾	致病菌株数 No. VI	致病频率 VF (%)		
<i>Avr-a</i> (1) +	粳 (<i>Japonica</i>)	157	96.91	128	80.00	4.76 **	0.39
<i>Avr-k</i> ^s (1) +	粳 (<i>Japonica</i>)	124	76.54	140	87.50	2.56 *	
<i>Avr-k</i> ^s (2) +	粳 (<i>Japonica</i>)	123	75.93	95	59.38	3.18 **	
<i>Avr-sh</i> (1) +	粳 (<i>Japonica</i>)	146	90.12	131	81.86	2.14 *	
<i>Avr-sh</i> (2) +	粳 (<i>Japonica</i>)	146	90.12	115	71.88	4.18 **	
<i>Avr-3</i> +	粳 (<i>Japonica</i>)	92	56.79	87	54.38	0.44	
<i>Avr-5</i> (<i>t</i>) +	粳 (<i>Japonica</i>)	52	32.10	48	30.00	0.41	
<i>Avr-7</i> (<i>t</i>) +	粳 (<i>Japonica</i>)	103	63.58	75	46.88	3.01 **	
<i>Avr-12</i> (<i>t</i>) +	粳 (<i>Japonica</i>)	39	24.07	80	50.00	4.81 **	
<i>Avr-19</i> (<i>t</i>) +	粳 (<i>Japonica</i>)	148	91.36	157	98.13	2.71 **	
<i>Avr-k</i> (<i>C</i>) +	粳 (<i>Japonica</i>)	91	56.17	48	30.00	4.74 **	
<i>Avr-k</i> ^m +	粳 (<i>Japonica</i>)	141	87.04	149	93.13	1.82	
<i>Avr-i</i> +	粳 (<i>Japonica</i>)	102	62.96	95	59.38	0.66	
<i>Avr-k</i> +	粳 (<i>Japonica</i>)	94	58.03	41	25.63	5.89 **	
<i>Avr-1</i> +	粳 (<i>Japonica</i>)	82	50.62	25	15.63	6.67 **	
<i>Avr-z</i> ⁵ +	籼 (<i>Indica</i>)	6	3.70	16	10.00	2.24 *	
<i>Avr-a</i> (2) +	籼 (<i>Indica</i>)	159	98.15	132	82.50	4.76 **	
<i>Avr-t</i> +	籼 (<i>Indica</i>)	159	98.15	147	91.88	2.59 **	
<i>Avr-k</i> ^p +	籼 (<i>Indica</i>)	107	66.05	77	48.13	3.24 **	
<i>Avr-k</i> ^h +	籼 (<i>Indica</i>)	73	45.06	14	8.75	7.34 **	
<i>Avr-z</i> +	籼 (<i>Indica</i>)	28	17.28	18	11.25	1.55	
<i>Avr-z</i> ¹ +	籼 (<i>Indica</i>)	43	26.54	36	22.50	0.84	
<i>Avr-ta</i> (1) +	籼 (<i>Indica</i>)	107	66.05	90	56.25	1.80	
<i>Avr-ta</i> (2) +	籼 (<i>Indica</i>)	108	66.67	95	59.38	5.60 **	
<i>Avr-ta</i> (<i>C</i>) +	籼 (<i>Indica</i>)	32	19.75	88	55.00	6.54 **	
<i>Avr-ta</i> ² +	籼 (<i>Indica</i>)	46	28.40	69	43.13	2.76 **	
<i>Avr-b</i> +	籼 (<i>Indica</i>)	63	38.89	99	61.87	4.13 **	
<i>Avr-b</i> (<i>C</i>) +	籼 (<i>Indica</i>)	56	34.57	67	41.88	1.35	
<i>Avr-k</i> ^p (<i>C</i>) +	籼 (<i>Indica</i>)	46	28.40	86	53.75	4.63 **	
<i>Avr-9</i> (<i>t</i>) +	野生 (wild)	2	1.24	4	2.50	0.84	

¹⁾ VI: Virulent isolates; VF: Virulence frequency; ²⁾ $u_{0.01} = 2.58$; $u_{0.05} = 1.96$; *表示差异显著; **表示差异极显著; * and ** indicates significant at the 5 % and 1 % level; ³⁾ $\chi^2_{0.05} = 3.84$

3 讨论

在病原菌与寄主协同进化过程中,病原菌毒力基因组会随着寄主抗病基因组成的变化而改变,最终导致抗病品种抗性的丧失,因此不存在一劳永逸的抗病品种,只有不断发现和利用新的抗病基因,并且多个抗病基因混合使用,才能达到长期、有效地控制植物病害的目的。但是在长期的人工选择过程中,往往忽视了抗病资源的鉴定、选择和利用,使栽培稻的抗病种质资源不能充分发挥作用,野生稻中存在一些具有广谱抗性的种质资源^[16]。Amante A (1992)^[17]成功地将小粒野生稻中的一个抗稻瘟病基因导入栽培稻中,这个基因被命名为 *Pi-9(t)*^[14], *Pi-9(t)* 对我国各稻区菌株均表现了广谱抗性,这说明野生稻抗病基因的开发和利用在我国抗稻瘟病育

种中具有重要的价值。同时也说明随着分子生物学技术的发展,有可能克服远缘杂交亲合力低的困难,培育出高抗稻瘟病的新品种。

具有 *Pi-z*¹ 基因的中花 8 号和中花 9 号在辽宁和河北稻区的大面积推广,曾导致 *Avr-z*¹ + 在这些地区的出现频率急剧升高^[18];但中花 8 号和中花 9 号停止种植 10 多年后, *Avr-z*¹ + 在这些地区仍能保持较高的出现频率,这说明含有 *Avr-z*¹ + 基因的菌株可能还具有其他的毒力基因,从而能够在其他品种上侵染繁殖。*Pi-z*¹ 在云南、吉林、江苏和浙江稻区仍具有很好的抗性,但在育种中不宜单独使用。*Pi-z*⁵ 对我国大部分地区的菌株表现较强的抗性,它可以在北方粳稻区及南方籼稻区的广东、福建、四川、江苏和浙江稻区利用; *Pi-z* 可以在福建、云南、四川、辽宁、浙江、河北和江苏稻区利用; *Pi-k*^h 可以在云南、

广东、四川、福建和江苏稻区利用; $Pi-1$ 、 $Pi-k$ 、 $Pi-k$ (C)、 $Pi-ta^2$ 、 $Pi-5(t)$ 、 $Pi-12(t)$ 、 $Pi-b(C)$ 、 $Pi-k^p$ 、 $Pi-k^p(C)$ 及 $Pi-ta(C)$ 在大部分稻区已经丧失抗性,在育种中可以与其他抗病基因搭配使用。 $Pi-a(1)$ 、 $Pi-a(2)$ 、 $Pi-i$ 、 $Pi-7(t)$ 、 $Pi-3$ 、 $Pi-b$ 、 $Pi-k^s(1)$ 、 $Pi-k^s(2)$ 、 $Pi-ta(1)$ 、 $Pi-ta(2)$ 、 $Pi-t$ 、 $Pi-sh(1)$ 、 $Pi-sh(2)$ 、 $Pi-19(t)$ 及 $Pi-k^m$ 在我国没有任何利用价值。

我国近等基因系中的抗病基因 $Pi-k(C)$ 、 $Pi-b(C)$ 、 $Pi-k^p(C)$ 、 $Pi-ta(C)$ 的抗病谱宽于 IRRI-日本单基因系中相应的 $Pi-k$ 、 $Pi-b$ 、 $Pi-k^p$ 、 $Pi-ta(1)$ 和 $Pi-ta(2)$, 这些具有相同名称的基因可能并不相同; IRRI-日本单基因系中的 $Pi-a(1)$ 与 $Pi-a(2)$ 、 $Pi-sh(1)$ 与 $Pi-sh(2)$ 、 $Pi-ta(1)$ 与 $Pi-ta(2)$ 的抗病谱相差不多, 它们是否为同一基因, 还需要进一步验证; $Pi-k^s(2)$ 的抗病谱远宽于 $Pi-k^s(1)$, 它们可能为不同的基因。

据全国稻瘟病协作组 1980 年测定, 我国稻瘟病菌群体的致病性具有南强北弱的趋势^[19], 但本研究结果没有显示出这样的规律。这可能由于最近 20 年来, 我国南、北方水稻抗源的相互利用, 以及人为因素造成的稻瘟病菌远距离传播, 使得我国南、北稻区稻瘟病菌群体的毒力基因组成趋于相同。

本研究中所用的 322 个单孢菌株, 分别来自我国南、北方 10 个省的主栽品种, 具有一定的代表性, 但由于我国地域辽阔, 品种类型众多, 耕作制度复杂, 这些菌株尚不能完全反映我国稻病菌群体的自然状况, 还有待于今后通过更加广泛地采集各地的菌株来测定其毒力基因的组成和分布。

References

- [1] Pan Q H, Wang L, Ikehashi H, Tanisaka T. Identification of a new blast resistance gene in the indica rice cultivar Kasalath using Japanese differential cultivars and isozyme markers. *Phytopathology*, 1996, 6(10): 1071—1075
- [2] Sun G C(孙国昌), Du X F(杜新法), Tao R X(陶荣祥), Sun S Y(孙漱沅). Control tactics and prospect of rice blast research in 21th century. *Acta Phytopathologica Sinica* (植物病理学报), 1998, 28(4): 289—292
- [3] Flor H H. The complementary genic systems in flax and flax rust. *Adv Genetics*, 1956, 8: 29—54
- [4] Ling Z Z(凌忠专), MEW T, Wang J-L(王久林), Lei G-L(雷财林), Huang N(黄宁). Development of Chinese near-isogenic lines of rice and their differentiating ability to pathogenic races of *Pyricularia grisea*. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 2000, 33(4): 1—8
- [5] Tsunematsu H, Yanoria MJ T, Ebron L A, Hayashi N, Ando I, Kato H, Imbe T, Khush G S. Development of monogenic lines of rice for blast resistance. *Breeding Science*, 2000, 50: 229—234
- [6] Pei H(裴华), Ling Z Z(凌忠专). Study on pathologic races of blast fungus in Dandong, Liaoning. *Acta Phytopathologica Sinica* (植物病理学报), 1986, 16(4): 197—203
- [7] Mackill DJ, Bonman J M. Inheritance of blast resistance in near-isogenic lines of rice. *Phytopathology*, 1992, 82(7): 746—749
- [8] Yamasaki Y, Kozaka T. (Ling Z Z(凌忠专), Sun G-Q(孙昌其) translated). Rice Blast Disease and Breeding for Disease Resistance(稻瘟病与抗病育种). Beijing: Agriculture Press, 1990. 200—211
- [9] Ling Z Z(凌忠专), Pan Q-H(潘庆华), Huang S-Z(黄书针), Wang J-L(王久林). Rice Breeding for Blast Resistance(水稻抗稻瘟病育种). Fuzhou: Fujian Science and Technology Press, 1990. 101—112
- [10] Yu Z H, Mackill DJ, Bonman J M, Tanksley S D. Tagging genes for blast resistance in rice via linkage to RFLP markers. *Theor Appl Genet*, 1991, 81: 471—476
- [11] Yu Z H, Mackill DJ, Bonman J M, McCouch S R, Guideroni E, Notteghem J L, Tanksley S D. Molecular mapping of genes for resistance to rice (*Pyricularia grisea* Sacc.). *Theor Appl Genet*, 1996, 93: 859—863
- [12] Inukai T, Zeigler R S, Sarkrungs S, et al. Development of pre-isogenic lines for rice blast-resistance by marker-aided selection from a recombinant population. *Theor Appl Genet*, 1996, 93: 560—567
- [13] Sheng J-S(盛锦山), Huang Q-Q(黄清港). The Catalogue of Rice Resources in China(中国稻种资源目录). Beijing: China Agriculture Press, 1996. 481—482
- [14] Kinoshita T, Inukai T, Toriyama K. Gene symbols for blast resistance newly revised. *Rice Genetics Newsletter*, 1994, 11: 16—18
- [15] Hayadshi N, Ando I, Imbe T. Identification of a new resistance gene to a Japanese rice cultivar Aichi Asahi. *Phytopathology*, 1998, 88(8): 822—827
- [16] Brar D S, Khush G S. Alien introgression in rice. *Plant Molecular Biology*, 1997, 35: 35—47
- [17] Amante B A, Sitch L A, Nelson R, Dalmacio R D, Oliva N P, Aswidinnoor H, Leung H. Transfer of bacterial and blast resistance from the tetraploid wild rice *Oryza minuta* to cultivated rice, *Oryza sativa*. *Theor Appl Genet*, 1992, 84: 345—354
- [18] Lei C-L(雷财林), Wang J-L(王久林), Jiang W-R(蒋婉如), Ling Z Z(凌忠专). Study on pathologic race and virulence of blast fungus and their movement in japonica rice-growing region of northern China. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2000, 26(6): 769—776
- [19] Chinese National Coordinating Research Team on Rice Blast(全国稻瘟病科研协作组). Evaluation of rice varietal resistance to blast (*Pyricularia oryzae* Cav). *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 1980, 4: 44—52