

中国稻瘟病菌种群分布及优势生理小种的研究进展

肖丹凤¹ 张佩胜² 王玲¹ 黄世文^{1,*}

(¹中国水稻研究所 稻作技术研究中心, 浙江 杭州 310006; ²浙江省富阳市农业局, 浙江 富阳 311400; * 通讯联系人, E-mail: hsw666@sohu.com)

Research Progress on Populations and Physiological Race Distribution of Rice Blast Pathogen (*Magnaporthe grisea*) in China

XIAO Dan-feng¹, ZHANG Pei-sheng², WANG Ling¹, HUANG Shi-wen^{1,*}

(¹ Research & Development Center of Rice Production Technology, China National Rice Research Institute, Hangzhou 310006, China, ² Fuyang Agriculture Bureau of Zhejiang Province, Fuyang 311400, China, * Corresponding author, E-mail: hsw666@sohu.com)

XIAO Danfeng, ZHANG Peisheng, WANG Ling, et al. Research progress on populations and physiological race distribution of rice blast pathogen (*Magnaporthe grisea*) in China. *Chin J Rice Sci*, 2013, 27(3): 312-320.

Abstract: *Magnaporthe grisea* population distribution and the physiological race composition in major rice growing regions in China are summarized. Physiological races of *M. grisea* ZF, ZD, ZE and ZA were the dominant populations in Northeast China rice growing regions, with the occurring frequencies of 23.2%, 22.2%, 15.6% and 12.3%, respectively. High pathogenicity virulent populations of ZA and ZB are the major strains in Southwest China rice-producing regions, the occurrence frequency of ZB and ZA reached 53% and 22.3% in Sichuan Province. In Guizhou Province, the races of ZB, ZA and ZG were the dominant populations with occurrence frequency of 41.4%, 18.5% and 10.7%, respectively. ZB and ZC were the major populations in south China's rice growing areas with the occurrence frequency 28.0% and 37.0%. Weak virulence races of ZE, ZF and ZG were the major populations in North China rice growing regions with the occurrence frequency of 21.5%, 22.1% and 44.3%. Races of ZB, ZG, ZC and ZA were the dominant populations in East China rice planting areas with the occurrence frequency of 43.3%, 25.0%, 13.9% and 12.3%, respectively. The major populations in central China were ZA, ZB, ZE and ZC, with the occurrence frequency of 34.9%, 28.8%, 21.4% and 14.1%, respectively. Few rice were planted in northwest China, however, the strong pathogenicity races of ZA and ZB were dominant populations.

Key words: *Magnaporthe grisea*; population; physiological race; occurrence frequency

肖丹凤, 张佩胜, 王玲, 等. 中国稻瘟病菌种群分布及优势生理小种的研究进展. 中国水稻科学, 2013, 27(3): 312-320.

摘 要: 着重概述了中国主要水稻产区稻瘟病菌的种群分布与生理小种的组成状况。目前东北稻区稻瘟菌主要种群为 ZF、ZD、ZE 和 ZA, 出现频率分别达到 23.2%、22.2%、15.6%、12.3%。西南稻区以强致病力菌株 ZA 和 ZB 为主, 四川省内 ZB 种群频率高达 53%, ZA 为 22.3%; 贵州省的优势种群为 ZB、ZA 和 ZG, 出现频率分别为 41.4%、18.5% 和 10.7%。华南稻区主要种群为 ZB 和 ZC, 出现频率分别为 28.0% 和 37.0%。华北稻区以致病力较弱的 ZE、ZF 和 ZG 群体为主, 出现频率分别达到 21.5%、22.1% 和 44.3%。华东稻区主要种群为 ZB、ZG、ZC 和 ZA, 出现频率分别为 43.3%、25.0%、13.9% 和 12.3%。华中稻区主要是 ZA、ZB、ZE 和 ZC, 出现频率分别为 34.9%、28.8%、21.4% 和 14.1%。西北地区水稻种植较少, 但以致病力强的 ZA 和 ZB 群为优势种群。

关键词: 稻瘟病; 种群; 生理小种; 发生频率

中图分类号: S431.11; S435.111.4⁺1 **文献标识码:** A

文章编号: 1001-7216(2013)03-0312-09

由半知菌类梨形孢属灰梨孢菌 [*Pyricularia grisea* (Cooke) Sacc.] 引起的稻瘟病是水稻上三大主要病害之一。在中国各水稻产区均有发生, 对水稻产量和品质均可造成严重的影响。当前, 选育和

种植抗病品种是防治稻瘟病最经济有效的方法之一。但是, 稻瘟病菌容易发生变异, 同一水稻产区稻瘟菌的种群结构及生理小种经常发生变化。抗病品种在种植数年后, 抗性水平下降甚至丧失^[1]。因

此,实时、准确地了解和掌握各稻区稻瘟病菌群体组成及生理小种变化动态趋势,对育种家开展针对性抗稻瘟病育种,生产者选择针对性抗性品种及进行合理布局,长期、有效防控稻瘟病都具有重要的理论和实际意义。

1 稻瘟菌生理小种鉴别体系

稻瘟病菌生理小种是代表致病性不同的菌株类群,根据菌株对不同抗病和感病级别品种的致病性反应进行划分的^[2]。1922年日本学者佐佐木^[3]首次报道了稻瘟病菌存在致病性不同的菌系,发现对水稻品种致病性不同的两个生理小种A和B,率先开始了稻瘟病菌生理分化的研究,之后世界各国逐步建立和完善了一系列鉴别品种。使用较多的日本鉴别品系是清泽茂久改进的12个鉴别品种(新2号、爱之旭、藤坂5号、草笛、梅雨明、福锦、K1、Pi-4号、砦1、K60、KL1和K59)^[4]。我国于20世纪70年代末组织全国各地从事水稻稻瘟病研究的学者,开展稻瘟病菌生理小种联合攻关,经多年研究,筛选并确定了一套中国自己的稻瘟病菌生理小种鉴别寄主(以下简称统一鉴别寄主),建立了鉴别技术体系。我国稻瘟病菌生理小种统一鉴别寄主有7个,分别是特特普(Tetep)、珍龙13、四丰43、东农363、关东51、合江18和丽江新团黑谷。根据稻瘟病菌对鉴别品种的致病性不同划分为7个种群(ZA、ZB、ZC、ZD、ZE、ZF和ZG)^[5],各种群下再划分生理小种。

中国稻瘟病菌统一鉴别寄主是国内使用最普遍的鉴别品系,从确定、使用至今已有30多年时间,目前鉴定稻瘟菌生理小种可能存在一定的局限性。部分省区根据稻瘟菌的遗传分化,研究并筛选出适合当地的鉴别品种,或在统一鉴别寄主的基础上进行补充、完善。李进斌等^[6]比较研究了日本鉴别品系与以2个日本鉴别品种和7个普感品种丽江新团黑谷为背景的近等基因系(IRBL鉴别品系)对云南省稻瘟菌株的鉴定能力。结果表明,后者的鉴定能力强于前者。杜宜新等^[7]运用不同的鉴别品系鉴定福建省菌株,指出全国统一生理小种鉴别寄主和CO39近等基因系作为福建省的鉴别品系较合理,优于丽江新团黑谷(LTH)近等基因系的鉴别能力。上述研究表明全国统一鉴别寄主与其他鉴别品种在鉴定稻瘟病菌生理小种时,其鉴定效果与稻瘟病菌株的遗传背景有关。CO39近等基因系是用籼稻CO39作为轮回亲本筛选而来,更适合鉴定籼稻区

的稻瘟菌系,而LTH近等基因系则更适合鉴定粳稻区的稻瘟菌系。对我国不同稻区稻瘟菌种群鉴定很难说哪一套鉴别品系更好,鉴别寄主的鉴定能力与水稻区域及稻瘟菌种群存在联系。因此,全国统一鉴别寄主至今仍在稻瘟病菌生理小种的鉴定中使用并发挥作用。

2 鉴别方法

稻瘟病菌生理小种的鉴定主要采用人工接种的方法。将单孢分离、纯化的稻瘟菌株接种在鉴别寄主上,根据鉴别品种的反应表型不同将菌株划分成不同的小种。人工接种鉴定又分为活体稻苗人工喷雾接种法和离体叶片接种方法。活体秧苗喷雾接种是在稻苗3叶1心期喷雾稻瘟菌孢子悬浮液(一般浓度约 2×10^5 个/mL),接种后置于温度 $26^\circ\text{C} \sim 28^\circ\text{C}$ 、全黑暗下保湿培养24 h,随后光暗交替培养5~7 d后,参照标准^[8]调查发病情况。离体接种一般是将4~5叶期的稻苗叶片剪下,用0.05 mg/mL的保绿剂苯骞咪唑处理后,用孢子悬浮液点滴接种,也可使用喉头喷雾器喷雾接种在叶片上,接种后培养条件和时间与活体秧苗接种相同,调查病情^[9]。离体叶片接种较秧苗活体接种方法简便,且培养条件较易控制,但离体接种目前还没有统一的调查标准,相对活体接种其规范性不强。

3 稻瘟病菌在水稻主产区的优势种群及演化

自从我国建立自己的稻瘟病菌鉴别寄主和技术体系后,30多年来,全国各地采用这套鉴别寄主和鉴定技术开展了大量的稻瘟病菌生理小种鉴定研究。中国北方稻区主要种植粳稻,南方稻区则以籼稻、籼型杂交稻为主,少数地区也种植粳稻,长江中下游稻区为籼、粳混栽区。我国地域辽阔,各地气候条件、耕作栽培制度、习惯、品种类型等差异很大,稻瘟病菌的遗传背景,致病性差异巨大,造成稻瘟病菌遗传出现多样性,种群出现差异。

3.1 东北稻区(黑龙江、吉林和辽宁)稻瘟病菌变化动态

东北地区现已成为我国主要粮食(水稻)生产基地,长期种植粳稻品种,稻种类型单一。从表1可以看出,ZD、ZE和ZF一直是辽宁省的优势种群,ZD在90年代前期出现频率较高,达到32.5%,随后有所下降,但频率维持在10%以上,ZF则在同期有所

表 1 东北地区稻瘟菌种群的分布
Table 1. Distribution of *Magnaporthe grisea* populations in Northeast China.

地点与鉴定年份 Site and year	菌株数目 No. of strains	种群出现频率 Population frequency/%							参考文献 Reference
		ZA	ZB	ZC	ZD	ZE	ZF	ZG	
辽宁 Liaoning									
1991—1995	294	5.0	12.4	5.2	32.5	12.1	21.8	9.6	[10]
1999	79	17.7	8.9	1.3	11.4	20.3	38.0	2.5	[11]
2000—2005	411	12.4	10.7	6.1	13.1	18.3	36.3	3.4	[12]
1999—2005	92	26.1	10.9	5.4	10.9	17.4	28.3	1.1	[13]
吉林 Jining									
2002	95	4.4	2.2	8.4	34.9	9.5	22.1	18.9	[14]
2002—2005	306	5.9	3.9	10.7	21.9	21.9	17.3	18.3	[15]
2002—2007	568	9.7	4.2	9.7	16.8	27.6	13.1	18.8	[16]
2006	148	18.2	4.7	10.8	4.1	44.6	7.4	10.1	[17]
2008	100	8	10	4	3	52	9	14	[18]
黑龙江 Heilongjiang									
1995	110	0	0	0	26.9	44.1	22.6	6.5	[19]
2001—2006	189	42.3	17.5	2.6	28.6	3.7	2.1	3.2	[20]
2002	57	10	21	5	42	16	5	0	[21]
2006	130	7.7	3.9	0.8	43.1	24.6	5.4	1.5	[22]
2006	134	6.7	3.0	0	15.0	48.5	14.2	26.1	[23]
2008—2009	356	34.8	16.6	19.4	14.6	6.7	4.5	3.4	[24]
2008—2010	139	2.1	2.8	9.4	28.8	41	15.8	0	[25]

上升,从 21.8% 上升至 1999 年的 38.0%。综合看来,20 世纪 90 年代,辽宁省的主要优势种群为 ZD、ZE 和 ZF;优势小种为 ZD1、ZE1 和 ZF1^[10-11],强致病力种群 ZA,1999—2005 年在辽宁省丹东地区成为主要优势种群,值得重视。近年来,辽宁省优势种群发生了一些变化,ZF 成为绝对优势种群,除 ZC 和 ZG 种群出现频率较低外,其他各种群出现频率较稳定且相当,优势小种为 ZE1 和 ZF1^[12]。吉林省的优势种群为 ZE 和 ZG。种群的变化趋势明显,ZD 和 ZF 种群的出现频率从 2002 年的 34.9% 和 22.1%,分别下降到 2008 年的 4.0% 和 9.0%。而 ZE 种群的出现频率逐年上升,从 2002 年的 9.5% 上升到 2008 年的 52.0%,ZG 种群在吉林省较稳定,出现频率平均为 15.8%。ZA、ZB 和 ZC 种群在吉林省均有分布,且各年份间相对稳定,没有明显差异。2002—2005 年,ZE1 和 ZF1 是吉林省的优势小种,出现频率分别为 20.0% 和 16.0%^[15]。2005—2008 年间,ZE1 和 ZG1 成为为优势小种,出现频率达到 37.0% 和 14.0%,ZF1 由 16.0% 下降至 9.0%^[16-18]。

ZD、ZE 和 ZF 为黑龙江省 1995 年优势种群,出现频率分别为 26.9%、44.1% 和 22.6%。优势小种为 ZE1 和 ZF1,出现频率达到 31.8% 和 19%^[19]。2001—2006 年稻瘟菌鉴定的结果显示,优势种群为 ZA、ZB 和 ZD,其中 ZA 的频率达到 42.3%,优势小

种为 ZA49 和 ZD1,频率分别为 21.7% 和 21.2%^[20]。2008—2009 年该省优势种群为仍为 ZA,出现频率达到 34.8%,而 ZB、ZC 和 ZD 种群频率相近,处于 14.0%~20.0%,优势小种为 ZD3 和 ZE3,频率分别达到 20.1% 和 33.8%^[24]。

目前,黑龙江主要种植的水稻品种有空育 131、龙粳 14、垦稻 12、龙粳 20、松粳 9 号、绥粳 7 号、松粳 6 号、松粳 10 号、龙稻 5 号、龙粳 18、龙粳 21、龙粳 16、三江 1 号、垦鉴稻 6 号等^[26]。2007 年空育 131、垦稻 12 和松粳 9 号的种植面积达到近 95 万 hm²,占黑龙江省水稻总面积的 40% 左右^[27]。由于大面积长期种植单一品种,导致水稻品种对稻瘟病的抗性极速下降。强致病力种群 ZA 和 ZD 成为黑龙江省的绝对优势种群,对该省水稻生产造成巨大威胁,需要引起相关部门的高度重视。水稻品种与稻瘟病菌间的互作加快了稻瘟菌种群的变化。稻瘟病菌种群分布相对复杂,优势小种更替频繁,可能还与黑龙江省的地理环境、自然条件差异较大有关系。各积温带间稻瘟菌种群的分布也存在差异,但这些推测还需进行深入研究。

3.2 华中(河南、湖北、湖南)稻区稻瘟病菌变化动态

华中地区是中国水稻主要产区之一,主要种植籼稻品种(组合)。1987—1988 年,ZB 是湖北省稻瘟菌的绝对优势种群,出现频率达到 50.0%,ZA 和

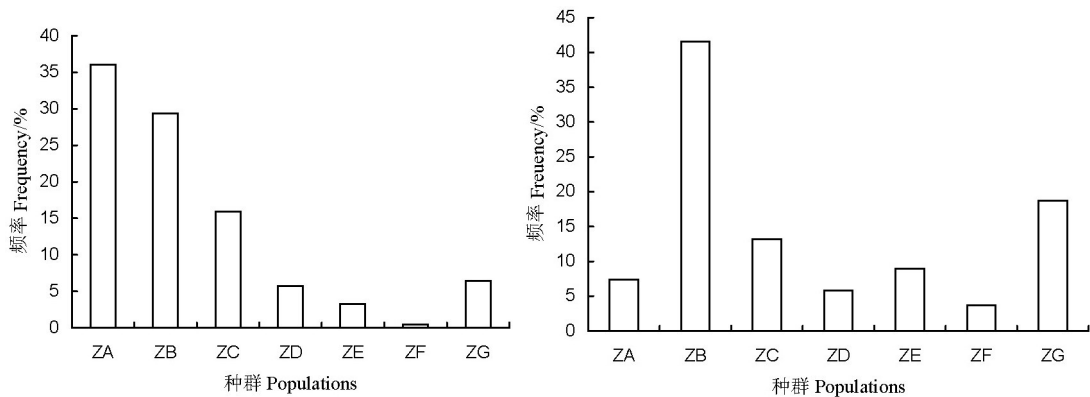


图 1 湖北省^[28-29]和湖南省^[31-32]稻瘟菌种群分布及频率
Fig. 1. Population distribution and occurrence frequency of *M. grisea* in Hubei^[28-29] and Hunan Provinces^[31-32].

ZG 分别为 11.6% 和 13.3%。优势生理小种为 ZG1、ZB15、ZB21 和 ZB37，出现频率分别为 13.3%、8.2%、8.6% 和 8.2%^[28]。2003—2004 年对湖北省稻瘟病菌进行鉴定，发现 ZA 种群成为优势群体，出现频率达到 66.8%，ZB 种群下降到 9.2%，ZG 种群由 13.3% 下降到 4.9%，其他各种群也稍有变动，ZA1、ZB1 成为当地的优势小种，频率达到 21.2% 和 13.2%^[29]。2008—2009 年，杨小林等^[30]监测结果显示，ZA 种群比例相对下降，ZB、ZC 种群有所上升，出现频率分别为 36%、24% 和 26%，其他种群均有出现，但分布较少。从图 1 可以看出，湖北省的优势种群为 ZA、ZB 和 ZC，其他各种群出现频率相当低。

黄红梅等^[31]对 2009 年湖南省的稻瘟菌生理小种鉴定结果显示，ZB 是优势种群，出现频率为 46.5%，其次是 ZG 和 ZC 种群，出现频率分别为 17.5% 和 11.6%，优势生理小种为 ZB13 和 ZE11，频率都是 11.6%。其他各种群均有出现，但出现频率在 5% 左右。与李亚等^[32]对湖南稻瘟菌的鉴定比较，ZB 种群上升最快，2004 年出现频率为 22.1%，ZF 种群略有上升。ZA、ZC、ZE 和 ZG 均下降了 4.0%~6.0%，ZG1 和 ZE3 出现频率分别为 23.38% 和 10.3%，是当时的优势小种。从图 1 可以看出，湖南稻区稻瘟病菌以强致病力的 ZB、ZC 和 ZG 为优势种群，优势小种的变化频率相对较快，应引起育种和推广部门高度重视。

由于该稻区水稻种植面积大、品种多，地域辽阔，气候环境差异大，采集、鉴定菌株有限，代表性存在限制性，需要同行在今后的研究中加强交流和协

作，以明确这一稻区的稻瘟病菌种群、小种更加详细的分布。

3.3 华东(山东、江苏、安徽、上海、浙江、江西、福建)稻区稻瘟病菌变化动态

何烈干等^[33]对江西省的稻瘟菌鉴定结果表明，ZD、ZE、ZF 和 ZG 在江西省分布比较少，强致病力种群 ZA、ZB 和 ZC 为优势种群，出现频率分别达到 28.1%、50.3% 和 15.4%，ZB5、ZB13 和 ZB15 是优势小种，出现频率分别为 13.3%、14.4% 和 14.4%。从表 2 可以看出，ZA 种群在安徽出现频率较高，达到 28.0%；在福建，ZA 除 1986—1987 年出现频率达 14.6% 外，其他年份出现频率均较低。ZB 种群虽然不同年份出现频率有差异，但一直是福建、安徽两省的优势种群。1983—1989 年，ZB15、ZB13 是福建的优势小种，频率达到 32% 和 13%^[34]，1995 年后，ZB13 成为福建省的优势小种，出现频率达到 26% 以上^[36-38]，2003—2006 年，ZB13 小种出现频率甚至达到 58%。ZC 在福建的遗传较稳定，年度间不存在明显的差异。ZC 种群在江苏，浙江分布较少；ZD 在浙江、安徽分布较广，在福建和江苏出现频率较低。ZE 种群在浙江出现频率较高外，其他各省出现很少，是华东稻区较少的种群。ZF 种群在华中地区是弱势群体，自 20 世纪 90 年代以来出现频率低于 5%。生理小种 ZG1 是江苏省的绝对优势小种，出现频率超过 50%。1980—1990 年，ZG1 在福建出现频率达到 10% 以上，进入 21 世纪，出现频率下降到 5% 左右。ZG1 群是稻瘟病的常见致病种群，出现频率变幅明显，可能与粳稻种植面积的变化有关。陆凡等^[44]对江苏省稻瘟病菌生理小种的演

表 2 华东地区稻瘟菌种群的分布

Table 2. Distribution of *Magnaporthe grisea* populations in East China.

地点与鉴定年份 Site and year	菌株数目 No. of strains	种群出现频率 Population frequency/%							参考文献 Reference
		ZA	ZB	ZC	ZD	ZE	ZF	ZG	
福建 Fujian									
1986—1987	240	14.6	28.8	26.7	0.8	2.5	11.7	15.0	[34]
1990—1991	193	1.9	62.8	19.5	0	0	1.9	14.3	[35]
1992	226	9.3	47.4	23.0	3.1	2.2	2.7	12.4	[36]
1995—2000	204	8.4	68.3	17.7	—	0	—	—	[37]
2003—2006	189	3.2	81.5	12.2	0	0	0	3.2	[38]
2007—2009	223	7.2	49.8	32.7	—	1.4	3.1	5.8	[7]
福安 Fuan									
1983—1989	350	2.3	63.4	22.3	0	5.7	3.7	2.6	[39]
浙江 Zhejiang									
1991—1996	488	27.3	1.0	0.8	39.3	24.8	1.4	5.3	[40]
1996—1998	176	1.7	57.0	1.1	23.9	12.5	2.7	4.5	[41]
庆元 Qingyuan									
1981—1988	62	9.8	51.6	16.1	3.2	12.9	0	6.5	[42]
龙泉 Longquan									
1981—1988	113	4.4	55.7	16.7	0	0	0	0	[42]
景宁 Jingning									
1981—1988	30	3.3	80.0	17.3	0	0	0	0	[42]
丽水 Lishui									
1981—1988	52	0	75.9	20.7	3.4	0	0	0	[42]
缙云 Jinyun									
1981—1988	58	0	32.1	25.6	25.7	10.3	5.1	10.3	[42]
温州 Wenzhou									
1981—1984	—	—	80.2	—	0	—	—	—	[43]
1991—1993	354	91.5	—	—	—	—	—	—	[43]
1980—1996	1032	3.1	3.6	5.3	5.2	8.3	8.0	66.2	[44]
2001—2010	818	1.3	16.9	8.1	4.8	5.3	5.4	58.3	[47]
安徽 Anhui									
1996	107	28.0	31.8	25.2	13.1	1.9	0	0	[48]
江西 Jiangxi									
2006—2008	195	28.1	50.3	15.4	1.6	1.3	0	2.7	[49]

“—”表示文献中未有具体数据。
“—” there is no data in the reference.

变与水稻品种的关系进行分析,结果表明,ZG1 是江苏省稳定的优势小种,247 个水稻品种中有 189 个水稻品种上分离到 ZG1 小种。出现这种情况的可能原因是江苏省种植的主栽水稻品种与其具有良好的亲和性,其他种群对水稻品种的侵染能力低。大面积单一种植水稻品种会导致稻瘟菌种群出现定向的强致病力小种,同时,即使是抗病品种在种植数年后也易丧失抗性。因此,我们可以假设,一定范围内维持稻瘟菌种群的多样性对防治稻瘟病存在一定的意义,那么水稻品种的种植规划对稻瘟菌种群的分布影响很大。Koizumi 等^[45]的研究也表明,用水稻抗病品种和感病品种混合栽培,可大大降低感病品种稻瘟病的发病,朱有勇等^[46]的研究表明,遗传

多样性品种的混合栽种可以有效防治病害的发生。

3.4 西南(四川、重庆、贵州、云南、西藏)稻区稻瘟病菌变化动态

西南地区由于其特定的地理环境,稻瘟病菌种群分布广泛而复杂。从表 3 中可以看出,ZA 在四川省内出现频率较稳定,但 2002 年和 2008 年对重庆市稻瘟菌的鉴定表明,ZA 和 ZB 种群在出现频率上有明显变化。1997—2003 年,ZA 种群是贵州省的优势种群,出现频率达到 35.6%,优势小种为平均频率为 22.4%^[60-62];2005 年,ZA 种群在贵州省的频率下降至 9.0%,ZB 频率上升至 53.4%,ZB15 和 ZB13 分别以 20.5%和 18.2%的频率成为当地的优势小种。ZB 种群是西南地区的绝对优势

表 3 西南地区稻瘟菌种群分布

Table 3. Population distribution of *Magnaporthe grisea* in Southwest China.

地点与鉴定年份 Site and year	菌株数目 No of strains	种群出现频率 Population frequency/%							参考文献 Reference
		ZA	ZB	ZC	ZD	ZE	ZF	ZG	
四川 Sichuan									
1986—1990	778	16.2	59.4	18.0	5.0	2.1	2.3	0	[50]
1994—1996	492	8.7	74.6	10.4	1.2	0.8	2.8	1.0	[51]
1997	230	13.4	70.2	12.9	0	3.5	0	0	[52]
1999	175	18.3	49.7	23.4	17.1	0.6	0	6.3	[53]
泸州 Luzhou									
1996—2000	422	9.3	67.4	15.0	0.7	0.1	5.7	1.1	[54]
黔江 Qianjiang									
1996—2000	223	20.2	66.5	9.4	1.0	0	2.0	1.0	[55]
重庆 Chongqing									
2002	40	55.0	32.5	5.0	5.0	0	0.3	0	[56]
2008	189	16.9	58.2	7.4	2.6	5.3	3.2	6.3	[57]
贵州 Guizhou									
1987—1988	167	8.4	13.8	16.8	4.2	5.3	11.4	40.1	[58]
1996—1997	168	9.6	53.7	11.4	3.0	11.3	3	7.1	[59]
1997—1998	180	35.6	35.0	9.4	7.2	6.7	3.9	2.8	[60]
1997	99	33.3	37.2	12.1	4.0	0	2.0	3.0	[61]
2002—2003	129	33.3	49.6	7.0	3.1	2.3	0	4.7	[62]
2003—2005	88	9.0	53.4	13.6	10.1	13.5	3.4	6.8	[63]
云南 Yunnan									
2000	63	0	36.5	14.3	4.8	4.8	6.4	27.0	[64]

种群,出现频率最高时达到 74.6%,主要的生理小种为 ZB1 和 ZB13,出现的平均频率超过 15%和 10%^[51]。ZC 种群在四川,贵州两省的分布较稳定,出现频率稳定在 10%~20%。ZD、ZE 和 ZF 在西南稻区的出现频率均低于 4%。近年来,ZG 种群在西南稻区出现频率都较低,但该种群是贵州省 1987—1988 年的优势种群,出现频率达到 40.1%,随后该种群出现频率快速下降。云南省的主要优势种群为 ZB、ZC 和 ZG,出现频率分别为 36.5%、14.3%和 27.0%,优势小种为 ZB13 和 ZG1,频率分别为 20.6%和 27.0%^[64]。西南地区多山,气候条件利于稻瘟病的流行,防治稻瘟病对于水稻生产意义重大。

3.5 华南(广东、广西、海南)稻区稻瘟病菌变化动态

邹寿发等^[65]1987—2003 年间共收集广东省稻瘟菌标样 3865 份,从中分离得到 2621 个有效单孢。对其进行鉴定后,表明 ZC 为广东省优势种群,平均出现频率达到 45.7%,ZB 和 ZG 平均频率分别为 20.9%和 19.1%。ZC13 一直是优势小种,出现频率达到 23.5%。赖星华等^[66]从广西 83 个市(县)采集分离了 2065 个稻瘟菌菌株,鉴定了 1976—1990 年广西稻瘟菌小种,分析了种群分布特点:1977—

1984 年,ZG 为广西优势种群,出现频率达 50.8%,优势小种为 ZG1,1987—1990 年,ZB 和 ZC 种群上升较快,出现频率分别为 28.8%和 24.5%,ZG 种群下降到 36.2%,但 ZG1 仍然是优势小种。2008 年,2006 年颜群等^[67]鉴定了来自广西各地的稻瘟菌标样,分析区内稻瘟菌种群的分布。结果表明,ZB 是绝对优势种群,出现频率达 67.6%,ZC 为 13.0%,ZG 种群出现频率只有 4.32%,优势生理小种为 ZB1 和 ZB9,出现频率为 25.2%和 19.4%。30 年内广西稻瘟菌种群分布出现显著的变化,可能与稻瘟菌小种的遗传变异和品种完全更替及大面积单一种植杂交水稻有密切关系。

3.6 华北(北京、天津、河北、山西、内蒙古、河南)及西北(宁夏、新疆、青海、陕西、甘肃)稻区稻瘟病菌变化动态

西北和华北地区,气候条件及水资源不太适合种植水稻。李华等^[68]研究表明,ZA、ZB 和 ZC 种群 2003—2006 年在宁夏出现的频率分别为 43.8%、43.8%和 12.5%,未发现 ZD、ZE、ZF、和 ZG 种群。张淑平等^[69]比较研究了 1978—1981 年、1987—1989 年稻瘟菌在河北省的种群动态,1978—1981 年 ZG 为优势种群,出现频率达到 70.8%,1987—1989

年出现频率下降至 33.9%。同时,ZE 和 ZF 种群分别上升至 21%和 45%,优势小种 ZG1 出现频率从 70.8%下降到 33.9%,ZF1 频率稳定为 13.9%,ZE1 和 ZE3 上升为优势小种,出现频率分别为 45.2%和 19.4%,未检测到 ZA、ZB、ZC 和 ZD 种群。

4 稻瘟菌生理种群研究展望

4.1 生理小种鉴定体系的完善

相同的菌株采用不同的鉴别品种进行鉴定时结果会存在差异,中国统一鉴别品种其鉴定能力存在一定的局限性和不精确性。一方面,部分鉴别品种的抗病基因不清楚,一个鉴别品种存在多个抗病基因,会影响整个鉴别品系的鉴别能力。另一方面,水稻品种含有多个抗病基因对稻瘟菌的鉴定结果存在较大的影响;单基因近等基因系鉴定相对精确。根据鉴别品种的抗病表型进行生理小种划分也存在人为偏差:实验采集稻瘟菌样本很大程度上是人为随机采集,而不是科学的随机分布采集样本;稻瘟菌生理小种的鉴定是依据鉴别品种苗期的抗、感病表型划分,苗瘟的接种方法主要是喷雾接种,接种过程中,孢子在液体内部很难达到均匀分布,导致接种后稻叶上的孢子量分布不均,易造成实验误差;发病调查一般在接种 7~10 d 后依据中华人民共和国水稻抗稻瘟病鉴定技术规范苗期调查分级标准进行分级,这种调查标准存在一定的主观性,不同的人调查结果也会有偏差。

针对以上不足,使用同一鉴别品种对稻瘟病菌的鉴定意义重大,同时确保鉴别品种对各地区内稻瘟菌的鉴别能力水平相当重要。随着分子生物技术的发展,对生理小种的鉴定研究也有了更深的意义。稻瘟病菌与寄主间的互作遵循基因对基因学说,水稻抗瘟基因的研究成为热点,同时,生理小种的鉴定也可预测稻瘟菌内的无毒基因。显然,现有的鉴别品种(系)无法满足研究的要求。近年国内外虽相继育成近等基因系和单基因系的鉴别品种^[70-72],但由于各方面原因,如适用的范围、拥有者的意愿(出于知识产权保护,有的已申请专利,不愿公开或无偿提供使用),造成新的鉴别体系不能广泛使用,公开发表的资料、结果有限,故本文主要通过查阅统一鉴别品种的鉴定结果进行论述。但要想全面了解生理小种的分布甚至无毒基因的分布,中国急需形成一套单基因的近等基因系生理小种鉴别体系。当然,这

项研究需要多个研究团队一起努力,才能在相对短时间内完成。稻瘟菌样本收集对病菌种群鉴定结果有很大影响。样本采集应该遵循科学的采样方法,在全国范围内定点采集并统一收藏,进行实验研究。

4.2 稻瘟菌种群研究的趋势

分子遗传学的不断发展,深入到了稻瘟病菌种群研究的领域。使用由特定的探针或引物产生的 DNA 指纹图谱的相似性划分稻瘟菌的遗传宗谱及分析稻瘟菌的遗传多样性。然而遗传宗谱与生理小种可能不存在一一对应的关系,同一宗谱内存在不同的生理小种,同一生理小种也可分属不同的遗传宗谱。根据基因对基因学说,单纯的生理小种鉴定研究不能满足抗病机理研究的需求,在此基础上,国内已经开始了无毒基因的鉴定,以及水稻品种内抗病基因的利用。周鸿江等^[73]采用 31 个抗稻瘟病单基因系对我国南北方的 10 个水稻栽培省份(吉林、辽宁、河北、江苏、浙江、四川、湖南、福建、广东和云南)采集的 322 个稻瘟菌株的毒力基因进行鉴定,结果表明 $Av-k^h+$ 、 $Av-z+$ 、 $Av-z^5+$ 和 $Av-9(t)+$ 属于弱毒力基因,相应的抗病基因在我国仍然具有很高的应用价值。雷财林^[22]等采用 7 个中国鉴别品种、9 个日本鉴别品种、31 个抗稻瘟病单基因系和 12 个当地主栽品种鉴定出 $Pi9$ 基因对黑龙江省内的 173 个供试稻瘟菌株具有广谱抗性,同时 $Piz-5(CA)$ 、 $Piz-5(R)$ 、 $Pita-2(R)$ 、 $Pita-2(P)$ 、 $Pil2(t)$ 和 $Pi20(t)$ 也具有较好的抗病利用价值。生理小种的研究是为了了解稻瘟病菌与水稻品种互作的动态变化,为防治稻瘟病提供信息。选育具有广谱抗病性的品种是防治稻瘟病最经济有效的方法之一。稻瘟病研究工作者的首要任务是为育种家提供有效的抗病基因,育种专家通过生物技术将抗病基因导入水稻品种内能快速培育出抗病的水稻品种。掌握一个地区内稻瘟病菌种群动态及优势小种,获得有价值的抗病基因信息及材料,有利于育种家采用分子标记等方法选育抗病品种。因此,生理小种的研究热点必然会从鉴定小种型向生理小种包含的无毒基因研究转变,对生理小种的分布也将转化为无毒基因的分布研究。通过生物技术对稻瘟菌遗传变异的动态研究将是引导稻瘟菌研究取得突破性进展的标志。

4.3 构建稻瘟菌生理小种研究及稻瘟病宏观防治的信息系统

中国地域辽阔,气候条件、生态环境复杂多样,

品种繁多、类型多样,耕作栽培制度千差万别,可能是造成中国稻瘟病菌种群时空分布复杂,稻瘟菌生理小种繁多的原因。了解各稻作生态区稻瘟菌生理小种的分布,明确主栽品种的抗病性及可能存在的抗病基因,对于防治稻瘟病具有重要意义。因此,构建稻瘟菌生理小种的研究信息系统对于统一防治稻瘟病的发生具有现实意义。建议有关研究工作者从以下几个方面着手工作:1)对各地区的稻瘟菌统一进行生理小种、无毒基因和主栽品种抗病基因的鉴定工作,建立研究成果数据库,创建便捷的资源共享平台;2)对稻瘟菌小种的流行、水稻品种抗性及其稻瘟病发生面积实行监测,提早掌握菌株的动态变化、水稻品种的抗病现状,为合理种植抗病品种,防止大面积发生稻瘟菌提供参考信息;3)严格控制稻瘟病菌在各地区间的人为传播,防止弱势种群在没有抗病阻力的条件下,短时间内成为优势小种。

参考文献:

[1] 宋成艳,王桂玲,辛爱华,等. 黑龙江省水稻品种空育 131 稻瘟病菌生理小种种类及发病原因分析. 黑龙江农业科学, 2007(1): 41-42.

[2] Ling K C, Ou S H. Standardization of the international race numbers of *Piricularia oryzae*. *Phytopathology*, 1969, 59: 339-342.

[3] Sasaki R. Existence of strains in rice blast fungus. *Jpn J Plant Prot*, 1922, 9: 631-644.

[4] 马军韬,张国民,辛爱华,等. 黑龙江省稻瘟病菌生理小种鉴定与分析. 植物保护, 2010, 36(3): 97-99.

[5] 全国稻瘟病菌生理小种联合试验组. 我国稻瘟病菌生理小种研究. 植物病理学报, 1980, 10: 71-81.

[6] 李进斌,李成云,张庆,等. 两套鉴别品种对云南稻瘟病菌株鉴别能力的比较. 中国农业科学, 2009, 42(2): 486-491.

[7] 杜宜新,李科,石姐姐,等. 2007—2009 年福建省稻瘟病菌的生理小种变化研究. 福建农业学报, 2011, 26(2): 275-279.

[8] Mackill D J, Bonman J M. inheritance of blast resistance in near isogenic lines of rice. *Phytopathology*, 1992, 82(7): 746-749.

[9] 林代福. 应用离体接种技术鉴定稻瘟病菌生理小种. 耕作与栽培, 1999, 24(4): 29-30.

[10] 刘志恒,吴芷君. 1991—1995 年辽宁省稻瘟病菌种群动态分析. 植物保护, 1998, 24(4): 3-6.

[11] 潘月卓,刘志恒. 辽宁省水稻稻瘟病菌生理小种监测. 垦殖与稻作, 2001(6): 28-30.

[12] 徐成楠,白晓穆,刘志恒,等. 2000—2005 年辽宁省稻瘟病菌种群动态分析. 植物保护, 2007, 33(2): 30-33.

[13] 孙振东,刘志恒,徐成楠,等. 近年丹东地区稻瘟病发生动态分析. 辽宁农业科学, 2007(3): 9-12.

[14] 郭晓莉,任金平,刘晓梅,等. 2002 年吉林省稻瘟病菌种群动

态分析. 吉林农业大学学报, 2004, 26(4): 367-370.

[15] 郭晓莉,刘晓梅,苑克凡,等. 2002—2005 年吉林省稻瘟病菌生理小种消长动态. 吉林农业科学, 2008, 33(1): 33-35.

[16] 郭晓莉,刘晓梅,李莉,等. 吉林省稻瘟病菌生理小种的分布与消长动态. 吉林农业科学, 2009, 34(3): 33-35.

[17] 刘晓梅,郭晓莉,李莉,等. 2006 年吉林省稻瘟病菌生理小种的类型与分布. 吉林农业科学, 2008, 33(5): 39-41.

[18] 刘晓梅,郭晓莉,刘明一,等. 吉林省稻瘟病菌的致病性分析. 吉林农业科学, 2012, 36(5): 47-49.

[19] 王延锋,时新瑞,梁嘉陵,等. 黑龙江省稻瘟病菌生理小种的鉴定. 黑龙江农业科学, 2011(3): 15-17.

[20] 吕军,靳学慧,张亚玲. 2004 年黑龙江省部分稻区稻瘟病菌生理小种的测定. 黑龙江八一农垦大学学报, 2007, 19(1): 14-17.

[21] 张亚玲,靳学慧. 2002 年黑龙江省部分稻区稻瘟病菌生理小种鉴定. 植物保护, 2006, 32(2): 31-34.

[22] 雷财林,张国民,程治军,等. 黑龙江省稻瘟病菌生理小种毒力基因分析与抗病育种策略. 作物学报, 2011, 37(1): 18-27.

[23] 肖佳雷,张国民,辛爱华,等. 黑龙江省 2006 年水稻主产区稻瘟病生理小种动态分析. 东北农业大学学报, 2009, 40(3): 12-15.

[24] 孙洪利,潘春清,张明,等. 2008—2009 年黑龙江省稻瘟病菌生理小种鉴定. 东北农业大学学报, 2011, 41(12): 15-21.

[25] 时新瑞,王延锋,刘春光. 黑龙江省水稻稻瘟病生理小种致病性研究. 牡丹江师范学院学报: 自然科学版, 2010(4): 32-34.

[26] 黄晓群,张淑华,赵海新,等. 黑龙江省水稻品种现状分析及研发对策. 黑龙江农业科学, 2009(6): 40-43.

[27] 马军韬,张国民,辛爱华,等. 黑龙江省水稻品种抗瘟性改良对策. 黑龙江农业科学, 2009(2): 38-40.

[28] 陈永坚,赵永静. 湖北省稻瘟病菌生理小种鉴定. 湖北农业科学, 1992(6): 22-24.

[29] 杨小林,陈其志,张舒,等. 湖北省稻瘟病菌生理小种的组成与分布. 华中农业大学学报, 2006, 25(2): 132-133.

[30] 杨小林,张舒,吕亮,等. 基于中国鉴别品种及单基因品系的湖北省稻瘟病菌的致病型分布. 湖北农业科学, 2010, 49(11): 2779-2781.

[31] 黄红梅,张丹,刘二明. 湖南稻瘟病菌小种组成及湘资 3150 抗谱测定. 湖南农业科学, 2010(8): 74-77.

[32] 李亚,刘二明,戴良英,等. 湖南稻瘟病菌群体遗传多样性与病菌致病型的关系. 中国水稻科学, 2007, 21(3): 304-308.

[33] 何烈干,黄凌洪,兰波,等. 2006—2008 年江西省稻瘟病菌生理小种的消长动态. 江西农业大学学报, 2009, 31(6): 1030-1034.

[34] 张学博. 1986—1987 年福建省的稻瘟病菌生理小种. 福建农业科技, 1990(6): 6-7.

[35] 甘代耀,罗榕城. 稻瘟病菌生理小种田间监测及控瘟研究简报. 福建农业科技, 1992(3): 9-10.

[36] 黄志鹏,张学博. 福建不同稻作类型稻瘟病菌生理小种研究. 福建农业大学学报, 1995, 24(1): 39-44.

[37] 郑武,王崇华. 1995—2000 年福建省稻瘟病生理小种组成与分布动态. 福建农林大学学报: 自然科学版, 2003, 32(1):

- 46-49.
- [38] 杜宜新, 杨秀娟, 阮宏椿, 等. 福建省稻瘟病菌遗传谱系与致病型的关系. 福建农林大学学报: 自然科学版, 2009, 38(2): 124-128.
- [39] 罗仰奋, 周文通. 稻瘟病菌生理小种时、空间变化规律研究. 植物病理学报, 1993, 23(3): 197-201.
- [40] 柴荣耀, 金敏忠. 浙江太湖稻区稻瘟病菌生理小种变化及毒性分析. 西南农业大学学报, 1998, 20(5): 497-502.
- [41] 林凌伟, 董国. 浙中沿海稻区瘟病菌生理小种的种群消长和分布研究. 江西植保, 2000, 23(4): 97-102.
- [42] 项寿南. 浙西南山区稻瘟病菌生理小种与控制对策. 植物保护, 1990, 16(1): 2-5.
- [43] 杜新法, 徐静, 林再卿, 等. 温州稻区稻瘟病菌生理小种演变及主栽品种的抗性分析. 中国水稻科学, 1996, 10(2): 110-114.
- [44] 陆凡, 王法明, 郑小波, 等. 江苏省稻瘟病菌生理小种的演变及与水稻品种的相互关系. 南京农业大学学报, 1999, 22(4): 31-34.
- [45] Koizumi S. Effect of field resistance on leaf blast development in mixtures of susceptible and resistant rice cultivars. *Ann Phytopathol Soc Jpn*, 1994, 60(5): 585-594.
- [46] Zhu Y Y, Chen H R, Fan J H, et al. Genetic diversity and disease control in rice. *Nature*, 2000, 406: 718-722.
- [47] 刘永锋, 陈志谊, 刘卹洲, 等. 2001—2010 年江苏省稻瘟病菌种群变化分析. 江苏农业学报, 2010, 26(6): 1233-1237.
- [48] 李宪, 夏景玉. 稻瘟病菌生理小种和品种抗谱的研究. 安徽农业科学, 1996, 24(2): 167-169.
- [49] 何烈干, 黄凌洪, 兰波. 2006—2008 年江西省稻瘟病菌生理小种的消长动态. 江西农业大学学报, 2009, 31(6): 1030-1034.
- [50] 冯代贵, 彭国亮, 罗庆明, 等. 应用稻瘟病菌种群消长动态监测四川省杂交稻抗瘟性变化. 植物保护, 1992, 18(3): 4-5.
- [51] 彭国亮, 涂建华. 稻瘟病菌生理小种监测及应用. 云南农业大学学报, 1998, 13(1): 25-28.
- [52] 黄富, 程开禄. 稻瘟病菌致病性变异研究. 西南农业学报, 1999, 12(4): 69-73.
- [53] 黄富, 程开禄, 潘学贤, 等. 四川省主要水稻品种抗稻瘟病性评价及病菌生理小种监测. 云南农业大学学报, 2000, 15(3): 192-196.
- [54] 金良, 刘科, 王培华, 等. 泸州和黔江稻区稻瘟病生理小种组成分析. 安徽农业科学, 2007, 35(28): 8821-8822.
- [55] 金良, 鲁远源, 张鹤, 等. 黔江稻区稻瘟病生理小种组成成分析. 重庆大学学报: 自然科学版, 2006, 29(7): 111-113.
- [56] 杨水英, 肖崇刚, 杨静, 等. 重庆稻瘟病菌遗传谱系与生理小种的关系研究. 西南农业大学学报, 2002, 24(6): 535-538.
- [57] 邸仕忠, 韩海波, 勾治琴, 等. 重庆市稻瘟病菌生理小种及其毒性. 西南农业学报, 2009, 22(4): 946-949.
- [58] 裴桦, 袁洁. 贵州省稻瘟病菌 (*Pyricularia oryzae*) 生理小种群变化研究. 贵州农业科学, 1989(4): 1-6.
- [59] 林代福, 余显权. 稻瘟病菌生理小种的研究与应用. 山地农业生物学报, 1998, 17(4): 200-204.
- [60] 袁洁, 刘燕黔. 贵州省稻瘟菌致病性分化的动态研究. 种子, 2000(2): 9-12.
- [61] 袁洁, 刘燕黔. 贵州省近期稻瘟病菌生理分化研究初报. 贵州农业科学, 1999, 27(3): 33-35.
- [62] 袁洁, 杨学辉, 何海永, 等. 贵州省稻瘟病菌种群变化研究. 种子, 2004(11): 7-9.
- [63] 黄培英, 向红琼, 祖庆学. 贵州山区稻瘟病菌遗传谱系与生理小种关系初步研究. 杂交水稻, 2008, 23(3): 63-66.
- [64] 杨静, 何霞红, 王云月, 等. 水稻遗传多样性田间稻瘟病菌生理小种研究. 植物病理学报, 2004, 34(5): 468-471.
- [65] 邹寿发, 黄德超, 李建丰, 等. 广东省稻瘟菌生理小种变化研究. 仲恺农业技术学院学报, 2005, 18(4): 36-41.
- [66] 赖星华, 高汉亮. 广西稻瘟病菌生理小种消长规律与水稻品种布局的关系. 广西农业科学, 1993(1): 38-40.
- [67] 颜群, 高汉亮, 张晋. 2006 年广西稻瘟病菌生理小种的组成与分布研究. 广西农业科学, 2009, 40(8): 1004-1006.
- [68] 李华, 白武星, 武绍湖, 等. 宁夏稻瘟病菌生理小种与毒力的研究. 宁夏农林科技, 2007(5): 4-5.
- [69] 张淑平, 潘勋, 高俊全. 河北省稻瘟病菌生理小种研究初报. 华北农学报, 1992, 7(1): 107-111.
- [70] Fukuta Y. Development of differential varieties for blast resistance in IRRI-Japan collaborative research project//Kawasaki S. Rice Blast: Interaction with Rice and Control. Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2004: 229-233.
- [71] 万建民. 中国水稻遗传育种与品种系谱. 北京: 中国农业出版社, 2010.
- [72] Kobayashi N, Yanoria M J, Fuku Y. Differential varieties bred at IRRI and virulence analysis of blast isolates from the Philippines. *JIRCAS Working Rep*, 2007, 53: 17-31.
- [73] 周江鸿, 王久林, 蒋婉如, 等. 我国稻瘟病菌毒力基因的组成及其地理分布. 作物学报, 2003, 29(5): 646-651.