

稻瘟病的 抗病育种

〔日〕清泽茂久 栉渊钦也 渡边进二 合著

朱奇武 译

杨 演 校

农业出版社

稻瘟病的抗病育种

清泽茂久
〔日〕栉渊钦也 合著
渡边进二

朱 奇 武 译
杨 演 校

农 业 出 版 社

内 容 简 介

这本小册子比较全面地介绍了日本稻瘟病抗病育种工作的现状和问题,并对今后育种方向提出了一些意见。可供研究遗传育种和植物保护方面的科技人员参考。

稻瘟病的抗病育种

(1モチ抵抗性育種及び育種研究の現状と問題点)

清泽茂久

〔日〕 桒渊钦也 合著

渡边进二

朱 奇 武 译

杨 演 校

农业出版社出版 新华书店北京发行所发行
农业出版社印刷厂印刷

787×1092 毫米 32 开本 1.75 印张 33 千字

1978 年 9 月第 1 版 1978 年 9 月北京第 1 次印刷

印数 1—45,000 册

统一书号 16144·1825 定价 0.15 元

译 者 的 话

六十年代以来，国内外在抗病育种方面，都已注意到专化性抗病品种利用几代之后失去抗性的现象，为了解决这个问题，有的在专化性抗性育种本身上谋求改进，有的试图培育非专化性抗病品种，有的对病原菌小种的遗传变异和品种抗病性遗传之间的关系进行探索。我国在这方面的研究探索上也积累了不少可贵的资料。这本小册子是作者根据他们国内的大量资料并参考其他国家的文献，比较全面地介绍了日本抗稻瘟病育种工作的情况和问题，并对今后抗病育种方向提出一些意见，可供我们在研究这项工作中参考。

品种的抗病性，一般分为专化性抗性（有的称垂直抗性）和非专化性抗性（有的称水平抗性）两类。在日本一般前者称为真正抗性，后者称为田间抗性。这本小册子在翻译时，对这个名词未做对译，只在各节的标题上用括弧加以标注，请读者注意。

这本小册子所据原文，原载日本《农业与园艺》（1975年1—5期），文中引述的事实与观点，原文都注明出处和时间，翻译时有所删节。文后所附参考文献一百余篇，译文从略。

一九七八年一月

目 录

一、稻瘟病抗病育种的历史	1
二、稻瘟病抗病育种的现状	3
三、抗病品种的感病化与有关问题的研究	6
(一) 真正抗性 (专化性抗性) 与田间抗性 (非专化性抗性) 的分类	7
(二) 真正抗性 (专化性抗性) 与田间抗性 (非专化性抗性) 的性质	9
(三) 抗病品种感病化的原因	13
(1) 病原菌的病原性变异	13
(2) 随着真正抗性 (专化性抗性) 引入而田间抗性 (非专化性抗性) 减弱	14
(3) 杂交亲本的感病性	15
(4) 多施肥和减少农药撒布量	15
(5) 病原性菌系的自然增加	15
四、抗病育种方向的探讨	16
(一) 关于确定育种方向的研究	17
(二) 小种分布变动的主要因素——稳定性选择	23
(三) 小种频率变动的主要因素——栽培品种的基因型	25
(四) 关于各种育种方向的问题	29
(1) 田间抗性 (非专化性抗性) 的利用	29
(2) 田间抗性 (非专化性抗性) 与真正抗性 (专化性抗性) 的组合	30

(3) 不同的真正抗性 (专化性抗性) 基因的混合栽培 (多系混合方式)	33
(4) 不同的真正抗性 (专化性抗性) 品种的交替栽培	34
(5) 一品种内多个真正抗性 (专化性抗性) 基因的聚合	35
(6) 实际栽培中的抗病品种的评价	36
五、抗病性的鉴定	38
(一) 真正抗性 (专化性抗性)	39
(二) 田间抗性 (非专化性抗性)	42
(三) 穗稻瘟病的抗病性	45
六、结束语	50

一、稻瘟病抗病育种的历史

草笛、虾夷等抗病品种，1963年在日本各地相继感病，损失很大。这些抗病品种是由具有高度抗病性基因的中国稻杂交育成的。这些抗病品种突然变为感病的现象，不仅见于稻瘟病，在其他病害方面，其他国家也有发生。因此，各国在抗病育种方面逐渐产生一些新的设想。本文试以稻瘟病为中心，论述抗病育种的现状以及其他有关的问题。

日本稻瘟病抗病育种，同其他作物各种性状育种一样，是从普通品种的选拔开始的。根据安田的说法，关于稻瘟病抗病性的品种间差异的最早记录是白井于1896年做出的。岛根县的广田龟治花费数年功夫育成的龟治的抗稻瘟病品种，大约是在1970年前后才被广泛承认。由杂交法进行育种始于1910年，但在短期内并未走上轨道，至1916年公布施行加强米麦品种改良事业法案，杂交育种才真正走上轨道。自从1919年以来，杂交品种开始被采用为奖励品种。

此后，分别育成农林6号和农林8号作为对穗稻瘟病和对叶稻瘟病抵抗力强的品种，并且更进一步将两者的抗病性组合起来，由杂交育成农林22号。

由于日本本地品种的抗病性不够充分，所以多次使用中国陆稻品种与之杂交，继续育成了抗病性强的双叶、真珠、

若叶、黄金锦、丰千本、千本优、银河、誉锦等品种。

上述几个品种主要是为适应关东以西地区育成的。作为东北、北海道地方的品种，则利用关山所具有的抗病性，育成了石狩白毛、农林 34 号等品种。同时，还吸取了上述中国陆稻血统的双叶与善石早生杂交而产生了藤坂 5 号，而且与农林 17 号杂交产生了耐寒性品种富士稔（1960），更进一步采取辐射处理产生了黎明（1966）。这些品种目前仍作为具有稳定抗病性的品种来栽培，并且作为抗病性的亲本来使用。此外，宫城县的三善和秋田县的丰锦也被评为抗病品种。

另一方面，松尾在 1943 年对从世界各国搜集来的水稻品种进行稻瘟病抗病性鉴定时，发现外国品种中有许多高度抗病的品种。根据这个发现，在 1943 年使用中国的品种杜稻和荔支江与日本品种进行杂交，育成了高度抗病性系统关东 51—55 号。以后以这个系统为母本又育成了草笛（1960）、手稻（1962）、虾夷（1962）、大淀（1962）、满月糯（1963）等抗病品种。

爱知县农业试验场使用中国品种华北水稻育成了 BR No.1 和峰光。

除中国稻以外，利用其他外国稻来育种是由繁村在中国农业试验场（译注）开始的。后来北村继承他，先后育成 Pi No.1—5 及其他品种。此后，又以该场育成的系统为母本育成霜北（1962）、土佐千本（1966）、里稔（1968）等。

译注：在日本列岛中部的岛根、鸟取、冈山、广岛、山口五县总称为“中国”，此处中国农业试验场是日本农林部直属的设在那个地区的农场。

二、稻瘟病抗病育种的现状

如第1表所示, 现在各育种地都掌握着含有各种抗病性主效基因的有希望的系统。这些系统在实用特性上大多比原有的对照品种为优, 均正作为候补的新品种供当地试验。但目前, 草笛、虾夷等 $Pi-k$ 品种 (具有 $Pi-k$ 基因的品种) 已有感病表现, 而福锦 ($Pi-z$)、霜北 ($Pi-ta$, $Pi-a$)、里

第1表 具有真正抗性基因 (专化性抗性基因) 的有希望的系统

育种地	系统名	基因型	组合	备考
北海道	北海231号	$Pi-ta$	(Pi No. 5 $\times$ (早生锦 $\times$ 荣糯)) $\times$ 松前	
	北海234号	($Pi-zt$)	(砦2号 $\times$ 上育342号) $\times$ 北海220号	
藤板	藤系87号	$Pi-a$, $Pi-ta$	虾夷 $\times$ 下北	
	藤系99号	$Pi-ta^2$	Pi No. 5 $\times$ 黎明	
	藤系105号	($Pi-ta$)	丰锦 $\times$ 下北	
东北	奥羽276号	$Pi-z$	(奥羽239号 $\times$ 富士稔) $\times$ 大系91号	大系386号 ($Pi-ta^2$) 大系437号 ($Pi-z$)
	奥羽279号	$Pi-z$	(奥羽239号 $\times$ 富士稔) $\times$ 大系91号	
	奥羽280号	$Pi-k$, $Pi-z$	奥羽245号 $\times$ 藤系69号	
	奥羽285号	$Pi-ta^2$, $Pi-z$	(越南38号 $\times$ 大系386号) $\times$ 大系437号	
	奥羽286号	$Pi-z$	奥羽244号 $\times$ 笹锦	
	奥羽287号	$Pi-z$	福锦 $\times$ 奥羽268号	
	奥羽292号	($Pi-ta^2$, $Pi-z$)	Pi No. 4 $\times$ (越南38号 $\times$ 大系437号)	

(续)

育种地	系统名	基因型	组合	备考
北 陆	北陆 97 号	Pi-ta ²	(万两×R48)×山背锦	R4-8 (Pi-ta)
	北陆 89 号	Pi-a, Pi-k	BR No.1 × + 和田	
福 井	越南 96 号	Pi-z	奥光×奥羽244号	中国27号(秋师) (Pi-ta ²)
	越南107号	Pi-ta ²	中国27号×丰年早生	
	越南109号	Pi-ta ²	中国27号×奥光	
	越南111号	Pi-z	万两×福锦	
稻 桥	中部 21 号	(Pi-zt)	草笛×岩 2 号	
中 国 (译注)	中国 62 号	Pi-ta ²	秋师×丰年早生	奈系212号 (Pi-ta)
	中国 63 号	Pi-z	(R181×藤系71号)×(藤系67号×奥光)	
	中国 64 号	Pi-ta ²	秋师×丰年早生	
	中国 65 号	Pi-ta	奈系212×关东77号	
九 州	西海130号	(Pi-ta ²)	灵峰×永住	
	西海131号	(Pi-k)	(金南风×草笛)×西海76号	
	西海139号	(Pi-ta ²)	西风×灵峰	
	西海141号	(Pi-ta ²)	西风×灵峰	
	西海142号	(Pi-ta ²)	西风×灵峰	
	西海143号	(Pi-ta ²)	筑紫晴×灵峰	
宫 崎	南海糯51号	Pi-k	满月糯×丰沃	铃风(Pi-a, Pi-k)
	南海 53 号	Pi-a, Pi-k	宫系1430号×铃风	
鹿儿岛	西南糯50号	Pi-k	善光寺糯×神乐糯	
	西南 53 号	Pi-z	(藤系71号×藤系67号)×奥光 ²	
	西南 54 号	(Pi-k)	山路早生×千福	
	西南 55 号	(Pi-z)	奥羽244号×(爱国早稻 3 号系×越路早生)	
	西南 56 号	(Pi-k)	西南18号×藤系69号	
	西南糯57号	(Pi-k, Pi-z)	神乐糯×奥羽244号	

() 内为推定基因型。

译注: 在日本列岛中部地区有五个县总称为“中国”, 此表所列中国是指那个地区。

稔 ($Pi-ta^2$)、灵峰 ($Pi-ta^2$) 等品种也有感病的问题。因此, 在各育种地育成的新的有希望的系统也要考虑到具有很大感病化的危险才好。之所以如此, 就是因为大部分的育种地对具有 $Pi-z$, $Pi-ta$, $Pi-ta^2$, $Pi-z^t$ 等新系统的田间抗性 (非专化性抗性) 至今仍不能进行鉴定, 因此, 现在缺乏有关田间抗性的情报, 即使有的话, 也非常稀少。

鹿儿岛农业试验场提出的作为 1974 年度候补新品种的西南糯 50 号具有 $Pi-k$ 基因, 当地认为是有希望的品种, 后来根据在稻桥检查的结果, 由于推定田间抗性极弱, 所以从候补新品种中删掉了。这是品种抗病性鉴定的一个例子。

过去的抗病育种方向, 是积极利用含有 $Pi-z$, $Pi-ta$, $Pi-ta^2$, $Pi-z^t$ 等基因的 Pi No.1—5 和 54 BC—68 等中间母本, 使它们渗入到现有的优良品种 (仅对稻瘟病具有弱点的品种) 中去的办法。结果正如第 1 表所示, 育成了不少有希望的系统。但因大多数育种地并未发生侵染含有这些真正抗性 (专化性抗性) 基因系统的菌系, 所以至今还不能作田间抗性的检查。

过去, 认为引入真正抗性基因 (专化性抗性基因) 是抗病育种的主要途径, 因而在这方面大花精力, 但是, 按此方法育成的不少优良品种, 近年来相继发生感病现象, 这使育种家受到很大冲击, 甚至对引入真正抗性基因的抗病育种方向失去信心。同时对以往循此方向积累起来的育种材料, 以新的观点加以检查之后, 便由育种地将那些认为田间抗性希望不大的 $Pi-k$ 品种群大量摒弃了。这时候在育种家中流

行着一种 $Pi-k$ 神经过敏症。 $Pi-k$ 品种群的感病化是一个新问题，而且又是全国性的，所以这种所谓 $Pi-k$ 冲击显得特别强烈。对比之下， $Pi-z$ 、 $Pi-ta$ 、 $Pi-ta^2$ 等，虽在局部地区也有感病的情报，但习惯于在实践中感性地认识事物的育种家们很可能不自觉地认为要比 $Pi-k$ 安全，因而会把含有 $Pi-z$ 和 $Pi-ta^2$ 等基因的育种材料作为大有希望的系统来采用。

总之，关于真正抗性的利用，育种家们不那么自信了。那些含有真正抗性基因的系统，越是认为有希望，越可能扩大种植面积，因此，他们就不能不为感病化而担忧。

由于上述情况，日本的稻瘟病抗病育种工作现在有回过头来利用田间抗性的倾向。但这个设想是消极的，不过是认为依靠田间抗性品种没有象真正抗性品种那样会突然暴发感病危险而已。

三、抗病品种的感病化与有关问题的研究

由引入具有高度抗病性的中国品种育成的草笛、虾夷等品种，推广普及二、三年后，迅速发生感病现象，危害很大。感病情况见第2表。这种现象不仅在日本，在其他国家各种作物上也都有发现。这样的现象称为抗病性品种的感病化。这种现象发生以后，各国均已着手进行探明原因，研究对策。兹将这些研究的结果扼要叙述于后。

(一) 真正抗性 (专化性抗性) 与田间抗性 (非专化性抗性) 的分类

把抗病性分为真正抗性与田间抗性两类来区别对待是比较恰当的。

后藤等 (1961, 1964) 用喷雾接种法, 鉴定了许多品种的抗病性和菌株的致病性, 成功地将这些品种和菌株按照其抗病性和致病性分为若干群。山崎、清泽 (1974) 从后藤等采集的菌株 (原注) 中选出 7 个作为鉴别菌株, 用注射法鉴定了大多数品种, 将日本的普通品种和育成品种分为 12 个类型。根据他们的经验, 水稻稻瘟病抗病性可明确地分为两类。现在在日本称之为真正抗性和田间抗性。给这两个名词所下的定义因研究者而异。按照后藤和清泽的意见 (两者多少也有不同), 较为通俗的说法, 真正抗性是指不产生形成孢子的大型病斑, 而田间抗性则是指虽产生大型病斑, 但因其数量不多, 或因其减少孢子的形成量, 从而使病原菌的增殖受到抑制。当然, 在学术上还应做出更严密的定义 (参见后述)。

依照这样的看法, 可以说, 以往水稻稻瘟病抗病品种的育成, 初期是利用田间抗性, 但至后期主要是利用真正抗性, 即由田间抗性育种转变为真正抗性育种。

原注: 本文所称菌株是指分离的单体, 由一个菌株孳生的菌株群则称为菌系。

第2表 真正抗性品种感病化的实况调查

品 种	县	感病化 年 份	品 种 寿 命*	感 病 化 的 原 因**	文 献
草笛 (Pi-k)	栃木 茨城 福岛 山梨	1964	3***	多肥, 环境 条件	伊藤, 1967
		1963	2***		
		1964	4***		
		1964	3***		
	富山	1965	3***	多肥, 环境 条件, 栽秧迟, 追肥过多	伊藤, 1967 泽崎、守田, 1966
	大分	1965			藤川等, 1972 a, b
Pi-k 品种	新潟			种植率增加 环境条件	岩田、安部, 1966 岩田, 1968 岩田等, 1969, 1970
穗波 (Pi-k)	长野	1969	1	田间抗性弱	下山, 1972 下山、寺泽, 1972
雨后锦 (Pi-k)	秋田	1965	3		柳田、石乡冈, 1966 柳田, 1972
藤系69号 (Pi-k)	青森	1965— 1967			柳田, 1972
立穗波 (Pi-k)	山形	1968	2		柳田, 1972 柳田, 1973
虾夷, 手稻 (Pi-k, Pi-aa)	北海道	1964	2		岩田等, 1965 泽崎等, 1972
峰光 (Pi-k, Pi-a, Pi-m)	爱知	1968	3		中西、西冈, 1972
福锦 (Pi-z)	福岛	1969	5		山田等, 1970
霜北 (Pi-ta, Pi-a)	青森	1969	4	环境, 栽培 技术, 气候	田中等, 1970 柳田, 1972
	山形	1969	3		柳田, 1972
Pi No. 5	广岛	1962	3***		中村、石井, 1968 中村等, 1972

* : 一般是指感病化年——奖励品种审定年。

** : 没有注明小种频率的变化。

*** : 感病化年——引入年。

(二) 真正抗性 (专化性抗性)

与田间抗性 (非专化性抗性) 的性质

清泽与共同研究者们按照这样的区分对真正抗性进行了基因分析, 迄今为止 (1974 年) 发现 13 个基因。前述抗病品种的抗病性究竟是属于真正抗性, 还是属于田间抗性, 以及真正抗性的抗病性是依据哪种抗性基因, 均见第 3 表所示。

换言之, 可以认为, 以前发现的一切真正抗性几乎都是由主效基因控制的。不过, 这里多少产生了一些混乱, 即在新 2 号型和爱知旭型品种中对菌系研 54—04 表现 M—R 反应的品种为多数 (例如农林 22 号、银河、荣锦等)。现在弄清, 这些品种的抗病性并非由单一的主效基因控制, 而是由 1 个主效基因 (其他主效基因的作用力弱) 同 2、3 个微效基因控制的。由于弄清这些品种具有田间抗性, 所以它们的抗病性对于象研 54—04 那样致病力微弱的菌系是作为真正抗性起作用的, 而对于普通菌系则起着田间抗性的作用。

目前所有已经发现的控制真正抗性的基因中, 除最近发现的基因 π i—ta 外, 所有含有这些基因的品种, 都已发现有使它们致病的菌系。因为这些菌系并不侵染含有其他真正抗性基因的品种, 所以可以肯定它们只侵染某种特定的基因。具有那样高度抗病性的品种被某种特定菌系侵染的现象, 在锈病、白粉病、疫病等许多作物病害中都有发现。这些病的寄主与病原菌之间的抗病性和感病性的对应关系, 可以从寄主中所含有的某种抗病性基因同病原菌中与之特异对应的非致

第3表 关于水稻品种稻瘟病抗病性的分类和基因分析结果所发现的抗性基因

品种类型	基因型	系					在育种历史项下记述的品种谱系		
		P-2b	菌研 53-33	稻72	北1	研 54-20		研 54-04	稻 168
新2号型	+	S	S	S	S	S	M-S	S	农林6号, 农林8号, 农林22号, 战捷, 真珠, 龟治, 银河, 善石早生, 若叶...
爱知旭型	Pi-a	S	S	R	S	S	M-S	R	双叶, 丰千本, 普锦, 富士稔, 黎明, 千本优...
石狩白毛型	Pi-i	M	S	M	S	MS	MR	M	关山, 石狩白毛, 农林34号
关东51号型	Pi-k	MR	S	S	R ^b	R ^b	R ^b	R ^b	莪支江, 关东51-55号, 草笛, 满月精
神糯型	Pi-ta	S	S	M	MR	M	MR	S	土佐千本
Pi No. 4	Pi-ta ²	S	M	R ^b	R	R	R	MR	Pi No. 3, Pi No. 4, Pi No. 5, 黑稔
福锦型...	Pi-z	M	M	M	MR	M	MR	M	
磐1号型	Pi-z'	R ^b	R ^b	R ^b	R ^b	R ^b	R ^b	R ^b	
新雪型	Pi-a	M	S	R	S	MS	MR	R	三善
杜	Pi-i	MR	S	R	R ^b	R ^b	R ^b	R ^b	杜稻, 手稻, 虾夷, 大淀, 华北水稻..., IR No. 1..., 峰光
稻北型	Pi-k	S	S	R	MR	MR	MR	R	Pi No. 1, Pi No. 2, 霜北
辛尼斯型	Pi-a	M	M	R	MR	MR	MR	R	
	Pi-z								

新2号型和爱知旭型品种中的品种抗病性似应视为田间抗性。

*, 根据江塚等(1969)

**, 根据中西, 西冈等(1967)

***, 在福锦型中包含着不具有Pi-z的北海188、189号等品种。

****, 包含着Pi-m基因。

病性基因遭遇时（即含有某种抗病性基因的品种受到具有与这种抗病性基因特异对应的非致病性基因的菌系感染时），产生抗病性（或非致病性）反应得到说明（Flor, 1956；清泽，1969）。这样的关系称为基因对基因的关系。这种学说称为基因对基因的学说（Gene for gene theory）。

这就可以明确，迄今所发现的大部分真正抗性都同时存在着侵染它们的特异菌系，也就是说大部分真正抗性都具有菌系特异性。这样的菌系特异性（往往简称为特异性）是否在田间抗性上也存在，还需探讨。据新关（1967）的研究报告，将8个菌系接种于许多品种上，在温室内鉴定其田间抗性，结果表明，在这些品种的田间抗性中并无菌系特异性，田间抗性是可以拿一个菌系进行鉴定的。但后来柚木等在1970年查清，在st No.1的田间抗性中具有菌系特异性。可是一般来说，认为在田间抗性中不具有菌系特异性的居多。

在田间的条件下真正抗性与田间抗性具有如下的作用。通常在某个品种上病原菌的增殖情况呈S形曲线。这个曲线一般是按照公式（1）

$$y = \frac{y'}{1 + ke^{-r(t - \frac{t^2}{2T})}} \quad (\because k = \frac{y' - y_0}{y_0}) \quad \text{公式 (1)}$$

来表示的（清泽，1972）。在式中，y是病斑数，y'是植物上能产生的最大病斑数，e是自然对数的底，t是开始传染以后的日数，r是传染速度（增殖率），T是到传染停止时的日数。结果是，病斑数距离y'不大，而且t变为T时，病斑数增加的曲线（病势进展曲线）则变为平直形。