

丽江新团黑谷近等基因系抗稻瘟病分析

付崇允 王玉平 马玉清 王玲霞 马炳田 李仕贵*

(四川农业大学水稻研究所, 四川温江 611130; 作物基因资源与遗传改良教育部重点实验室, 四川雅安 625014)

摘要: 利用31个稻瘟病菌株对由国际水稻研究所育成以不具有主效抗性基因的丽江新团黑谷为轮回亲本的一套单基因近等基因系和8个抗性基因组合进行接种鉴定, 结果表明, 不同抗性基因的抗谱存在显著差异, 其中 IRBLZ-Fu ($Pi-z$)、IRBLZ5-CA ($Pi-z-5$)、IRBLZt-T ($Pi-z-t$)、IRBL9-W ($Pi-9(t)$) 的抗性频率分别为 93%、97%、90% 和 96%, 可初步认为 $Pi-z$ 、 $Pi-z-5$ 、 $Pi-z-t$ 、 $Pi-9(t)$ 为广谱抗性基因; 不同抗性基因组合的抗谱均较其亲本宽, 主要表现为抗性基因间的互补效应和积加效应, 本研究为基因聚合培育广谱持久的抗性品种提供了理论依据。

关键词: 稻瘟病; 近等基因系; 主效抗性基因; 抗性分析
中图分类号: S511

Identification of IRBL Near-isogenic Lines for Rice Blast Resistance

FU Chong-Yun, WANG Yu-Ping, MA Yu-Qing, WANG Ling-Xia, MA Bing-Tian and LI Shi-Gui*

(Rice Research Institute, Sichuan Agricultural University, Wenjiang 611130, Sichuan; Key Laboratory of Crop Genetic Resources and Improvement, Ministry of Education/Sichuan Agricultural University, Ya'an 625014, Sichuan, China)

Abstract: To elucidate the resistance spectra of resistance genes and the feasibility of breeding the cultivar with durable and broad-spectrum resistance by integrating resistance genes, the monogenic NILs bred by IRR1 with the background of LTH, a native variety in Yunnan without any major resistance gene and their eight combinations were identified by inoculating 31 *Magnaporthe grisea* isolates. The results indicated that the resistance spectra were remarkably different among the lines, and the resistance frequencies of IRBLZ-Fu ($Pi-z$), IRBLZ5-CA ($Pi-z-5$), IRBLZt-T ($Pi-z-t$), IRBL9-W ($Pi-9(t)$) were 93%, 97%, 90% and 96%, respectively, showing that the four genes $Pi-z$, $Pi-z-5$, $Pi-z-t$ and $Pi-9(t)$ were perceived preliminarily to be broad-spectrum resistance genes. At the same time, to avoid to the linkage, the resistance genes in different chromosomes were accumulated except for $Pi-k-s$ and $Pi-k-p$. The resistance spectra of the combinations were broader than those of their parents because of complement effect and additive effect. Namely, on the one hand, the lines with single resistance gene were susceptible to some isolates, or some was susceptible, and some resistant, but the combination was resistant. On the other hand, some lines with single resistance gene and some combinations were susceptible to some isolates, but the size and the number of the lesion of the combinations were less than those of the lines with single resistance genes. Integrating several resistance genes into a cultivar would be useful for expanding resistance spectrum and durability. $Pi-z$, $Pi-z-5$, $Pi-z-t$ and $Pi-9(t)$ had great potential in resistance breeding, in spite of that the mechanism of their broad spectrum was not known. In addition, the resistance spectrum of the combination was broader than those of $Pi-k-s$ and $Pi-k-p$. It's not clear whether the mechanism of the broader spectrum was similar or same to the relation between *EDS1* and *PAD4* in *Arabidopsis thaliana*.

Key words: Rice blast; Near-isogenic line; Major resistance gene; Resistance identification

稻瘟病 (*Pyricularia grisea*) 是水稻最主要的真菌病害。生产上所用品种较单一且品种替换较慢, 导致稻瘟病菌优势生理小种发生变化, 使抗性品种的

抗性很快丧失。随着稻瘟病抗源的不断发掘和利用以及各种分子标记技术的开发和应用, 迄今已定位了 40 多个抗稻瘟病主效基因和 10 多个抗性 QTL 位

基金项目: 国家高技术研究发展计划(863 计划)(2001AA211081)和教育部创新团队发展计划(IRT0453)。
作者简介: 付崇允(1976-), 男, 山东菏泽人, 在读博士研究生, 主要从事水稻抗稻瘟病和水稻花发育等研究。
*通讯作者 (Corresponding author): 李仕贵。Tel: 028-82722661; E-mail: lishigui_sc@263.net

Received(收稿日期): 2005-5-30; Accepted(接受日期): 2005-10-02.

点^[1],为利用自然存在的抗病基因培育持久广谱抗性的品种奠定了基础。有的学者认为水平抗性具广谱性^[2],但受多个抗性环境条件影响较大。也有学者从栽培的角度,提出采用遗传和抗性上存在差异的品种混合间栽来增强群体的抗病性^[3],这种模式可采用多个抗不同生理小种的抗病基因聚合的方法来培育持久广谱抗性品种。Huang等^[4]将4个抗白叶枯病的基因 *Xa4*、*Xa5*、*Xa13* 和 *Xa21* 聚合于品种 IRBB60,显著增强了对白叶枯病的抗性,Kahu^[4]等将抗白叶枯病基因聚合,抗性增强且呈现出剂量效应,但 Hittalmani^[5]与何月秋等^[6]利用 C101LAC (*Pi-1*)、C101A51 (*Pi-2*)、C104PKT (*Pi-3*) 和 C101PKT (*Pi-4*) 杂交得到抗病基因累加系,接种表明其抗性既有较其亲本增强的,也有抗性较其中一个亲本降低的。为了充分了解聚合的抗性基因间的关系和从理论上论

证利用聚合抗性基因来培育持久广谱抗病品种的可行性,本实验采用由国际水稻研究所育成的以不含主效抗病基因的丽江新团黑谷(LTH)为遗传背景的一套单基因近等基因系及其抗病基因组合为材料进行抗性分析,以期对抗病基因的抗病能力和抗谱进行鉴定筛选。

1 材料与方法

1.1 植物材料

在2002年春季,从中国农业科学院作物所引进国际水稻研究所育成的22个单基因近等基因系,它们均以普通稻瘟病的品种丽江新团黑谷(LTH)为轮回亲本。利用其中15个单基因近等基因系配制了8个杂交 F_1 (表1)。2002年夏将这近等基因系和杂交 F_1 群体种植于四川农业大学水稻研究所试验场。

表1 IRBL 近等基因系及抗性基因组合

Table 1 IRBL near-isogenic lines and the combination of resistance genes

编号 No.	命名 Designation	抗病基因 Resistance gene	供体 Donor	编号 No.	命名 Designation	抗病基因 Resistance gene	供体 Donor
1	IRBLa-A	<i>Pi-a</i>	Aichi Asahi	16	IRBL1-CL	<i>Pi-1</i>	C101LAC
2	IRBLa-C	<i>Pi-a</i>	C039	17	IRBL3-CP4	<i>Pi-3</i>	C104PKT
3	IRBLi-F5	<i>Pi-1</i>	Fujisaka 5	18	IRBL5-M	<i>Pi-5(t)</i>	RIL249a
4	IRBLks-F5	<i>Pi-k-s</i>	Fujisaka 5	19	IRBL7-M	<i>Pi-7(t)</i>	RIL29a
5	IRBLks-S	<i>Pi-k-s</i>	Shin 2	20	IRBL9-W	<i>Pi-9(t)</i>	WHD-IS-75-1-127
6	IRBLk-Ka	<i>Pi-k</i>	Kanto 51	21	IRBL12-M	<i>Pi-12(t)</i>	RIL10a
7	IRBLkp-K60	<i>Pi-k-p</i>	K60	22	IRBL19-A	<i>Pi-19(t)</i>	Aichi Asahi
8	IRBLkh-K3	<i>Pi-k-h</i>	K3	23	IRBLa-A/IRBLz5-CA	<i>Pi-a, Pi-z-5</i>	
9	IRBLz-Fu	<i>Pi-z(?)</i>	Fukunishiki	24	IRBLa-C/IRBLz-Fu	<i>Pi-a, Pi-z</i>	
10	IRBLz5-CA	<i>Pi-z-5</i>	C101A51	25	IRBLi-F5/IRBLks-F5	<i>Pi-1, Pi-k-s</i>	
11	IRBLzt-T	<i>Pi-z-t</i>	Toridel	26	IRBLks-s/IRBLkp-K60	<i>Pi-k-s, Pi-k-p</i>	
12	IRBLta-CT2	<i>Pi-ta</i>	C105TTP2L9	27	IRBLj-B/IRBLi-K59	<i>Pi-b, Pi-t</i>	
13	IRBLi-K59	<i>Pi-t</i>	K59	28	IRBLsh-B/IRBL7-M	<i>Pi-sh, Pi-7(t)</i>	
14	IRBLsh-S	<i>Pi-sh</i>	Shin 2	29	IRBL1-CL/IRVL9-W	<i>Pi-1, Pi-9(t)</i>	
15	IRBLsh-B	<i>Pi-sh</i>	BL1	30	IRBL9-W/IRBL12-M	<i>Pi-9(t), Pi-12(t)</i>	

1.2 供试菌株

12-A49, 9-E3, 8-D1, 11-A17, 13-E1, 19-F1, 15-E1, 5-D1, 6-E3, 18-B13, 3-G1, B9, B13, B31, C15, F1, D7, TeTeP, 97-63-1, 97-28-1, 97-41-1, 95-51-1, 97-53-1, 97-56-1, 44-3-2, 1-C15, 2-B15, B29, 91-13-2, 北007等31个供试菌株由本所植物保护实验室和中国农业科学院提供。

1.3 稻瘟病菌液的制备和接种

将所用的菌株用酵母培养基纯化培养7 d(恒温26℃),转到大麦高粱培养基上培养12 d,待长满培养基后,用无菌清水洗掉菌丝,产孢培养基上保湿培养3 d。洗脱分生孢子,使孢子悬浮液的浓度为每100倍视野40~50个孢子。喷雾接种20 d左右的

水稻幼苗(三叶一心期),保湿48 h。7~10 d后调查,按凌忠专报道的1~6级方法^[7]。1~4级为抗病,5~6级为感病。

2 结果与分析

2.1 不同抗病基因的抗谱

用31个菌株喷雾接种22个近等基因系材料,以LTH作为对照,鉴定结果见表2。

不同的抗稻瘟病基因的抗性表现较大的差异,其中IRBLa-C(*Pi-a*)、IRBLta-CT2(*Pi-ta*)和IRBLsh-B(*Pi-sh*)抗谱较窄,其抗性频率分别为47%、43%和48%;IRBLz-Fu(*Pi-z*)、IRBLz5-CA(*Pi-z-5*)、IRBLzt-T(*Pi-z-t*)和IRBL9-W(*Pi-9(t)*)的抗谱较宽,抗性频率

表 2 IRBL 近等基因系及其 F₁ 群体的抗谱分析
Table 2 Resistance spectra of LTH, IRBL, NILs and their population

菌株 Isolate	水稻材料 Rice line																														PF (%)	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30		LTH
12-A49	R	S	R	S	R	S	S	R	R	R	S	R	R	R	S	S	S	R	S	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	S	38.7
9-F3	R	S	R	S	R	S	S	R	R	R	S	R	R	R	S	S	S	R	S	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	S	25.8	
8-D1	S	S	R	S	R	S	S	R	R	R	S	R	R	R	S	S	S	R	S	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	S	19.4	
11-A17	R	S	R	S	R	S	S	R	R	R	S	R	R	R	S	S	S	R	S	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	S	38.7	
13-E1	S	S	S	S	R	S	S	R	R	R	S	S	S	S	S	S	S	R	S	S	S	S	S	R	R	R	R	R	R	S	44.8	
19-F1	S	S	S	S	R	S	S	R	R	R	S	S	S	S	S	S	S	R	S	S	S	S	S	R	R	R	R	R	R	S	55.2	
15-E1	R	S	R	R	S	S	R	R	R	R	S	S	R	S	S	S	S	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	S	33.3	
5-D1	S	S	S	R	R	S	R	S	R	S	S	R	S	S	S	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	S	36.7	
6-E3	S	R	R	S	S	S	S	S	R	S	S	S	S	S	S	S	S	R	S	S	R	S	S	R	R	R	R	R	R	S	51.6	
18-B13	S	S	S	S	R	S	R	R	R	R	S	S	S	S	S	S	S	R	S	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	S	41.9	
3-C1	R	R	S	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	S	6.5	
1-G15	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	MR	0
2-B15	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	MR	0
B9	—	—	—	—	R	R	R	S	R	R	S	S	S	S	S	R	R	S	R	R	R	R	—	R	R	R	R	R	R	R	MR	0
B13	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	S	S	S	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	S	25.9
B15	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	S	12.9
B29	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	—	0
B31	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	S	S	S	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	MR	0
G15	R	R	R	S	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	S	17.2
F1	S	S	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	MR	6.4
D7	R	—	—	—	S	S	S	S	R	S	S	S	S	S	S	S	S	R	S	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	S	53.6
TeTeP	S	S	R	—	S	S	S	R	R	R	S	S	S	R	S	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	S	36.7
97-28-1	—	S	S	R	S	S	S	R	R	S	S	S	S	S	S	S	S	R	S	S	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	S	46.7
97-41-1	S	S	R	S	S	R	R	R	R	R	R	S	S	S	R	S	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	S	29
97-51-1	S	S	S	S	R	S	R	R	R	R	S	S	S	S	S	S	S	R	—	S	R	—	S	R	R	R	R	R	R	R	S	48.3
97-53-1	R	S	R	S	R	R	R	R	R	R	R	—	S	R	S	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	S	22.2
97-56-1	S	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	S	13.3
97-63-2	R	R	R	—	S	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	S	7.7
44-3-2	R	R	R	S	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	S	10.3
91-13-2	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	MR	0
北 007 Be1007	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	MR	0
RF (%)	62	47	76	62	71	68	53	81	93	97	90	43	54	65	48	84	71	78	77	93	89	58	100	100	100	100	96	97	100	100	20	

Notes: 1-30 are the near isogenic lines coded as in Table 1; R: resistance; S: susceptible; —: no result obtained; RF = pathogenicity frequency; PF = pathogenicity frequency.

均在90%以上,因此初步确定 $Pi-z$ 、 $Pi-z-5$ 、 $Pi-z-t$ 、 $Pi-9(t)$ 为广谱抗性基因。同一抗病基因家族内的成员的抗性不同, $Pi-k$ 家族中 $Pi-k-p$ 、 $Pi-k-s$ 、 $Pi-k$ 和 $Pi-k-h$ 的抗性频率分别为52%、59%、68%和81%,差异较大;而 $Pi-z$ 家族中的 $Pi-z$ 、 $Pi-z-5$ 、 $Pi-z-t$ 均表现广谱抗性,其抗性频率相差较小。

2.2 抗病基因组合的抗谱

F_1 群体的抗谱显著增加,除 $Pi-b/Pi-t$ 和 $Pi-sh/Pi-7(t)$ 的抗性频率为96%和91%外,其余抗病基因组合的抗性频率均为100%。其中8个抗性基因组合的总体抗性较其亲本均有所增强,抗谱增加主要表现为互补效应和积加效应。鉴定结果见表2。

2.2.1 抗病基因间的互补效应 表3表明,在组合 IRBLi-F5/IRBLks-F5 ($Pi-i/Pi-k-s$) 中,亲本 IRBLi-F5 ($Pi-i$) 对菌株 12-A49、8-D1、11-A17、C15、97-41-1、97-53-1 和 44-2-3 表现抗性,对菌株 5-D1、3-G1 和 97-28-1 表现感病,另一亲本 IRBLks-F5 ($Pi-k-s$) 对以上菌株的抗感反应与亲本 IRBLi-F5 相反,而其抗性基因组合对上述菌株均表现抗性。此外在组合 IRBLb-B/IRBLt-K59 ($Pi-b/Pi-t$)、IRBLa-A/IRBLz5-C ($Pi-a/Pi-z-5$)、IRBLa-C/IRBLz-Fu ($Pi-a/Pi-z$)、IRBLks-s/IRBLkp-K60 ($Pi-k-s/Pi-k-p$)、IRBLsh-B/IRBL7-M ($Pi-sh/Pi-7$)、IRBL1-CL/IRBL9-W [$Pi-1/Pi-9(t)$] 和 IRBL9-W/IRBL12-M [$Pi-9(t)/Pi-12(t)$] 中,均表现基因间的互补效应。

表3 抗性基因间的互补作用

Table 3 Complement effect between resistance genes

菌株 Isolate	亲本 Parent		组合 Combination
	IRBLi-F5 <i>Pi-i</i>	IRBLks-F5 <i>Pi-k-s</i>	IRBLi-F5/IRBLks-F5 <i>Pi-i</i> / <i>Pi-k-s</i>
12-A49, 8-D1, 11-A17, C15, 97-41-1, 97-53-1, 44-2-3	R	S	R
5-D1, 3-G1, 97-28-1	S	R	R
	IRBLb-B <i>Pi-b</i>	IRBLt-K59 <i>Pi-t</i>	IRBLb-B/IRBLt-K59 <i>Pi-b</i> / <i>Pi-t</i>
11-A17, 5-D1, 6-E3	R	S	R
D7, TeTeP, 97-28-1, 97-41-1 97-53-1, 97-56-1, 44-2-3	S	R	R
	IRBLa-A <i>Pi-a</i>	IRBLz5-CA <i>Pi-z-5</i>	IRBLa-A/IRBLz5-CA <i>Pi-a</i> / <i>Pi-z-5</i>
8-D1, 19-F1, 13-E1, 5-D1, 6-E3, 18-B13 TeTeP, 97-41-1, 97-51-1, 97-56-1	S	R	R
D7	R	S	R
	IRBLa-C <i>Pi-a</i>	IRBLz-Fu <i>Pi-z</i>	IRBLa-C/IRBLz-Fu <i>Pi-a</i> / <i>Pi-z</i>
12-A49, 9-E3, 8-D1, 11-A17, 13-E1, 19-F1, 15-E1, F1 15-D1, 18-B13, TeTeP, 97-41-1, 97-51-1, 97-53-1	S	R	R
6-E3	R	S	R
	IRBLks-s <i>Pi-k-s</i>	IRBLkp-K60 <i>Pi-k-p</i>	IRBLks-s/IRBLkp-K60 <i>Pi-k-s</i> / <i>Pi-k-p</i>
12-A49, 9-E3, 8-D1, 11-A17, 19-F1, B9 97-41-1, 97-63-2	R	S	R
	S	R	R
	IRBLsh-B <i>Pi-sh</i>	IRBL7-M <i>Pi-7</i>	IRBLsh-B/IRBL7-M <i>Pi-sh</i> / <i>Pi-7</i>
13-E1, 15-E1, 5-D1, 6-E3, B9, B31, TeTeP, 97-41-1, 97-53-1, 44-2-3	S	R	R
8-D1, D7	R	S	R
	IRBL9-W <i>Pi-9(t)</i>	IRBL1-CL <i>Pi-1</i>	IRBL1-CL/IRBL9-W <i>Pi-1</i> / <i>Pi-9(t)</i>
12-A49, 9-E3, 6-E3, D7, 97-41-1 19-F1, 97-28-1	R	S	R
	S	R	R
	IRBL9-W <i>Pi-9(t)</i>	IRBL12-M <i>Pi-12(t)</i>	IRBL9-W/IRBL12-M <i>Pi-9(t)</i> / <i>Pi-12(t)</i>
6-E3	R	S	R

由表4可见,在组合IRBLa-C/IRBLz-Fu ($Pi-a$, $Pi-z$)中两亲本对菌株97-28-1均呈现感病反应型,而其组合对该菌株表现抗病反应型。此外组合IRBLi-F5/IRBLks-F5 ($Pi-l/Pi-k-s$)、IRBLks-s/IRBLkp-K60 ($Pi-k-s/Pi-k-p$)、IRBLsh-B/IRBL7-M [$Pi-sh/Pi-7(t)$]、IRBLb-B/IRBLt-K59 ($Pi-b/Pi-t$)和IRBL9-W/IRBL12-M [$Pi-9(t)/Pi-12(t)$]也表现出抗病基因间

的互补效应。

2.2.2 抗病基因间的积加效应 组合IRBLsh-B/IRBL7-M ($Pi-sh/Pi-7(t)$)及其双亲对菌株97-51-1均表现为感病反应型,但该抗性基因组合的病斑大小和数量均较其两亲本小,从而表现为基因间的积加效应。

表4 抗性基因间的互补效应
Table 4 Complement effect between resistance genes

菌株 Isolate	亲本 Parent	组合 Combination
97-28-1	IRBLa-C ($Pi-a$)	IRBLz-Fu ($Pi-z$)
	S	S
6-E3, 18-B13, D7 TcTeP, 97-28-1	IRBLks-s ($Pi-k-s$)	IRBLkp-K60 ($Pi-k-p$)
	S	S
19-F1, 97-28-1	IRBL9-W ($Pi-9(t)$)	IRBL12-M ($Pi-12(t)$)
	S	S
12-A49, 19-F1 18-B13, 97-28-1	IRBLsh-B ($Pi-sh$)	IRBL7-M ($Pi-7(t)$)
	S	S

3 讨论

20世纪60年代以来,各国先后确立了一些稻瘟病菌鉴别品种,但因其遗传背景较复杂,且所含抗病基因类型也不清楚,很难准确鉴定稻瘟病菌生理小种和准确评价生产上水稻品种的抗病基因类型。尽管国际水稻所先育成了以Co39为轮回亲本的近等基因系,但由于Co39带有抗稻瘟病基因 $Pi-a$ 而使其鉴别能力黯然失色,同时由于这套近等基因系的数量较少,限制了其对稻瘟病菌的鉴别范围。而本实验所用的近等基因系是以不含主效抗病基因的LTH为遗传背景,满足了创制国际适用的、强生理小种鉴别力鉴别体系的物质基础,体现了它的科学价值和应用价值,且品种的数量较多及所含抗性基因明确。同时由于每个材料中只含有单个主效抗病基因,因此也明确了每个抗性基因的抗谱,使利用基因聚合培育持久广谱抗稻瘟病品种具有一定的针对性。

3.1 广谱抗性基因的发掘

LTH近等基因系是一套单基因材料,为鉴定单个主效抗病基因的抗谱提供了便利条件。在鉴定结果中发现IRBLz-Fu ($Pi-z$)、IRBLz5-CA ($Pi-z-5$)、IRBLz1-T ($Pi-z-t$)和IRBL9-W [$Pi-9(t)$] 4个材料对供试的绝大多数菌株表现抗性,因此初步确定 $Pi-z$ 、

$Pi-z-5$ 、 $Pi-z-t$ 和 $Pi-9(t)$ 是广谱抗稻瘟病基因。这4个广谱抗稻瘟病基因的发现使利用主效抗性基因培育持久广谱抗稻瘟病品种成为可能。由于 $Pi-z$ 、 $Pi-z-5$ 、 $Pi-z-t$ 等3个基因未被克隆,不清楚它们的序列结构,但它们在染色体上位于同一位点并以基因簇的形式出现,因此它们的广谱抗病的机制究竟类似于广谱抗白叶枯的 $Xa21$ 多基因家族^[8](在基因进化过程中,通过单个抗性基因的复制并插入该抗性基因的旁侧,使R基因产物的LRR区出现一系列溶剂暴露性的 β 卷曲或 β 折叠,同时在该区域也可能发生核苷酸缺失或替换,于是在整个LRR区便出现多个配体结合位点^[9-12],从而表现出广谱抗病性),还是类似于拟南芥中 $RPW8$ 基因介导对白粉病的广谱抗性^[13](即广谱抗性基因包含多个功能基因),尚待进一步研究。此外,已知 $Pi-z$ 和 $Pi-9(t)$ 存在连锁关系,更便于其聚合,从而培育持久广谱抗稻瘟病品种。但 $Pi-z$ 和 $Pi-9(t)$ 是否属于同一基因家族也有待进一步研究。

3.2 抗病基因组合抗性

根据Flor的基因对基因学说,具有主效抗性基因的亲本间杂交所得的抗性基因组合的抗谱应该较其亲本更宽,即抗性基因组合的抗谱包括其两亲本的抗谱。但是Goel等^[13]将抗白叶枯的 $Xa5$ 和 $Xa13$ 基因聚合,含有 $Xa5$ 和 $Xa13$ 基因的材料呈现剂量

效应,不符合基因对基因学说。由于大多数基因并不是简单的孟德尔遗传,往往存在基因间互作和连锁,使表型并不是单个基因效应的简单累加。由于本实验所用的材料只含有单个主效抗性基因,并且用于杂交的材料所含的抗性基因(除 *Pi-k-s*, *Pi-k-p* 基因组外)位于不同染色体上,所得结果表现为单个基因效应的简单累加。而 *Pi-k-s* 与 *Pi-k-p* 基因位于同一染色体上,并以基因簇的形式,将这2个基因聚合后,也表现为单个基因效应的简单累加。它们之间的关系是否类似于在信号传导途径中拟南芥中 *EDSI* 与 *PADA* 间的关系(即其中的一个基因编码的产物能增强另一个基因介导的防御反应,但二者均还能独立介导植物的防御反应),还有待进一步研究。何月秋等^[6]与 Hittalmani S 等^[5]分别利用 Co39 近等基因系进行杂交得到3个基因累加系,其中只有一个累加系的抗谱较其亲本宽。由于 Co39 自身含有抗性基因 *Pi-a*,因此在基因累加系中至少有2个主效抗性基因,基因聚合后可能在抗性基因间存在上位性或抑制性,使另两个累加系的抗谱未表现出抗性基因的累加效应。为了更清楚地理解抗性基因间的互作效应,我们正在进一步研究。抗性基因组合的抗性增强以及抗性基因组合与病原菌间的互作机制,还有待进一步研究。

致谢: 承蒙中国农业科学院王久林先生提供 IRBL 近等基因系和稻瘟病菌株,特致谢意!

References

- [1] Fukuoka S, Okuno K. QTL analysis and mapping of *pi21*, a recessive gene for field resistance to rice blast in Japanese upland rice. *Theor Appl Genet*, 2001, 103: 185-190
- [2] Bonman J M, Estrada B A, Kim C K, Ra D S, Lee E J. Assessment of blast disease and yield loss in susceptible and partially resistant rice cultivars in two irrigated lowland environment. *Plant Dis*, 1991, 75(5):

- 462-466
- [3] Zhu Y-Y(朱有勇), Chen H-R(陈海如), Fan J-H(范静华), Wang Y-Y(王云月), Li Y(李炎), Fan J-X(范金祥), Yang S-S(杨仕生), Ma G-L(马光亮), Chen J-B(陈建斌), Li Z-S(李作森), Lu B-R(卢宝荣). The use of rice variety diversity for rice blast control. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2003, 36(5): 521-527 (in Chinese with English abstract)
- [4] Kahu H. The dosage effect of bacterial blight resistance gene *Xa1* and *Xa3* in rice. *Rice Genet Newslett*, 1997, 14: 64-67
- [5] Hittalmani S, Parco A, Maw T, Huang Z N. Fine mapping and DNA marker assisted pyramiding of the three major genes for blast resistance in rice. *Theor Appl Genet*, 2000, 100: 1121-1128
- [6] He Y-Q(何月秋), Tang W-H(唐文华), Leung H, Zeigler R S. Identification of Co39 near-isogenic lines for rice blast. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2001, 27(6): 838-841 (in Chinese with English abstract)
- [7] Ling Z-Z(凌忠专), Mew T, Wang J-I(王久林), Lei C-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*. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2000, 33(4): 1-8 (in Chinese with English abstract)
- [8] Song W Y, Pi L Y, Wan G L, Gardner J, Holsten T, Ronald P C. Evolution of the rice *Xa21* disease resistance gene family. *Plant Cell*, 1997, 9: 1279-1287
- [9] Pappageorgiou A C, Shapiro R, Acharya K R. Molecular recognition of human angiogenin by placental ribonuclease inhibitor: an X-ray crystallographic study of 2.0 Å resolution. *EMBO J*, 1997, 16: 5162-5177
- [10] Graham M A, Marek L F, Randy C. Shoemaker organization, expression and evolution of disease resistance gene cluster in soybean. *Genetics*, 2002, 162: 1961-1977
- [11] Bisgrove S R, Simonich M T, Smith N M, Sattler A, Innes R W. A disease resistance gene in *Arabidopsis* with specificity for two different pathogen avirulence genes. *Plant Cell*, 1994, 6: 927-933
- [12] Xiao S Y, Simon E, Ozer C, Elaine P, Li T X, Coleman M, John G. Turner broad-spectrum mildew resistance in *Arabidopsis thaliana* mediated by RPW8. *Science*, 2001, 29: 118-120
- [13] Goel R K, Kaurand L, Saim R G. Effectiveness of different *Xa* genes against *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* population causing bacterial blight of rice in Punjab. *Rice Genet Newslett*, 1998, 15: 131