

水稻白叶枯病抗原与病原 间互作效应的研究

王润华 黎祖强 王国昌 卢永根 何汉生

(农学系)

(植保系)

提 要

以水稻白叶枯病病原细菌 (*Xanthomonas campestris* PU.Oryzas) 的41个菌株, 对9个水稻品种作抗病性鉴定。利用Tai氏所提供的分析方法, 估测和分析各供试品种及病原菌株遗传型稳定性参数。试验结果表明, 抗原品种与病原菌株之间存在很显著的互作。根据平均病级及抗病性稳定性程度, 把水稻品种划分为8个类型; 还根据致病力的强弱及致病性的稳定性的程度, 把病原菌株划分为6个类群。本文对水稻白叶枯病抗病性鉴定中的“标准鉴别品种”应具备的条件提出初步意见。还从供试菌株中筛选出一套具有稳定致病力的鉴别菌株。

关键词 水稻白叶枯病; 基因互作; 抗病性的稳定性; 菌株区分

引 言

近年来, 国内外学者对水稻白叶枯病的抗原与病原开展了广泛的研究。各国根据国际水稻研究所 (IRRI) 提供的、具已知不同抗性基因的两套鉴别品种, 对各自国家或地区的菌系所作的鉴别结果表明, 不同国家或地区菌系的致病力有明显差异^[1,2]。

方中达、许志刚^[1]以分布于我国的200多个菌株对他们所提出的一套鉴别品种作抗病性鉴定, 结果认为, 我国白叶枯病菌的致病力只有数量上的差异, 而没有象小麦秆锈病那样生理小种分化的现象。另外, 一些学者以不同的鉴别品种对当地菌系作抗病性鉴别的结果认为, 白叶枯病不同菌株的致病力, 除了数量上的差异外, 在少数菌株与品种间还存在分化性^{[2][3][4][5][6][8][11]}。McW等^[14]指出, 白叶枯病病原与抗原间似乎也存在基因对基因的相互关系。

似乎更多的学者注意到抗原与病原间的互作关系, 倾向于承认病原菌菌株存在“分化性”。虽然如此, 但在所见到的有关报道中, 对于上述互作关系是否真实存在所作出的判断, 均仅以抗病性鉴定中各遗传型的表型表现的差异为依据, 也未能对不同品种与不同菌株间互作效应的大小, 提供可比较的尺度。本研究企图通过对有关遗传参数的估

1987年9月10日收稿

算与分析,以一定的数量指标,比较不同品种抗病性的强弱及抗病性的稳定性;同时还比较不同菌株致病力的强弱及致病力的稳定性。从而为抗病育种寻求高抗且具稳定抗性的基因源提供较为有效的手段;也为病原菌菌群的区分提供一定的理论根据。

材 料 和 方 法

(一) 供试水稻品种与病原菌株

供试材料包括从高抗到高感的水稻品种共9个(表1)

供试菌株是从本校植保系保存的、于广东珠江三角洲病区搜集和鉴定的菌株中,选出致病力由高到低的代表菌株共41个。各菌株的代号及编号见表5。

(二) 试验处理与抗性鉴定方法

9个品种,41个菌株,三次重复,共1107个小区。随机区组设计。试验于1982年在本校实验农场进行,7月15日播种,8月5日移植,插植规格 $16.5 \times 16.5\text{cm}$,单株植。于水稻剑叶全出时,以新制备的浓度为3亿/ml的菌液,按Kauffman氏剪叶法作人工接种。每小区接种10株水稻,每株接5片叶。接种后3周调查各叶片的病斑长,以小区平均病斑长换算为小区平均病级。病级的分级标准参照方中达等^[1]及徐美明等^[7]的方法,并作一定调整(表2)。

表 2

病级的分级标准

病 级	1	2	3	4	5	6
小区平均病斑长 (cm)	0.1—1.0	1.1—2.0	2.1—4.0	4.1—8.0	8.1—12.0	12.1以上

(三) 统计分析方法

在复因子随机区组方差分析的基础上,按Tai^[15]所提供的遗传型稳定性参数的分析方法,分别以菌株为自变量,估算各供试品种与自变量的互作效应随自变量变异的直线响应($\hat{\alpha}_i$)及这一直线响应的离差($\hat{\lambda}_i$);同时以品种为自变量,估算各菌株与自变量的互作效应,随自变量变异的直线响应($\hat{\alpha}_j$)及这一直线响应的离差($\hat{\lambda}_j$)。(i=1、2、3、……9, j=1、2、3、……41)。

$\hat{\alpha}$ 值的最小值为-1,最大值为+1,平均值为0; $\hat{\lambda}$ 的最小值为0,最大值为+∞,

表 1 供试水稻品种的名称及类型

代号	品种名称	类型	代号	品种名称	类型
1	IR26	早籼	6	包胎矮	晚籼
2	TKM6	早籼	7	江宁糯	早粳
3	南梗15	早粳	8	珍珠矮11	早籼
4	农垦57	早粳	9	金刚30	早籼
5	窄叶青8	早籼			

平均值为1。当 $\hat{\lambda}$ 等于0时,表示该遗传型是绝对稳定的,但这种遗传型几乎是不可能出现的,而应以 $\hat{\lambda} = 1$ 为满足^[13]。因此,一个稳定的遗传型,应具备 $\hat{\alpha} = -1, \lambda = 1$ 的条件,而一个具有平均稳定性的遗传型,则应具备 $\hat{\alpha} = 0, \hat{\lambda} = 1$ 的条件。

结 果 和 分 析

按复因子方差分析的结果表明,不同品种的抗病性、不同菌株的致病力差异都很显著,不同品种与菌株间的互作效应差异也很显著。

(一) 不同品种抗(感)病性的稳定性分析

以41个菌株为自变量,计求各品种抗(感)病性的稳定性参数 $\hat{\alpha}_i$ 及 $\hat{\lambda}_i$,并计算出各品种对所有供试菌株抗性鉴定的平均病级 $\bar{X}_i$,列于表3。

1. 不同品种抗(感)病性的稳定性比较:由Tai^[15]提供的计算式,求得 $\hat{\alpha}_i = 0$ 的90%及98%置信区间的极值见表4。

$\hat{\lambda}_i$ 具有F值的基本性质,服从F分布,设 λ_0 为 $\hat{\lambda}_i$ 的期望值,当 $\lambda_0 = 1$ 时,概率水准 $P = 0.95$ 的置信区间为 $0.704 \leq \lambda_0 \leq 1.42$ 。当 $\lambda_0 > 1$,同样概率水准下,求得 $\lambda_0 = 2, \lambda_0 = 3, \lambda_0 = 5$ 和 $\lambda_0 = 7$ 时,各 λ_0 定值下的置信上限分别为2.75, 3.96, 6.35及8.68。

根据4表的资料作出图1中的双曲线,并根据 $\lambda_0 = 1$ 的两个极值及 $\lambda_0 > 1$ 时各 λ_0 定值的置信上限,作出图1中的垂线。头两条垂线表明 $\lambda_0 = 1$ 时的极值,余下的垂线满足 $\lambda_0 > 1$ 的置信上限。同时,以表3所列9个品种的 $\hat{\alpha}_i$ 及 $\hat{\lambda}_i$ 值,作出各供试品种在图1中的分布。

表3 9个品种抗病性的稳定性参数及平均病级

代号	品种名称	$\hat{\lambda}_i$	$\hat{\alpha}_i$	$\bar{X}_i$
1	IR26	-0.607	6.425	1.398
2	TKM6	-0.00199	5.276	3.233
3	南粳15	0.134	6.096	3.628
4	农垦57	0.0484	3.244	3.901
5	窄叶青8	0.226	3.587	4.224
6	包胎矮	0.0330	2.987	4.482
7	江宁糯	0.122	1.791	4.808
8	珍珠矮11	0.0952	2.937	5.062
9	金刚30	-0.0496	3.261	5.313

*总平均病级 $\bar{X}_{..} = 4.006$

表4 在一定的 $\hat{\lambda}_i$ 值下 $P = 0.90$

及 $P = 0.98$ 时 $\hat{\alpha}_i = 0$ 的置信极值

$\hat{\lambda}_i$	1	2	3	5	7
0.90	0.0589	0.0833	0.1020	0.1317	0.1558
0.98	0.0789	0.1116	0.1367	0.1764	0.2085

图 1 中的双曲线以及各垂线把 $(\hat{\alpha}_i, \hat{\lambda}_i)$ 面积划分为不同的稳定性区间。其中: (1) A 区为 $\hat{\alpha}_i = 0, \hat{\lambda}_i = 1$ 的期望区间, 即属平均稳定性区间; (2) B 区为 $\hat{\alpha}_i < 0, \hat{\lambda}_i = 1$ 的期望区间, 即属超平均稳定性区间; 在供试品种中, 没有任何一个品种落在 A、B 区。(3) C 区为 $\hat{\alpha}_i = 0, \hat{\lambda}_i > 1$ 的期望区间, 即属接近平均稳定区间。处于 C 区的有品种 2、3、4、6、8 和 9 共 6 个; (4) D 区为 $\hat{\alpha}_i > 0, \hat{\lambda}_i > 1$ 的期望区间, 即抗(感)性不稳定区间。处于 D 区的有品种 5 和 7 两个; (5) IR26 的 $\hat{\alpha}_i$ 值接近 -1, 表明该品种对不同菌株的抗性非常稳定, 具广谱抗性的特质; 而由于其 $\hat{\lambda}_i$ 偏大, 预知其抗性表现易受环境条件的影响。

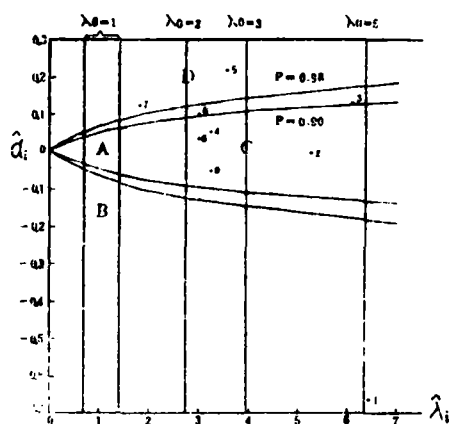


图 1 9 个品种抗(感)病性的稳定性分布

2. 抗性水平与抗性稳定性分析: 根据表 3 的资料, 以 $\bar{x}_i$ 为横座标, $\hat{\alpha}_i$ 为纵座标, 作出供试 9 个品种的分布图 (图 2)。图 2 中, 以总平均病级 $\bar{x}_{..} = 4.006$ 作为中抗与中感的分界, 平均病级 ≤ 3.00 为高抗界限, 平均病级 ≥ 5.0 为高感界限; 同时, 在 $\hat{\alpha} = 0$ 处作一平行线。于是, 把图 2 的 $(\bar{x}_i, \hat{\alpha}_i)$ 面积分为 8 个区域。其中: (1) A 区为高感稳定区。该区有品种金

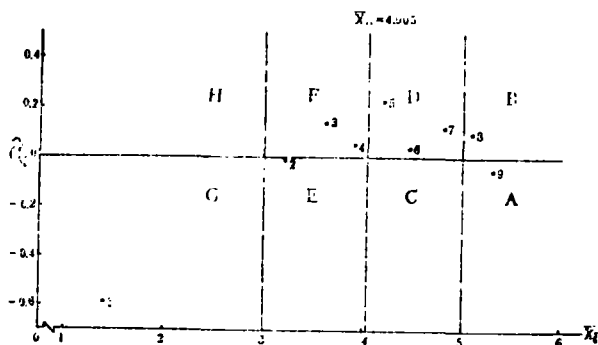


图 2 9 个品种的平均病级及抗(感)病稳定性

刚 30; (2) B 区为高感不稳定区。该区有品种珍珠矮 11; (3) C 区为中感稳定区。供试品种中, 没有任一品种在该区出现; (4) D 区为中感不稳定区。该区有品种窄叶青 8、包胎矮和江宁糯共 3 个; (5) E 区为中抗稳定区。该区有品种 TKM6; (6) F 区为中抗不稳定区。该区有品种南梗 15 和农垦 57 共 2 个; (7) G 区为高抗稳定区。该区有品种 IR26; (8) H 区为高抗不稳定区。供试品种中, 没有任一品种在该区出现。

从上面的分析可见, 不同品种既表现抗性水平的差异, 也表现出抗性稳定性的差异。IR26 是一个高抗且具广谱抗性的品种, 不失为抗病育种的良好抗原; 抗(感)性稳定区域, 即 A、C、E、G 区内的品种、或者处于接 $\hat{\alpha} = 0$ 的品种, 包括品种 1、2、3、4、6 和 9 这五个品种, 显然是比较好的“标准鉴别品种”。

(二) 不同菌株的致病力及其稳定性分析

以 9 个品种为自变量, 计求各供试菌株的稳定性参数 $\hat{\alpha}_j$ 及 $\hat{\lambda}_j$, 并计算出各菌株对所有供试品种抗性鉴定的平均病级 $\bar{X}_j$ 列于表 5。

1. 不同菌株致病力的稳定性比较: 计求出在一定 $\hat{\lambda}_j$ 值下, 概率水准 $P = 0.90$ 及 $P = 0.98$ 时, $\hat{\alpha}_j = 0$ 的置信限, 列于表 6。

表 5 41 个菌株的致病力稳定性参数及平均病级^{*}

代号	菌株	$\hat{\alpha}_j$	$\hat{\lambda}_j$	$\bar{X}_j$	代号	菌株	$\hat{\alpha}_j$	$\hat{\lambda}_j$	$\bar{X}_j$
1	R×17	0.0873	7.281	4.687	22	R×129	-0.176	4.065	2.748
2	R×70	-0.1700	6.719	3.056	23	R×131	0.1396	2.011	4.515
3	R×69	0.0137	3.443	4.730	24	R×186	0.1490	1.562	4.433
4	R×74	0.2105	7.642	4.770	25	R×139	-0.00158	1.199	4.026
5	R×72	-0.1005	3.069	5.148	26	R×140	0.1597	1.347	4.341
6	R×73	-0.2767	2.580	3.341	27	R×142	0.2134	1.819	4.322
7	R×71	0.0252	2.816	3.981	28	R×164	0.1086	3.934	3.907
8	R×77	-0.0000126	3.089	4.789	29	R×172	0.0833	0.640	4.422
9	R×100	-0.2677	3.053	5.248	30	R×150	0.2300	0.954	4.481
10	R×101	0.00145	4.106	3.900	31	R×155	0.1903	1.186	4.619
11	R×103	0.00311	2.651	3.930	32	R×156	-0.1052	1.935	3.400
12	R×104	-0.00558	3.433	3.763	33	R×157	-0.00123	1.137	4.004
13	R×120	-0.414	2.950	2.519	34	R×158	-0.0820	0.808	3.385
14	R×190	-0.0520	3.130	3.900	35	R×159	0.2175	3.566	4.011
15	R×121	-0.390	4.466	2.515	36	R×160	0.1830	2.590	4.644
16	R×68	-0.246	2.353	2.681	37	R×161	0.1519	1.419	4.381
17	R×82	0.152	0.314	4.500	38	R×179	0.1020	2.932	3.876
18	R×102	-0.00994	1.517	3.978	39	R×175	0.1604	3.433	4.026
19	R×123	-0.254	3.731	2.800	40	R×176	-0.0174	0.521	3.774
20	R×127	-0.00313	0.589	4.748	41	R×182	0.0481	3.874	3.319
21	R×128	0.0341	1.666	4.663					

* 总平均病级 $\bar{X} = 4.006$

表 6 在一定 $\hat{\lambda}_j$ 值下 $P = 0.90$ 及 $P = 0.98$ 时 $\hat{\alpha}_j = 0$ 的置信限

$\hat{\alpha}_j (\pm)$ P	$\hat{\lambda}_j$					
	1	2	3	5	7	9
0.90	0.1073	0.1517	0.1858	0.2399	0.2839	0.3219
0.98	0.1588	0.2245	0.2750	0.3551	0.4021	0.4764

根据F分布,求得 $\hat{\lambda}_j$ 的期望值 $\lambda_0 = 1$ 时,概率水准 $P = 0.95$ 的置信区间为 $0.496 \leq \lambda_0 \leq 2.015$,同时求得 $\lambda_0 > 1$,即 $\lambda_0 = 2, \lambda_0 = 3, \lambda_0 = 5, \lambda_0 = 7$,概率水准 $P = 0.95$ 时的置信上限分别为:2.015、3.790、5.205、8.000及10.605。考照图1的方法作出图3。并根据表5的资料作出41个菌株在图3的分布。

若以 $\hat{\alpha}_j = 0$ 的90%置信范围为准,41个菌株在图3中的分布情况如下:

(1)A区为 $\hat{\alpha}_j = 0, \hat{\lambda}_j = 1$ 的期望区间,即属平均稳定性区间。处于A区的菌株有18、20、21、25、33及40共6个;(2)E区为 $\hat{\alpha}_j < 0, \hat{\lambda}_j = 1$ 的期望区间,即属超平均稳定性区间。处于E区的菌株有32和34两个;(3)C区为 $\hat{\alpha}_j < 0, \hat{\lambda}_j > 1$ 的期望区间,即为接近超平均稳定性区间。处于C区的菌株有6、9、13、15、16、19和22共7个;(4)D区为 $\hat{\alpha}_j = 0, \hat{\lambda}_j > 1$ 的期望区间,即为接近平均稳定性区间。处于D区的菌株有1、2、3、4、5、7、8、10、11、12、14、28、38和41共14个;(5)E区为 $\hat{\alpha}_j > 0, \hat{\lambda}_j \leq 1$ 的期望区间,即为不稳定区间,处于E区的菌株有17、24、26、27、29、30、31和37共8个;(6)F区为 $\hat{\alpha}_j > 0, \hat{\lambda}_j > 1$ 的期望区间,即为接近不稳定区间。处于F区的菌株有23、35、36和39共4个。

由此可见,对不同品种的致病力,多数菌株表现稳定或比较稳定,但致病力具显著分化性的菌株也确实存在,包括E区和F区、占供试菌株总数的29.27%。

2. 不同菌株致病力强弱与致病力稳定性的分析:以表5中各菌株对供试品种致病的平病级 $\bar{X}_j$ 为横坐标,致病性稳定性参数 $\hat{\alpha}_j$ 为纵坐标,作出41个菌株的分布图,见图4。

图4中,在 $\hat{\alpha}_j = 0$ 处作一平行线作为稳定与不稳定的分界;同时,在总平均级病 $\bar{X}_{..} = 4.006$ cm处作一垂线,作为中等致病力与高致病力的分界;并在平均病级 $\bar{X}_j = 3.50$ 处再作一垂线,作为低致病力与中等致病力的分界。于是把 $(\hat{\alpha}_j, \bar{X}_j)$ 面积分为6个区域。

(1)A区为致病力弱而稳定区域。该区包括菌株5、9、20和25共4个;(2)B区为致病力强而不稳定区域。该区包括菌株1、3、4、8、17、21、23、24、26、27、29、30、31、36、37和39共16个;(3)C区为致病力中等而稳定区域。该区包括菌株11、12、14、18和40共5个;(4)D区为致病力中等而不稳定区域。该区包括菌株7、10、28、33、35和38共6个;(5)E区为致病力弱而稳定区域。该区包括菌株2、6、13、15、16、19、22、32和34共9个;(6)F区为致病力弱而不稳定区域。该区只有菌株41个。

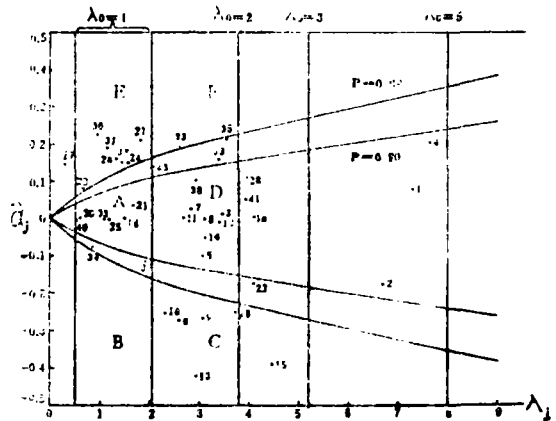


图3 41个菌株致病力的稳定性分布

按 $(\bar{X}_i, \hat{\alpha}_i)$ 区分菌群与按 $(\hat{\alpha}_i, \hat{\lambda}_i)$ 区分菌群的结果不尽相同。原因是前者仅以 $\hat{\alpha}_i = 0$ 为致病力稳定与不稳的分界而不涉及随机误差。这可能导致原为致病力稳定的菌株误划归不稳定的菌株,但不会相反。

如果接受 $(\bar{X}_i, \hat{\alpha}_i)$ 的分群法,则处于 $\hat{\alpha}_i = 0$ 界线以下的菌株,即A、C、E区域的菌株,均属致病力稳定的菌株,其中包括低、中、高致病力,可作为抗病性鉴别的代表菌株;而A区4个高致病力而稳定的菌株,则是抗病育种中可靠鉴别菌株。

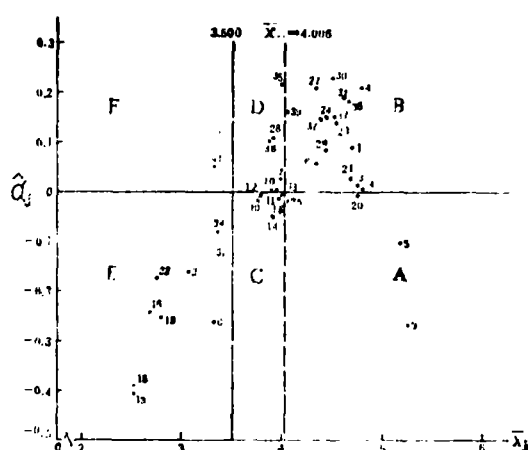


图4 41个菌株致病平均病级及致病性的稳定性

讨 论

(一) 关于专化性问题

水稻白叶枯病是否存在专化性?这还关系到对专化性如何理解,若认为A菌系对甲品种致病而对乙品种不致病,B菌系对甲品种不致病而对乙品种致病,表现为交叉致病的质差才称之为专化性,则在我们的研究中还未发现。夏怡厚等^[10]在他们的研究中,把不同菌株对不同品种致病性的差异称为分化性。专化性与分化性的涵义未必完全等同,但本质上都是抗原与病原间互作效应的表现。这一互作是显著的,对于少数菌株甚至是强烈的。用一定的遗传参数表达这一互作效应的程度,比用某些涵义欠清的术语似乎更为确切。

(二) 关于标准鉴别品种问题

当前,国内外学者以对一套标准鉴别品种致病的平均病级为依据,将病原菌株区分为Ⅳ群或Ⅴ群,并不考虑菌株致病性的稳定性因素,一旦标准鉴别品种改变,被测菌株的归属就可能改变。平均病级取决于遗传型效应,致病性的稳定性取决于抗原与病原的互作效应,两者具有不同的遗传机理。作者认为,标准鉴别品种应具备如下条件: 1. 包括从高抗到高感各种级差的品种; 2. 能代表迄今已知的抗病性基因位点的基因源; 3. 抗原与病原之间互作较小; 4. 抗原与病原间互作程度不因环境条件差异而发生显著变化。本研究的供试品种中,IR26、TKM6及金刚30等品种基本符合上述条件。考虑到不同地域的菌系可能存在特异性,不同地域不必强求统一的“标准鉴别品种”。

(三) 关于基因效应问题

不同抗病性基因源对环境有不同反应。即使携带同一抗性位点的抗原,只因遗传背景不同,就可能表现出抗病力及抗原与病原间的互作对环境的反应的显著差异。本试验中,同是携带Xa—4抗性基因的IR26与TKM6两个品种就表现出上述差异。基因效应的

多样性与复杂性有待遗传学者深入探讨。育种者在对抗原的筛选、利用时,都不能忽视这些因素。

引 用 文 献

- (1) 方宗达, 许志刚. 中国农业科学, 1978; (2): 73—77
- (2) 江苏省农科院稻病组. 江苏农业科技, 1981; (4): 44—48
- (3) 陈真, 何建国, 任新国. 湖南农学院学报, 1982; (2): 53—60
- (4) 承河元, 李伯衡, 王杰. 安徽农学院学报, 1979; (1): 72—79
- (5) 张瑞品, 谢岳峰. 中国农业科学, 1982; (5): 17—24
- (6) 殷永嘉, 张世光, 陆晓东. 云南农业科技, 1982; (1): 11—16
- (7) 徐美明, 刘景梅, 伍尚忠. 广东农业科学, 1981; (8): 17—22
- (8) 徐鸿润, 陈鹤生. 浙江农业大学学报, 1983; 9 (8): 127—134
- (9) 夏怡厚, 傅成水. 福建农学院学报, 1984; 13 (2): 127—134
- (10) 夏怡厚, 蔡为艺, 陈章艳. 福建农学院学报, 1985; (3): 233—238
- (11) 谢岳峰, C.M. vera Cruz, Twng-Wah Mew. 华中农学院学报, 1982; (1): 27—37
- (12) International Rice Research Institute, 1981, Annual Report for 1981. 45—53
- (13) Kendall, M. G. and Stuart, A. 1961. The advanced theory of statistics. Vol. 2. Srd ed. Griffin & co. Ltd, London
- (14) Mew, T. W, S. Z. Wu and O. Horion, 1981, Pathotypes of *Xanthomonas oryzae* in Asia, The paper Paesented at the 1981 International Rice Reseach Conference, Los Banos, Philippines, 11pp
- (15) Tai, G. C. C. 1971. Genotypic Stability Analysis and its Application to Potato. Regional Trials. Crop Science, 11, 184—190

RESEARCH ON THE INTERACTION BETWEEN ANTIGENIC RICE
VARIETY AND PATHOGEN OF RICE LEAF BRIGHT

Wang Runhua Li Zuqing Wang Kuochang Lu Yonggon

(Department of Agronomy)

He Hansheng

(Department of plant protection)

ABSTRACT

9 rice varieties were used to test the disease resistance to rice leaf bright inoculated with 41 strains of pathogen (*Xanthomonas Campestris* PV. *Oryzae*). The parameters of genetic stability of rice varieties and pathogens were estimated by the methods put forward by Tai (1971). The results showed that there is a significant interaction between the rice variety and strain of pathogen. According to the mean class of disease injury and stable degree of resistance, the rice varieties may be divided into 8 types; the strains of pathogen may be classified into 6 types on the basis of pathogenicity and stable degree of pathogenicity. The present paper put forward the primary criterions of "Standard Differential variety". A set of strains with stable pathogenicity by screening from the strains tested were selected.

Key words, Rice bacterial blight; Genes interaction; Stability of resistivity; Classification of bacterial groups