

DOI:10.13718/j.cnki.zwyx.2023.04.002

水稻抗稻曲病品种选育的研究进展

宋正富¹, 李诗雨¹, 何焕然², 黎青¹

1. 重庆工贸职业技术学院, 重庆 408000; 2. 重庆市渝东南农业科学院, 重庆 408000

摘要: 水稻稻曲病是由稻曲病菌引发的穗部病害, 是目前国内外水稻主要真菌病害之一, 该病害的发生会使水稻品质和产量下降。本文从水稻抗病入手, 总结了抗病水稻品种选育、水稻与稻曲病菌的互作机理、抗性遗传模式和抗性基因定位等方面的研究, 展望了将要开展的研究工作, 为水稻抗稻曲病品种选育提供了参考。

关键词: 稻曲病; 抗病育种; 互作机理;
遗传模式

中图分类号: S435.1

文献标志码: A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



文章编号: 2097-1354(2023)04-0012-06

Research Progress on Breeding of Rice Cultivars Resistant to Rice False Smut

SONG Zhengfu¹, LI Shiyu¹, HE Huanran², LI Qing¹

1. Chongqing Industry and Trade Polytechnic, Chongqing 408000, China;

2. Southeast Chongqing Academy of Agricultural Sciences, Chongqing 408000, China

Abstract: Rice false smut is a panicle disease caused by the *Ustilagindidea virens*. It is one of the major fungal diseases of rice in the world, which can lead to reduction of rice yield and quality. This paper reviewed the research on the selection and breeding of resistant rice materials, as well as the mechanism of interaction between rice and the fungus, the genetic pattern of resistance and the localization of resistance genes. The paper also offers insights into future research directions, to help guide the selection and breeding of rice varieties that are resistant to false smut.

Key words: rice false smut; resistant breeding; interaction mechanism; genetic pattern

收稿日期: 2022-06-19

基金项目: 重庆市技术创新与应用发展专项面上项目(cstc2020jscx-msxmX0044); 重庆市教育委员会科学技术研究项目(KJZD-K202103601); 重庆工贸职业技术学院科研项目(ZR202110)。

作者简介: 宋正富, 教授, 主要从事水稻抗病性研究。

稻曲病(Rice False Smut, RFS)是发生在水稻穗部的真菌病害,稻曲病菌[有性态:*Villosiclava virens*(Nakata) E. Tanaka & C. Tanaka; 无性态:*Ustilaginoidea virens*(Cooke)Takah.]从小穗外稃与内稃的间隙侵染后,早期在颖壳内快速形成白色菌丝块,后期形成墨绿色稻曲球,并产生大量厚垣孢子(图1)。稻曲病不仅会导致不同程度减产,同时会严重影响稻米品质,产生生物毒素,危害人畜健康。20世纪50年代,湖南、广西等省(区)报道稻曲病重发^[1]。20世纪80年代,中国主要稻米产区稻曲病发生加剧,1985年浙江省发病面积15.43万hm²,损失稻谷379.74万kg^[2];1990年,贵州省黎平县稻曲病发病面积占总水稻种植面积的28.0%,平均单产损失36.9%^[3];2014年,安徽省芜湖县稻曲病发病面积占总种植面积的54.2%^[4]。2020年,稻曲病在华中、华南、西南、东北和华北5大稻区造成的年均产量损失分别为80700t,6800t,17200t,10200t和6800t^[5]。随着杂交水稻的推广应用及施肥水平的不断提高,稻曲病现如今已经由水稻生产的次要病害上升为主要病害,引起了育种学家和病理学家的广泛关注。相比化学防治,选育抗病品种是最为经济有效的措施,基于此,本文综述了水稻抗稻曲病的研究进展,以为稻曲病抗病品种选育提供参考。



图1 稻曲病的典型症状

1 水稻抗稻曲病种质资源的选育

1.1 不同类型水稻材料对稻曲病的抗性

抗病品种的选育可以从根源上减小稻曲病的发生,但不同类型的水稻对稻曲病的抗性有所不同。一般情况下,稻曲病对晚稻的危害要大于早稻和中稻,迟熟稻大于早熟稻,单季晚稻发病重,而早稻和双季晚稻发病较轻。与籼稻相比,稻曲病对粳稻的危害更大;与常规稻相比,杂交稻发病更重^[6-7]。在杂交水稻品种中,早熟品种抗病性强于中迟熟品种,籼稻品种抗病性强于粳稻品种,三系品种抗病性强于两系品种,少数品种因生态环境或稻曲病菌群体遗传因素等不同导致在不同地区表现出较大的抗性差异,甚至呈现出截然相反的情况^[8]。刘永锋等^[9]发现,各类型品种对稻曲病的抗性水平由高到低分别为“常规中籼稻”“杂交中粳”“中熟中粳”“单季晚粳”“迟熟中粳”“杂交晚粳”和“杂交籼稻”,与上述结论有一定偏差。

除了水稻成熟时间不同对稻曲病感病的敏感度有差异外,水稻的穗部性状不同对稻曲病感病的敏感度也有差异.研究发现,穗型大且密、株型直立的水稻发病率较高,弯曲穗型和半直立穗型发病率明显低于直立穗型品种,其中半直立穗型发病率略低于弯曲穗型品种^[10].另外,二次枝梗上的粒数会影响发病率,发病率和枝、梗、穗相关系数由大到小分别为二次枝梗数、二次枝梗粒数、每穗粒数和着粒密度^[10],田间粳稻稻曲病的发生与穗部性状关系密切,结果提示相关性由大到小分别为每穗粒数、二次枝梗粒数、二次枝梗数、着粒密度和二次粒率^[11].

1.2 抗稻曲病种质资源的筛选

张舒等^[12]通过自然诱发方法在2021年鉴定出“早稻金优268”等12个品种具有抗病性;而在2011年中的203份材料中发现有25份材料没有发病,其中早稻品种7份,中稻品种5份,鉴别品种4份,材料F01等9份;同时在40份水稻品种和材料中通过温室人工接种方法筛选出免疫材料4份.彭富玲^[13]经过连续3年对27份抗源材料进行抗性监测,通过自然诱发与人工辅助接种相结合的方法发现,“CHETUMALA-86”“94-69”“双抗7701”“IRAT144”“ECIA157-S7-1”和“IR21178”等6份材料3年的病穗率均为0,对稻曲病表现为免疫.总体来讲,水稻抗稻曲病种质资源还相当匮乏,还需加大资源材料的筛选力度,通过自然发病和注射接种的方式鉴定更多的抗病资源材料,以供生产和研究进一步利用.

2 水稻与稻曲病菌的互作机理

2.1 稻病菌的侵染循环

关于稻曲病菌的侵染循环尚无统一定论,多数研究认为,稻曲病菌主要以菌核和厚垣孢子的形式在病残体或土壤中越冬^[14],但初侵染源是菌核还是厚垣孢子还存在一定争议.菌核或厚垣孢子在田间越冬后,在空气湿润、温度适宜的条件下,萌发产生子囊孢子或分生孢子,雨、露、光使孢子脱离,在空气中传播,于水稻破口前期侵染水稻花器官,在颖壳内产生大量菌丝,穗部逐渐膨胀形成稻曲球,产生大量厚垣孢子,借助气流继续传播到健康植株,萌发产生分生孢子引起再侵染.其中,菌丝可分化形成菌核,实现稻曲病菌的侵染循环.

2.2 稻曲病菌的侵染机制

研究表明,稻曲病菌可以侵染水稻幼苗^[15],在成年植物中,可以用分子标记方法检测出该病原菌^[16].Ikegami^[16]发现该病原菌能在萌发初期侵染水稻幼胚轴,并沿韧皮部筛管外表面扩散至分蘖中后期,但菌丝在耳原基处不发育.

由稻曲病菌引起的水稻稻曲病是世界范围内一种严重危害水稻的病害,然而,稻曲病菌毒力和致病性的分子机制仍不清楚.Tang等^[17]在对侵染小穗的连续半薄和超薄切片的检测中发现,病原菌的主要侵染部位位于子房和小穗之间3根雄蕊花丝的上部,柱头和浆片也有一定程度的感染.病原菌不直接穿透寄主细胞壁,不形成吸器,子房球一直保持存活从来没有被感染过,说明稻曲病菌属于活体寄生的病原体.

有关人工接种对稻曲病菌侵染过程影响的研究还不全面.Hu等^[18]用菌丝-分生孢子的混合物人工接种稻穗后,利用增强型绿色荧光蛋白(EGFP)标记品系对水稻穗部病菌的发育过程进行了表征,结果发现接种部位和接种负荷是影响发病程度的关键因素,接种量越大,病害严重程度越高,接种量为0.5 mL及以上时,抽穗穗数显著增加,病粒数增加.

Fan等^[19]在研究水稻对稻曲病菌感染的反应时发现,病菌侵染的小穗开花过程及相关转录因子ARF6和ARF8的表达均受到抑制;然而,一些与籽粒填充相关的基因,包括种子储存蛋白基因、淀粉合成代谢基因和胚乳特异性转录因子(RISBZ1和RPBF)在子房受精后被高度转录,一些关键的防御相关基因如NPR1和PR1被病菌感染后呈下调状态;数据表明稻曲病菌可能通过激活灌浆网络来劫持宿主营养储存库,以满足生长和病球形成的需要.

Zheng 等^[20]证明了稻曲病菌中富含半胱氨酸的分泌蛋白 SCRE6 作为一种毒力因子在感染过程中转运到宿主细胞中;在水稻中, SCRE6 与负免疫调节因子 OsMPK6 相互作用并去磷酸化,从而增强其稳定性,抑制植物免疫力,移除 SCRE6 可使稻曲病菌毒力减弱;转基因水稻中, SCRE6 的异位表达通过抑制宿主的免疫反应促进病原菌的侵染;该研究结果揭示了一种明确的真菌感染策略,即病原体部署了一个酪氨酸磷酸酶家族来稳定宿主植物中的负免疫调节因子,从而促进其感染.与此同时,在感染的小穗和自然患病的穗茎中未检测到菌丝,直接的细胞学证据支持了稻曲病菌在孕穗期特异性侵染水稻花丝的推论.

2.3 水稻被稻曲病菌侵染后的物质代谢

Jones 等^[21]利用代谢分析评估了水稻和稻曲病菌的相互作用,该研究将水稻植株暴露于带有 GFP 标记的稻曲病菌品系.通过防御相关分子标记 OsPR1b 和 OsPR10a 判断是否接种,分别在接种后 0 h, 6 h, 12 h, 24 h, 36 h 和 48h 测定水稻植株的代谢反应.采用 ¹H 核磁共振(NMR)和气液相色谱串联质谱(GC/LC-MS/MS)相结合的方式,对叶浸出物的水相和有机相代谢物进行研究,共检测到 56 个代谢物,GC-MS 检测出的代谢物与 NMR 有一定的重合性,核磁共振和气相色谱-质谱联用方法共鉴定出 93 种代谢物.

Li 等^[22]在稻曲病侵染植株后第 3 d 采集水稻穗,室温下浸泡 3, 3-二氨基联苯胺四盐酸溶液(DAB-HCl)3 h,经过乙醇、氯仿溶液处理后,在显微镜下观察水稻花器官中活性氧(ROS)积累情况,结果发现稻曲病菌侵染子房后 DAB 发生了氧化反应,且侵染后 DAB 氧化产物较多,特别是感染的子房底部氧化程度最高,说明该部位产生的 ROS 较多,推测是因为子房基部是真菌从寄主植物处获得水分和营养的部位.

3 水稻稻曲病抗性遗传模式和基因定位

3.1 水稻稻曲病抗性遗传模式

目前,通过田间定量接种试验鉴定出了许多对稻曲病菌具有抗性的水稻品种.然而,在稻曲病菌-水稻植物病害系统中并没有发现“基因对基因”的抗性模型^[23-29].方文先等^[30]用抗病的“早光头粳”品种(P1)与易感病的“粤 B”(P2)杂交,建立 6 个世代的遗传群体,发现“早光头粳”对稻曲病的抗性为 2 对主基因+多基因控制,显性效应占主要地位,加性效应次之,抗性遗传率为 82.84%.Zhou 等^[29]以 Lemont/Teqing 构建群体,利用重组自交系群体,发现 IR28 的稻曲病抗性由 2 个主效基因控制,遗传力占 76.67%,符合主效基因+微效多基因混合遗传模型,微效基因对抗病性的贡献不大^[26].

3.2 水稻稻曲病抗性基因

由于稻曲病的相关研究起步较晚,抗病资源的筛选较为缺乏,对于水稻抗稻曲病基因定位的研究还不够深入.Xu 等^[31]利用 Lemont/Teqing 的近等基因系,在 Lemont 中检测定位了 2 个抗稻曲病 QTL,位于第 10 条和第 11 条染色体上,命名为 qFsr10 和 qFsr11.Zhou 等^[29]同样利用这 2 个亲本构建群体,发现 10 个位于 2, 3, 4, 6, 8, 10, 11 和 12 染色体上的抗病位点,其中 qFSR-6-7, qFSR-10-5, qFSR-10-2 和 qFSR-11-2 有较大的遗传效应.Li 等^[32]以大关稻/IR28 构建 157 个重组自交系,两年在不同环境下共检测到 7 个 QTL, qFsr10a 和 qFsr11 均被检测到.Andargie 等^[33]利用 IR28 与高感品种 HXZ 建立群体,将抗性 QTL 定位到第 5 条染色体上.而一个定位在第 11 条染色体的抗性 QTL 位点,在物理上与一个几丁质酶基因簇相邻,包括 9 个在稻曲病感染后高度上调的几丁质酶基因,表明这些几丁质酶基因很可能是稻曲病抗性的候选基因^[34].目前,水稻稻曲病抗性基因定位仅停留在 QTL 初步定位上,还未见有主效基因的精细定位及克隆的报道,基础研究的滞后制约了稻曲病抗病育种的发展,还要进一步加强稻曲病菌与水稻互作机制上的探究.

4 展望

随着人们生活质量的不断提高,公众对稻米品质的要求也越来越高,许多在我国水稻生产中广泛应用的杂交水稻品种均一定程度上受到稻曲病的影响,水稻稻曲病已逐渐成为制约水稻优质高产的重要病害.本文通过对抗稻曲病水稻材料选育、水稻与稻曲病菌的互作机理、抗性遗传模式和抗性基因定位等方面进行综述,发现现阶段国内外对稻曲病抗性资源的筛选和鉴定还不够系统,对现有抗稻曲病种质资源利用效率不高,对稻曲病抗性的遗传研究还不够深入.建议今后在加强稻曲病生物学特性和多样性分析的同时,应更加重视水稻抗病种质资源的鉴定,发掘更多新的抗性资源,进一步加强水稻抗病基因定位,开发新的抗病基因分子标记,为抗稻曲病育种奠定基础.

参考文献:

- [1] 卢覃彰. 防止稻曲病的蔓延 [J]. 农业科学通讯, 1957(12): 715.
- [2] 王诚钊, 黄侠敏, 沈璞, 等. 稻曲病的流行规律和防治研究 [J]. 中国植保导刊, 1988, 8(2): 34-39.
- [3] 王长金. 稻曲病发生发展的气候条件及其防治措施 [J]. 中国农业气象, 1996, 17(3): 41-48.
- [4] 秦青龙, 王新忠, 朱昌稳, 等. 2014年芜湖县稻曲病重发原因分析与防治对策 [J]. 安徽农学通报, 2015, 21(1): 78-79.
- [5] 亓璐, 张涛, 曾娟, 等. 近年我国水稻五大产区主要病害发生情况分析 [J]. 中国植保导刊, 2021, 41(4): 37-42, 65.
- [6] 龚林根, 张念环, 张景飞, 等. 江苏常熟地区稻曲病发生规律及防治技术 [J]. 江苏农业科学, 2001(6): 30-32.
- [7] 张夕林, 朱明华, 张建明. 稻曲病发生规律及其防治技术研究新进展 [J]. 农药科学与管理, 2003, 24(5): 22-23.
- [8] 黄瑞荣, 李湘民, 华菊玲, 等. 杂交水稻品种(组合)对稻曲病的抗性研究 [J]. 江西农业大学学报, 2010, 32(4): 718-722.
- [9] 刘永锋, 陆凡, 陈志谊, 等. 江苏省水稻主栽及后备品种对稻曲病的抗性 [J]. 作物杂志, 2000(6): 11-13.
- [10] 徐正进, 陈温福, 张龙步. 稻曲病与水稻某些株型性状的关系 [J]. 辽宁农业科学, 1987(4): 5-8.
- [11] 刘柏林, 陈书强, 董丹, 等. 水稻株型性状与稻曲病发病程度关系的研究 [J]. 湖北农业科学, 2009, 48(1): 42-46.
- [12] 张舒, 吕小成, 贾切, 等. 抗稻曲病水稻品种与材料的筛选与评价 [J]. 湖北农业科学, 2014, 53(21): 5163-5169.
- [13] 彭富玲. 27份稻曲病抗源材料农艺性状评价及部分材料抗性遗传初步分析 [D]. 雅安: 四川农业大学.
- [14] ABBAS H, SCIUMBATO G, KEELING B. First Report of False Smut Corn (*Zea Mays*) in the Mississippi Delta [J]. Plant Disease, 2002, 86(10): 1179.
- [15] TEBEEST D. Infection of Rice by *Ustilaginoidea Virens* [J]. Phytopathology, 2010, 100: S125.
- [16] IKEGAMI H. Studies on the False Smut of Rice [J]. Japanese Journal of Phytopathology, 1962, 27(1): 16-23.
- [17] TANG Y X, JIN J, HU D W, et al. Elucidation of the Infection Process of *Ustilaginoidea Virens* (Teleomorph: *Villosiclava Virens*) in Rice Spikelets [J]. Plant Pathology, 2013, 62(1): 1-8.
- [18] HU M L, LUO L X, WANG S, et al. Infection Processes of *Ustilaginoidea Virens* during Artificial Inoculation of Rice Panicles [J]. European Journal of Plant Pathology, 2014, 139(1): 67-77.
- [19] FAN J, GUO X Y, LI L, et al. Infection of *Ustilaginoidea Virens* Intercepts Rice Seed Formation but Activates Grain-Filling-Related Genes [J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2015, 57(6): 577-590.
- [20] ZHENG X H, FANG A F, QIU S S, et al. *Ustilaginoidea Virens* Secretes a Family of Phosphatases that Stabilize the Negative Immune Regulator OsMPK6 and Suppress Plant Immunity [J]. The Plant Cell, 2022, 34(8):

- 3088-3109.
- [21] JONES O A H, MAGUIRE M L, GRIFFIN J L, et al. Using Metabolic Profiling to Assess Plant-Pathogen Interactions: an Example Using Rice (*Oryza Sativa*) and the Blast Pathogen *Magnaporthe Grisea* [J]. *European Journal of Plant Pathology*, 2011, 129(4): 539-554.
- [22] LI W L, LI L Y, FENG A Q, et al. Rice False Smut Fungus, *Ustilagoidea Virens*, Inhibits Pollen Germination and Degrades the Integuments of Rice Ovule [J]. *American Journal of Plant Sciences*, 2013, 4(12): 2295-2304.
- [23] HUANG F, LI Y, SHI J, et al. Screening and Polymorphism Analysis of Rice Germplasm for Resistance to False Smut Disease in Sichuan Province [J]. *Acta Phytopathol Sin*, 2016, 46(2): 247-257.
- [24] KAUR Y, LORE J, PANNU P. Evaluation of Rice Genotypes for Resistance Against False Smut [J]. *Plant Disease Research*, 2015, 30(1): 46-49.
- [25] LI Y S, HUANG S D, YANG J A, et al. Analysis of Quantitative Trait Loci for Resistance to Rice False Smut [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2011, 37(5): 778-783.
- [26] LI Y S, ZHU Z, ZHANG Y D, et al. Genetic Analysis of Rice False Smut Resistance Using Mixed Major Genes and Polygenes Inheritance Model [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2008, 34(10): 1728-1733.
- [27] LIANG Y, ZHANG X M, LI D Q, et al. Integrated Approach to Control False Smut in Hybrid Rice in Sichuan Province, China [J]. *Rice Science*, 2014, 21(6): 354-360.
- [28] LORE, PANNU, JAIN, et al. Susceptibility of Rice Hybrids and Inbred Cultivars to Smut under Field Conditions [J]. *Indian Phytopathology*, 2013, 66(4): 397-399.
- [29] ZHOU Y L, XIE X W, ZHANG F, et al. Detection of Quantitative Resistance Loci Associated with Resistance to Rice False Smut (*Ustilagoidea Virens*) Using Introgression Lines [J]. *Plant Pathology*, 2014, 63(2): 365-372.
- [30] 方先文, 汤陵华, 王艳平. 水稻稻曲病抗性遗传机制 [J]. *江苏农业学报*, 2008, 24(6): 762-765.
- [31] XU J L, XUE Q Z, LUO L J, et al. Preliminary Report on Quantitative Trait Loci Mapping of False Smut Resistance Using Near-isogenic Introgression Lines in Rice [J]. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 2002, 14(1): 14-19.
- [32] LI Y S, YANG J, HUANG S D, et al. Analysis on Quantitative Trait Loci for Resistance to Rice False Smut under Different Environmental Conditions [J]. *Agricultural Science & Technology*, 2014, 15(3): 449-452, 473.
- [33] ANDARGIE M, LI L Y, FENG A Q, et al. Mapping of the Quantitative Trait Locus (QTL) Conferring Resistance to Rice False Smut Disease [J]. *Current Plant Biology*, 2018, 15: 38-43.
- [34] HAN Y Q, ZHANG K, YANG J, et al. Differential Expression Profiling of the Early Response to *Ustilagoidea Virens* between False Smut Resistant and Susceptible Rice Varieties [J]. *BMC Genomics*, 2015, 16(1): 1-15.