

水稻抗稻瘟病育种

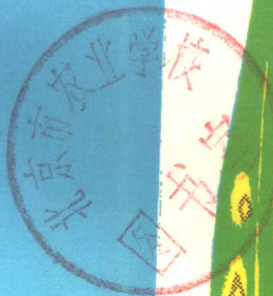
——附小麦、玉米、马铃薯抗病育种

国际水稻研究所 编

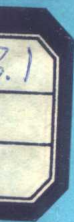
沈锦骅

凌忠专 译

倪丕冲



农业出版社



水稻抗稻瘟病育种

—附小麦、玉米、马铃薯抗病育种

国际水稻研究所 编

沈锦骅 凌忠专 倪丕冲 译

农业出版社

PROCEEDINGS OF THE
RICE BLAST WORKSHOP
INTERNATIONAL RICE RESEARCH INSTITUTE
1979

水稻抗稻瘟病育种
——附小麦、玉米、马铃薯抗病育种
国际水稻研究所 编
沈锦骅 凌忠专 倪丕冲 译

农业出版社出版（北京朝内大街130号）
新华书店北京发行所发行 天津新华印刷三厂印刷

787×1092毫米32开本 8.5印张 186千字
1984年5月第1版 1984年5月天津第1次印刷
印数 1—5,800册
统一书号 16144·2664 定价1.35元

内 容 提 要

本书系 1979 年国际水稻研究所组织召开的稻瘟病研究讨论会上发表的论文集。详细地报道了日本、印度、国际热带农业研究中心及国际水稻研究所等抗稻瘟病育种的方法与成果、抗性遗传以及稻瘟病病原菌特性的研究。除此，还介绍了玉米、小麦、马铃薯抗病育种的研究。资料丰富，可供育种工作者、高等院校师生参考。

译 者 的 话

本文集是1979年国际水稻研究所在菲律宾马尼拉召开的稻瘟病研究讨论会上报告的学术论文。正如本书前言中指出的那样：水稻病害中最普遍的是由 *Pyricularia oryzae* 这种真菌引起的稻瘟病，它广泛分布于全世界各稻产区的洼地及圩田。旱地或山地种植的稻，稻瘟病更具严重威胁。南美及非洲的大部分稻田，属于这类土壤，亚洲也有这类土壤的稻作区。因此研究与防治稻瘟病，已为各产稻国家的植物病理学家及育种学家共同关心的问题，所以讨论稻瘟病工作，是一个具有国际意义的题目。本书不是有系统性的著作或教科书，而是对以往工作的回顾与总结，并进一步探讨今后研究方向。书中使我们更好地了解病原体、寄主抗性的遗传、寄主与病原菌的关系及其相互作用的不同研究结果。

六十年代以后的研究表明，由于稻瘟病菌的不稳定性而产生各种菌系(或小种)，它们在致病性中有明显的变异性，分离菌随着条件及环境的改变，迅速丧失其致病力，或产生更强的毒性。利用杀菌剂防治稻瘟病，要花费较多的生产成本，所以只局限于少数富有的国家。而培育抗病品种，由于菌系的变异，也只能获得部分成果，对于寄主——稻瘟病病原关系，以及用于培育抗稻瘟病品种的方法，在植物病理学家及植物育种学家之间存在着不完全一致的看法。有些人主张以水平抗性为育种目标，另一些人坚持要培育具有强垂直

抗性的品种。最后的结论，虽然有待于今后实际工作的证明，但通过小麦、玉米及马铃薯等作物病害的防治研究的报告，使我们认识到稻瘟病防治的有效途径是很宽广的。如詹宁斯博士在会议结束时提到的四个方面，即单基因的增加、基因的累加、水平抗性和多系品种等。

我国自七十年代起，开展较大规模的稻瘟病研究工作。在稻瘟病菌系鉴别、分类及其特性，品种抗性鉴定，抗病育种方法等方面，虽已取得一些成就，但还存在如文集中提出的各种争论与问题。所以文集集中的论点，特别是防治稻瘟病为害的抗病育种对策，更具有现实的参考意义。本书的专业性比较强，运用了近代植物病理学、植物遗传学与育种学的知识。也列举了大量的实验数据，阅读时必须细心分析，才能获得较好的效果。译者限于水平，在译文中有不当之处，尚请读者指正。

1982. 6.

目 录

日本稻瘟病菌的特性和品种的抗性·····	高坂卓尔 (1)
日本抗稻瘟病育种和遗传·····	江冢昭典 (28)
印度的稻瘟病抗性·····	S. Y. 帕德马纳汗 (53)
国际热带农业研究中心的抗稻瘟病育种 ·····	M. J. 罗塞罗 (68)
国际水稻所的抗稻瘟病育种·····	池桥宏 G. S. 库什 (76)
水稻抗稻瘟病育种——评论·····	欧世璜 (91)
马铃薯抗晚疫病育种·····	H. 戴维 瑟斯顿 (173)
玉米的抗病育种·····	A. L. 虎克 (185)
欧洲禾谷类病害——特别是有关小麦条锈病的 防治措施·····	J. C. 扎多克斯 (219)
控制某些禾谷类病害的多系法·····	D. R. 麦肯齐 (236)
抗稻瘟病育种方案的讨论——会议的结束语 ·····	P. R. 詹宁斯 (257)

日本稻瘟病菌的特性和品种的抗性

高坂卓尔

根据日本对稻瘟病菌的分离菌的经验，培养菌的病原变异性，因不同分离菌而完全不同，有的分离菌非常稳定，有的分离菌相当易变。

稻瘟病培养菌的病原变异性

我用“稳定”这个术语来表示稻瘟菌在连续培养转移过程中，水稻鉴别品种对菌的原有反应保持不变，而不是指所有的孢子具有一致的毒性。例如，1968年在东京国立农业技术研究所做过培养菌对鉴别品种毒性的对比试验，这些培养菌每6个月转移到马铃薯蔗糖琼脂斜面上1次，已保存了好多年。这些测定表明，在199个分离菌中，69个分离菌保持它们原来的毒性，60个分离菌丧失了毒性，20个分离菌增强了毒性，50个分离菌降低了毒性（表1）。有些分离菌在分离以后，立刻发生致病性的自然变化。有些分离菌在许多年以后突然发生变化。在单孢再培养菌中，常常观察到毒性的分离（表2）。在极端的情况下，重复的单孢分生孢子再分离菌，在每个世代，发生连续的变化，形成若干不同的小种（后藤等，1961，1964，后藤和山中，1968）。在连续转移过程中，有时出现菌丝类型和颜色不同的培养菌，它们偶尔

表1 保存在马铃薯蔗糖琼脂培养基上的稻瘟菌培

养菌每6个月转移1次的毒性变化

(国立农业技术研究所, 1968)

保存年数	分离菌(数目)的表现				分离菌(总数)
	原有毒性	增强毒性	降低毒性	丧失毒性	
15	3	0	0	0	3
14	1	0	1	0	2
13	0	0	2	0	2
12	1	0	0	0	1
11	2	0	2	0	4
10	1	0	0	0	1
9	3	1	3	1	8
8	3	0	5	2	10
7	1	1	2	4	8
6	4	0	1	14	19
5	6	2	7	8	23
4	17	9	20	18	64
3	6	1	1	3	11
2	15	3	2	9	29
1	6	3	4	1	14
总数	69	20	50	60	199

缺乏原有的毒性(后藤等 1961, 1964)。

日本在研究稻瘟菌小种的早期未能保存已鉴定的小种的培养菌, 因为它们的病原性变异相当大。然而, 随着知识的增长, 我们已经能够选出许多有代表性的分离菌, 它们相当稳定, 对鉴别品种具有明确反应。例如“长87”和“稻72”是1953年和1955年分离的, 但它们一直对具有 *Pi-h* 和 *Pi-m* 抗性基因的品种保持原有毒性。虽然并没有采取保持毒性的

表2 从稻瘟菌新分离培养菌来的10个单孢再培菌的毒性分离

(国立农业技术研究所, 1962)

毒性一致和分离的原分离菌名称	
毒性一致的	毒性分离的
研62-04	研62-01
" 62-05	" 62-02
" 62-26	" 62-03
" 62-28	" 62-07
" 62-35	" 62-30
" 62-39	" 62-49
" 62-43	" 62-51
" 62-46	" 62-52
" 62-60	
" 62-78	
" 62-80	
" 62-83	

特殊预防措施, 这两个分离菌的大部分单孢分生孢子再培养菌表现一致的毒性。

如今, 研究者们对保存研究用小种的培养菌方面, 已没有大的问题。通过测定栽培品种对有代表性的日本小种的反应, 或者在每种反应类型中筛选同级抗性的品种, 1970年已基本完成了当时日本正在利用的几乎全部品种的分类(岩田, 1973)。而且也做了广泛的遗传分析, 鉴定了十几个全为显性的小种专性主要抗性基因。

在小种-品种相互关系方面积累的知识, 使研究工作者能从生产上或育种上应用的品种中找到一套具有单基因的新鉴别品种(山田等 1976, 表3)。

表3 一些分离菌在新鉴别品种上的反应
(山田等 1976)

鉴别品种	抗性基因 ^a	编码	分离菌 ^b 的反应 ^c								
			研 53-33 (137)	广 63-20 (303)	中 65-673 (103)	研 64-52 (107)	研 60-19 (037)	大分 65-114 (017)	长 87 (131)	稻 72 (031)	
新2号 爱知旭毛 石狩白毛 关东51号 露崎 福社 锦辉 PI 4 取手1号	Pi-k ¹	1	S	S	S	S	S	S	S	S	
	Pi-a	2	S	S	S	S	S	S	S	S	
	Pi-i	4	S	S	S	S	S	S	S	S	
	Pi-k	10	S	S	S	S	S	S	S	S	
	Pi-m	20	S	S	S	S	S	S	S	S	
	Pi-z	40	S	S	S	S	S	S	S	S	
	Pi-ta	100	S	S	S	S	S	S	S	S	
	Pi-ta ²	200	R	R	R	R	R	R	R	R	
	Pi-zf	400	R	R	R	R	R	R	R	R	
	抗性基因	编码	分离菌 ^b 的反应 ^c								
			研 61-14 (017)	长 64-8 (033)	北 1 (007)	研 64-38 (003)	研 54-04 (003)	稻 168 (101)	长 66-16 (001)	长 61-14 (005)	
新2号 爱知旭毛 石狩白毛 关东51号 露崎 福社 锦辉 PI 4 取手1号	Pi-k ¹	1	S	S	S	S	S	S	S	S	
	Pi-a	2	S	S	S	S	S	S	S	S	
	Pi-i	4	S	S	S	S	S	S	S	S	
	Pi-k	10	S	S	S	S	S	S	S	S	
	Pi-m	20	S	S	S	S	S	S	S	S	
	Pi-z	40	S	S	S	S	S	S	S	S	
	Pi-ta	100	R	R	R	R	R	R	R	R	
	Pi-ta ²	200	R	R	R	R	R	R	R	R	
	Pi-zf	400	R	R	R	R	R	R	R	R	

a. Pi-k 对日本小种不起作用。b. 括号内的数字是小种数目。c. S = 感病 R = 抗病

我提到的事实，说明至少在日本并不是所有的分离菌都是极其易变的。因此，同其它许多病害一样，小种可以利用选择的培养菌来研究。

从1962—1965年，日本的研究工作者利用了从很多国家（除日本外）采集的许多分离菌。外来的分离菌对日本鉴别品种的反应比日本分离菌的反应变化大。也经常发现菌的扇形体（Sectors）。但是，美国和日本的研究工作者从美国和日本选出有代表性的小种分离菌，并进行交换时，1963年得到96.5%是一致的反应。1964年得到83.9%是一致的反应（后藤等 1967）。

这些结果说明，外来的分离菌比本地的分离菌更容易变异，但绝不是说被选择的分离菌是极其易变的。我相信，在任何国家进行选择，获得稳定分离菌的可能性很大。

以前曾经发现病原变异性的频度因培养基而不同。马铃薯蔗糖琼脂培养基似乎加快变异性（松山和高坂 1970）。在国立农业技术研究所，把这类培养菌保存在有一层液体石蜡或树脂的斜面上。

当细心地避免污染时，对稻瘟病菌在水稻上致病的变异，曾有少量报道。加藤和佐佐木（1974）在4个品种的颖壳上用代表11个小种的24个分离菌接种82次，用连续再分离菌进行62次的接种中，只有两个再分离菌的毒性与原来的小种不同（表4）。

大面积种植单一品种和单一稻瘟病小种占绝对优势的地区，这个小种被认为受其他小种的污染最小。在这样的大田里，来自2个病斑的50个单孢分生孢子分离菌（中村 1971）和来自4个病斑的20—37个分离菌（藤川等 1972）表现了一致的毒性。在混有若干小种的田间，这些小种原先由一个

表 4 由无毒性小种接种的侵染小穗上再分离的结果

(加藤和佐佐木 1974)

小 种	被接种的分离苗	品种上的再分离 ^a			
		特特青	塔杜康	乌 尖	关东51
N-1	北373	S	S	S	S
	研62-03		S		
	东北65-105-5		S	S	S
N-2	研59-49	S	S	S	
	研62-42	S	S	S	S
	中66-45-3-1	S	S		S
N-3	长61-34	S	S		(S)
N-4	稻168				S
	研60-11		S	S	(S)
N-5	北540	S	S	S	S
	长61-14	S	S	S	S
C-1	研60-19	S	S	S	—
	东北63-454	S	S	S	—
	中66-64		S		—
C-3	长87	S	S	S	—
	研66-13		S		—
C-5	研61-14		S	S	—
	欧65-114	S	S	S	—
C-6	研64-109		S	S	—
	东北67-27		S	S	—
C-8	研63-104		S		
	研66-14	S	S		—
C-9	研66-111	S	S	S	—
	研64-144	S	S	S	—

a. S = 成功的再分离苗 (S) 毒性与原小种不同的再分离苗 空白处 = 再分离没有成功 — = 没有接种

病斑分离而来，但大多数分离菌表现单一小种反应（中村 1972，藤川等 1972；表 5）。

表 5 稻叶病斑上的小种
(中村等 1972, 藤川等 1972)

地 区	品 种	病斑数	分离菌数	鉴定为小种的分离菌数			
				C-8	N-2	N-3	其它
宇 莎, 大分	九重	1	20	20			
		2	20	20			
	铃穗	1	6		6		
		2	7		7		
美浓乡, 广岛	长香稻	1	50	48			2
	中手千本	1	50		44		6
八本松, 广岛	广 酒	2	50		36	1	14
		1	50		50		
		2	50		48		2
		8	50		50		

如果一个有毒性的小种,其大量孢子扩散到很多植株上,有时从抗病品种上的病斑偶尔能分离出几个有毒性的突变体。新关等(1973)利用这种技术,成功地选出了若干突变体。突变频率随分离菌和水稻的基因型而变化(表 6)。

稻瘟病菌的遗传

山崎等采用一些方法,获得了毒性、营养要求和对杀菌剂抗性发生了变化的突变体(1964)。这些突变体在遗传上十分稳定,可用来进行水稻抗性基因鉴定等多种研究。最近,

表 6 在抗病品种上，接种无毒性分离菌获得毒性的突变频度

(根据抗病品种上的病斑数与感病品种上病斑数的比例)

(新关等 1973)

被接种的抗病品种	利用的分离菌	突变频度
关东54	P2b	3×10^{-4}
	北 1	$< 2.4 \times 10^{-5}$
	研54-20	1.4×10^{-4}
	稻168	1.1×10^{-3}
鼎 锦	P2b	1.1×10^{-4}
	研53-33	9.1×10^{-5}
	稻72-a	1.5×10^{-4}
	北 1	$< 3.0 \times 10^{-5}$
Pi 1 号	稻72-a	1.2×10^{-3}
	北 1	7.0×10^{-4}
	研54-20	1.6×10^{-3}
	研54-04	1.7×10^{-5}
Pi 4 号	研53-33	$< 1.3 \times 10^{-5}$
	稻72-a	$< 1.6 \times 10^{-5}$
	北 1	$< 2.9 \times 10^{-5}$
	研54-20	$< 1.6 \times 10^{-5}$
藤系69	P2b	3.4×10^{-5}
	研53-33	3.0×10^{-5}
	北 1	$< 4.7 \times 10^{-5}$
	研54-20	$< 1.8 \times 10^{-5}$

对日本大量利用的春雷霉素和抗生素杀菌剂具有抵抗性的菌系，在山形县的田间有所增多。这个县4年多以来，把杀菌剂多次应用到各种作物上(三浦等 1976)。根据实验，在

含有 200ppm 抗生素的培养基上，从普通的敏感的分离菌中很容易选择到抗春雷霉素的菌系，突变率达10万分之一（片桐和上杉 1976，表 7）。

表 7 稻瘟菌抗杀菌剂系突变频度

（片桐和上杉 1976）

菌系	选择的杀菌剂浓度	频 度 ($\times 10^{-7}$)	对杀菌剂 ^a 的反应 ^b			
			KSM	Benomyl	IBP	HPA
野生	0	0	S	S	S	R
野生	200 ppm KSM	100	R	S	S	R
PTL-R	"	110	R	S	R	S
野生	2.0 mM IBP	34	S	S	R	S
KSM-R	"	22	R	S	R	S
野生	3.4 μ M Benomyl	1.1	S	R	S	R
PTL-R	0.1 mM HPA	4.0	S	S		R

a. KSM = 春雷霉素 Benomyl = 甲基-1-2-苯并咪唑 IBP = 异丙基

HPA = 二己基-N-苯基氨基磷酸

b. S = 感病 R = 抗病

除少数例外，分生孢子梗、分生孢子、萌发管和菌丝体都是单核的，大约 1—4 % 为两个核或两个以上的核，但似乎是暂时性的（转移的）（表8，9）。山崎和新关（1965）观察到，在联结过程中，一个菌系的细胞核迁移到另一方菌系的细胞里，形成异双核细胞，有时经过融合变成二倍体。他们报道，异核二倍体的许多单分生孢子分离菌以专养型、产硫化氢及对硫酸铜的抗性表现重组体的特征（表10）。他们提出准性重组是培养菌变异的一个可能原因。后藤和山中报道（1968），从含有两个小种的混合培养菌再分离的一个单孢分生孢子分离菌，其毒性与亲代分离菌不同。但我通过

表 8 稻瘟菌孢子内细胞核的数目

(鸟山等 未发表)

分离菌	每细胞细胞核数			观察的细胞数
	1	2	3	
11	434	6	0	440
104	179	0	0	179
北 1	142	2	0	144
188	421	1	0	422
15	693	7	0	700
A 168	212	2	0	214
总数	2081	18	0	2099

表 9 稻瘟菌菌丝体内细胞核数

(鸟山等 未发表)

分离菌	每细胞细胞核数			观察细胞数
	1	2	3	
183	207	2	0	209
105	299	2	0	301
A 168	128	4	0	132
5420	244	4	0	248
北 1	253	5	0	258
15	252	3	2	257
5404	275	10	1	286
104	197	2	0	199
爱 72	40	0	0	40
P 2	296	11	2	309
研 60-19	227	4	0	231
1-2	140	4	0	144
188	165	1	0	166
11	173	2	1	176
总数	2896	54	4	2956