

我国东北稻区稻瘟病的研究进展

王 倩^{1,2}, 周永力¹, 王 疏³, 黎志康^{1,4}

(¹ 中国农业科学院作物科学研究所/农作物基因资源与基因改良国家重大科学工程, 北京 100081;

² 沈阳农业大学植物保护学院, 沈阳 110161; ³ 辽宁省农业科学院植物保护研究所, 沈阳 110161;

⁴ 国际水稻研究所, 菲律宾马尼拉)

摘要: 东北水稻种植区是我国粳稻的主产区, 长期以来稻瘟病是生产中危害最严重的病害之一。本研究就近 30 年来东北稻区稻瘟病菌优势种群和优势小种变迁, 主栽品种抗性进行了综述, 分析了已鉴定的稻瘟病抗性基因在东北稻区的利用价值, 同时对该地区稻瘟病研究存在的问题与今后的研究方向进行了讨论, 以期为水稻抗稻瘟病的育种提供参考。

关键词: 稻瘟病; 稻瘟病菌; 生理小种; 抗病性

Research Advances on the Rice Blast in the Northeast China

WANG Qian^{1,2}, ZHOU Yong-li¹, WANG Shu³, LI Zhi-kang^{1,4}

(¹ Institute of Crop Sciences / National Key Facility for Crop Gene Resources and Genetic Improvement,

Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081; ² College of Plant Protection, Shenyang Agricultural University,

Shenyang 110161; ³ Institute of Plant Protection, Liaoning Academy of Agricultural Sciences,

Shenyang 110161; ⁴ IRRI, DAPO Box 7777, Metro Manila, Philippines)

Abstract: Rice blast has an important economic impact during the past many years, causing significant yield losses in the northeastern rice growing region, where japonica cultivars have been widely planted. We have surveyed the predominant population and race changing of *Magnaporthe oryzae*, and the resistance of rice cultivars during the last 30 years. Moreover, the utilization values of the identified resistance genes, and the key research aspects in the future were also discussed. These results will supply some suggestion for the further research about effectively controlling rice blast in this region.

Key words: Rice blast; *Magnaporthe oryzae*; Race; Resistance

稻瘟病是由 *Magnaporthe oryzae* (无性态: *Pyricularia oryzae*) 引起的一种突发性强、易于流行的水稻重要病害之一。我国常年粳稻种植面积约为 733.3 万 hm^2 , 东北三省种植面积为 314 万 hm^2 , 产量为 2118.9 万 t, 分别占全国粳稻总面积的 43.0%、总产量的 40.1%。但是, 由于稻瘟病的危害, 年度间单产水平波动剧烈, 稻瘟病暴发流行的年份减产可达 50%~80%, 甚至绝产。例如 2005 年, 黑龙江稻区稻瘟病大发生, 受害面积超过 60 万 hm^2 , 其中绝产

面积近 46.7 万 hm^2 ^[1]。因此, 稻瘟病是东北稻区水稻高产稳产的重要限制因素之一。

早在 20 世纪 20 年代, 国内外研究者就开展了水稻稻瘟病抗性遗传分析, 选育了一些优良的抗病品种。对稻瘟病菌优势种群和生理小种的消长状态进行监测是围绕稻瘟病进行的另一项研究内容, 目的在于为抗病育种工作提供可靠的依据, 从而提高当地主栽品种的抗性。随着人们认识到单一的品种栽培促使稻瘟病菌变异形成新的优势种群, 水稻品

收稿日期: 2011-01-30 修回日期: 2011-05-09

基金项目: “948”计划(2006-G51); 比尔·盖茨基金项目

作者简介: 王倩, 硕士研究生, 主要从事稻瘟病菌群体结构和抗病基因定位研究。E-mail: wangqian0164@yahoo.cn

通讯作者: 周永力, 研究员, 博士生导师, 研究方向为水稻抗病遗传与分子育种。E-mail: zhouyl@caas.net.cn;

王疏, 研究员, 研究方向为水稻病害。E-mail: wangshu509@126.com

种的栽培也向着多样化发展。

近年来,分子生物学技术加速了水稻对稻瘟病抗性分子基础的研究,稻瘟病抗病新基因的发现、定位等方面的报道屡见不鲜,抗病基因 *Pia*、*Pil*、*Pik* 的发现掀起了利用抗病基因进行分子标记辅助育种的高潮;无毒基因 *PWL1* 和 *PWL2* 的成功克隆为稻瘟病研究提供了新的思路。本研究对东北稻区稻瘟病研究进展进行了综述,以期对东北水稻种植区稻瘟病的有效防治提供信息。

1 东北稻区稻瘟病菌优势种群及其变迁

稻瘟病菌的致病性非常容易发生变异,种下不同致病类群的组成与结构十分复杂^[2]。1976年,全国稻瘟病菌生理小种联合试验组利用我国统一的鉴别品种(包括特特勃、珍龙 13、四丰 43、东农 363、关东 51、合江 18 号、丽江新团黑谷等 7 个品种)对稻瘟病菌生理小种进行了划分与命名,将稻瘟病菌划分为 ZA、ZB、ZC、ZD、ZE、ZF、ZG 7 个种群(表 1),并对东北稻区生理小种进行鉴定,结果表明东北稻区稻瘟病菌小种数不足 10 个,优势小种为 ZG1 和 ZE1。之后,再未对东北各稻区稻瘟病菌小种进行联合鉴定。

表 1 我国稻瘟病菌种群的毒力和寄生的水稻类型

Table 1 The pathogenicity of rice blast groups and infected rice types in China

病菌种群 Pathogen group	致病性 Pathogenicity	水稻类型 Rice type
ZA	强	籼型
ZB	强	籼型
ZC	强	籼型
ZD	强	粳型
ZE	弱	粳型
ZF	弱	粳型
ZG	弱	粳型

1.1 辽宁稻区

辽宁稻区的优势种群组成较简单,20 世纪 80 年代中期以来主要存在 ZA、ZD、ZE、ZF 种群,出现频率也是此消彼长,例如,1981 年辽宁东南沿海地区有 ZA 群小种分布;1982 年 ZA61 小种发展为辽宁省的优势小种,导致抗病品种中丹 2 号丧失抗性而发生感病;1983-1984 年,随着中丹 2 号种植面积的减少,ZA 小种频率逐步回落;至 1998 年,辽宁省稻瘟病菌生理小种的组成为 ZD 群和 ZF 群,而且

ZD 群呈下降趋势,ZF 群呈上升趋势^[3-5];2000-2005 年,辽宁省流行的优势种群为 ZF 群和 ZE 群,近年来致病性强的种群 ZA 出现频率增加,致病性弱的种群 ZE 出现频率下降^[6](图 1),这些可能与辽宁稻区主栽品种轮换更替有关。

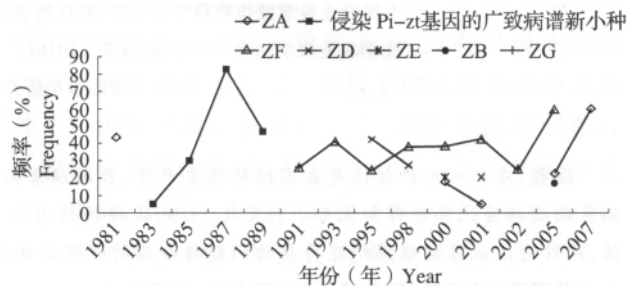


图 1 辽宁省优势种群消长动态

Fig. 1 The variation of dominant rice blast population in Liaoning province

1.2 吉林稻区

吉林省关于稻瘟病菌生理小种的研究起步较早,1963 年就开始了吉林省稻瘟病菌生理小种研究的初步探索。1978-1980 年,吉粳 60 号作为吉林省的主栽品种,致使侵染吉粳 60 号的小种 ZG₁J₀ 出现次数最多、分布广,是吉林省的优势小种^[7];1980 年以后,吉粳 60 号种植面积迅速减少,新引进的品种滨旭几乎遍布全省各稻区,因此吉林省又出现了 26 个新的生理小种;1987-1991 年滨旭的种植面积缩小,吉粳 62 号和吉粳 63 号种植面积不断扩大,此期间吉林省小种上升为 89 个^[8];至 2002 年,ZD 群成为吉林省的优势种群,ZD1 小种是当年的优势小种,2003 年 ZE 群和 ZE1 小种取代其成为优势种群和优势小种;2004 年,优势种群和优势小种又发生了变化,ZF 群和 ZG 群是当年的优势种群,ZF1 和 ZG1 小种是当年的优势小种;2005-2006 年,ZE 种群和 ZE1 小种又回升为当地的优势种群和优势小种^[9]。侵染吉林省的优势种群较为复杂多样,强毒小种不突出,目前 ZG 种群是优势种群(图 2),这些可能与吉林省种植品种的多样化有关。

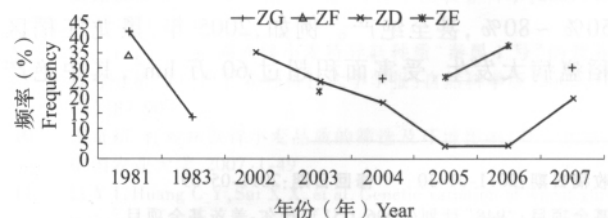


图 2 吉林省优势种群消长动态

Fig. 2 The variation of dominant rice blast population in Jilin province

1.3 黑龙江稻区

黑龙江省稻瘟病生理小种逐年增多,而优势小种的数量也在增加。1978-1982年,黑龙江省的优势种群是 ZE、ZF、ZA、ZD,优势小种是 ZE1、ZF1、ZD1、ZG1,其中 ZA17、ZD1 为致病性最强小种;1983-1988年,虽然优势种群和优势小种类型未发生大的变化,但是各种群和各优势小种出现的频率发生了变化,至此,黑龙江省形成了一个复杂的强致病型的菌群结构^[10];1996年,ZE1 为优势小种^[11];2002年,优势小种变更为 ZG1^[12];2006年,ZE、ZG、ZF 为优势菌群,ZE1、ZG1、ZF1、ZE3 为优势小种^[13]。随着水稻栽培品种的多样化,优势种群和优势小种也向多样化发展,目前 ZE、ZG 是优势菌群,其次为 ZA、ZF;ZB 和 ZD 菌群有上升的趋势;ZE1 和 ZG1 是强致病生理小种(图3)。

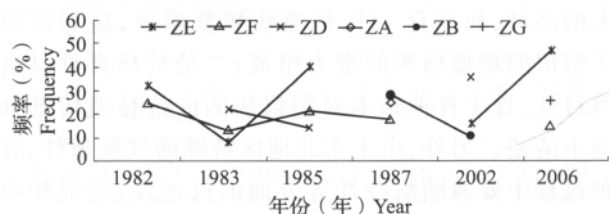


图3 黑龙江省优势种群消长动态

Fig. 3 The variation of dominant rice blast population in Heilongjiang province

综上所述,东北稻区稻瘟病菌生理小种呈多元化,具有明显的区域性。如2006年,辽宁省的优势种群是 ZA 和 ZF,优势小种是 ZF1;吉林省的优势种群是 ZE,优势小种是 ZE1;而在黑龙江省 ZE、ZG、ZF 为优势菌群,ZE1、ZG1、ZF1、ZE3 为优势小种。又比如在吉林省,从整体情况来看,西部地区致病力弱的小种出现频率相对较高,而中东部地区稻瘟病菌种群数量多而且较为复杂,致病力强的小种出现频率也相对较高^[6,8,10]。

2 当前东北稻区主栽品种的抗性状况

从发展趋势上看,近年来国家北方水稻区试品种的抗性呈现上升趋势。其中九 9632、辽粳 92-34、沈稻 8 号等 20 多个品种抗性水平平均达到中抗以上^[14]。

2.1 辽宁稻区主栽品种抗性

当前辽宁省主栽品种中花粳 15、盐 21、开 9725、沈农 606、沈 98-20、97~122、东研 2 号等 7 个品种在其种植地区表现较好的抗性,而盐粳 36、雨田 6 号、港辐 5 号、辽农 996、新 95-1、辽东 5 号较易感病^[15]。

近年来,辽宁省以优质、高产、抗病为目标,选育和引进了一批优良水稻品种,如用 屈锦 A 和 粳型特异亲和恢复系 C418 配组选育高抗穗颈瘟品种 屈优 418,已在生产上累计推广种植 6.6 万 hm^2 以上^[16];辽 20A 与米质优良、高抗稻瘟病的 C2106 配组育成的高抗稻瘟病杂交粳稻新组合,已被大面积示范种植^[17]。

总体看来,辽宁省种植的水稻品种抗性在逐步增强,但是对于抗病品种的抗性遗传基础和抗谱尚不清楚。

2.2 吉林稻区水稻品种抗性

吉粳 88 是以日本高产优质品种 奥羽 346 为母本、长白 9 号为父本选育的超级稻品种,对稻瘟病抗性较强,2006 年在吉林省种植面积已达 30 万 hm^2 ,占水田面积的 40%。超级稻单一品种大面积种植,稻瘟病暴发流行的病害风险较大。

1996-1998 年参加吉林省区域试验的 35 个水稻新品种中,抗性较好的品种有组培 11、九 9432、通 124 等 9 个品种,可以在全省种植,其他 26 个品种可以根据在不同地区的抗性表现,合理搭配种植^[18];2001-2003 年吉林省区域试验的 23 个水稻新品种均对苗瘟和叶瘟的抗性较好,但是无高抗穗瘟的品种,参试品种中仅通育 217 和通系 150 对穗瘟抗性稍好,表现为中等感病^[19]。

2.3 黑龙江稻区主栽品种抗性

1996-2008 年,空育 131 年是黑龙江推广面积最大的品种,种植比例占适宜区域的 60%。然而,空育 131 对稻瘟病的抗性较差,易造成稻瘟病的大流行。2006-2008 年育成的水稻新品种只有龙粳 20 号、龙育 03-4804、垦稻 12 以及空育 131 稻瘟病发病较重,而龙粳 24 号、垦粳 1 号、建 A182、龙粳 21 号、绥粳 10 号稻瘟病发病较轻,抗性较好^[20];在黑龙江省空育 131、龙粳 14、龙盾 104 等 13 个主栽品种中,从品种对整个黑龙江省稻瘟病菌株的抗性来看,抗性最好的是龙粳 14 和龙盾 104,从品种对适宜积温带稻瘟病菌株的抗性来看,第 2 积温带的绥粳 7 和第 3 积温带的龙盾 104 分别是抗瘟性最好的品种^[21]。

近些年来,秋光、超产、辽盐、辽粳、丹粳、沈农和营 8433 等系列品种分布于东北各地区,随着地区种植品种的多样化,稻瘟病菌群体与水稻品种互作体系保持相对稳定,减轻了东北稻区稻瘟病大发生的威胁。

3 已知稻瘟病抗性基因在东北地区的利用价值

迄今,通过广泛的遗传分析,已定位了 85 个稻

瘟病抗性基因和 347 个 QTL 位点,绝大部分的基因被定位在水稻的不同染色体上,其中 *Pi21*、*Pi22*、*Pi23*、*Pi34*、*Pi35* (*t*)、*Pb1*、*Pif*、*Pikur1*、*Pikur2*、*Pi-se1* 属于控制部分抗性基因的单基因,其余均为主效抗性基因。在 85 个基因中,70 个基因采用分子标记进行了染色体定位,5 个基因通过与已知基因的等位性测定确定了其染色体位置^[22]。目前已从水稻中克隆了 13 个稻瘟病抗性基因,即 *Pib*、*Pita*、*Pi2*、*Pi9*、*Pi-z'*、*Pi-d2*、*Pi36*、*Pi37*、*Pikm*、*Pit*、*Pi5*、*Pid3*、*Pikh*; 以及 2 个 QTL 位点,即 *P21* 和 *Pb1*^[23-35]。

宋成艳等^[36]利用 12 个日本鉴别品种的反应型与日本的 7 个致病性稳定的菌系初步推断了 60 个品种的抗性基因;薛清芝等^[37]、何琳等^[38]利用 SSR 分子标记分别对抗稻瘟病基因 *Pi15* (*t*) 和 *Pi-1* 进行检测,明确该基因在水稻主栽品种中的分布情况;时克等^[39]利用源于 *Pi-ta* 和 *Pi-b* 抗性基因本身的功能标记,结合接种鉴定,对 58 份水稻主栽品种进行 *Pi-ta* 和 *Pi-b* 基因检测,结果表明该基因具有较高的利用价值。已报道的基因在东北稻区的利用价值是: (1) 抗病基因 *Pi-a*、*Pi-sh*、*Pi-kz*、*Pi-15* (*t*) 和 *Pi-19* (*t*) 不具任何利用价值; (2) 抗病基因 *Pi-i*、*Pi-k*、*Pi-1* (*t*)、*Pi-km*、*Pi-ta* 和 *Pi-kp* 在多数地区已基本丧失抗性,育种上不宜单独使用; (3) 抗病基因 *Pi-b*、*Pi-ta*²、*Pi-z'*、*Pi-kp*、*Pi-9* (*t*) 和 *Pi-t* 抗性较好,抗谱达到 80% 以上,但在个别地区感病率偏高,建议在育种中慎重应用,最好 2 个以上抗源联合使用; (4) *Pi-z* 的抗性最好,对在各地区稻瘟病菌的抗谱都很广,抗谱达到 95% 以上,是当前最有效的抗源,在抗稻瘟病育种上应优先加以考虑和利用。

4 稻瘟病菌无毒基因的研究进展

无毒基因是病原菌中决定寄主植物品种特异性表达与否的基因,其缺失、表达破坏或功能区域的变异将导致病原菌群体中产生新的毒性小种,继而导致含有对应抗病基因的作物品种丧失抗病性。对无毒基因的研究是进一步研究稻瘟病的重要手段。

目前已定位了 40 多个稻瘟病菌无毒基因,其中 9 个已被成功克隆。*PWL1* 和 *PWL2*^[40-41] 首先被克隆出来;此后, *AvrPi-ta*、*Avr1-CO39*、*ACE1*、*AvrPiz-t*、*AvrPik/km/kp*、*AvrPia*¹、*AvrPiü*^[42-46] 等 7 个无毒基因又先后被克隆。

东北稻区关于稻瘟病菌无毒基因的研究鲜有报道,仅张崎峰等^[47]利用与无毒基因 *Avr-pit*、*Avr-pia*、*ACE1* 紧密连锁的 3 个 SSR 标记对黑龙江省不同地

区的菌株进行 PCR 扩增,结果表明 3 个无毒基因在黑龙江省不同地区之间存在明显差异,同一基因在不同地区分布差异也较大,无毒基因 *Avr-pit*、*Avr-pia* 和 *ACE1* 的出现频率分别为 43.59%、36.92% 和 30.26%。

5 展望

东北稻区是我国主要的粮食生产基地,稻瘟病长期以来威胁着东北稻区水稻的产量和品质。稻瘟病菌的致病性易发生变异、水稻品种的抗性基因组成简单以及大面积单一化种植是导致稻瘟病抗性丧失的主要原因。

根据东北稻区稻瘟病研究现状,抗病育种存在的主要问题:一是对于田间稻瘟病菌的毒力组成缺乏连续、系统的监测分析。近年来,一些种植面积较大的品种,如空育 131,稻瘟病频繁爆发,迫切需要了解田间稻瘟病菌的毒力组成;二是抗病育种具有盲目性,骨干育种亲本对稻瘟病的抗性遗传基础尚不清楚。另外,由于东北地区特殊的气候条件,育种过程中要兼顾耐冷性等方面的抗逆性,造成稻瘟病抗源匮乏,因此筛选适用于东北地区的抗稻瘟病水稻种质资源,并分析明确其抗病遗传基础,对于加快培育稻瘟病抗性相对持久的水稻品种具有重要的意义。

参考文献

- [1] 孙强,张三元,张俊国,等.东北水稻生产现状及对策[J].北方水稻,2010,40(2):72-74
- [2] 陆凡,郑小波,陈志谊,等.江苏省稻瘟病菌小种的结构组成与变化趋势[J].南京农业大学学报,2002,25(1):39-42
- [3] 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[J].植物病理学报,1980,10(2):71-82
- [4] 周江鸿,王久林,蒋琬如,等.我国稻瘟病菌毒力基因的组成及其地理分布[J].作物学报,2003,29(5):646-651
- [5] 刘志恒,俞孕珍,朱桂清,等.1998 年辽宁省稻瘟病菌种群动态分析[J].沈阳农业大学学报,1999,30(3):241-243
- [6] 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[J].植物保护,2007,33(2):30-33
- [7] 曾功懋,李成栋.吉林省稻瘟病菌生理小种鉴定结果[J].植物病理学报,1983,13(4):13-20
- [8] 沈瑛.我国稻瘟病菌的遗传多样性及其地理分布[J].中国农业科学,1996,29(4):39-46
- [9] 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[J].吉林农业科学,2009,34(3):33-35
- [10] 李桦,郑锦燮.黑龙江省稻瘟病菌生理小种消长动态研究[J].植物保护,1989,15(5):224
- [11] 商士吉,李明贤,朴明浩,等.黑龙江省稻瘟病生理小种的鉴别[J].植物保护,1996,22(4):112-116
- [12] 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[J].植物保护,2002,32(2):31-34
- [13] 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[J].东北农业大学学报,2009,40(3):12-15

- [14] 郭晓莉, 刘晓梅, 李莉, 等. 国家北方水稻区试品种(组合)对稻瘟病的抗性评价[J]. 吉林农业科学, 2008, 33(4): 20-22
- [15] 桑海旭, 刘志恒, 俞孕珍, 等. 辽宁省水稻品种抗瘟性鉴定[J]. 垦殖与稻作, 2001(5): 30-32
- [16] 张起范, 丁芬, 邓媛, 等. 杂交粳稻展优 418 的特征特性及栽培技术[J]. 垦殖与稻作, 2003(4): 13-14
- [17] 张忠旭, 华泽田, 隋国民, 等. 优质高产杂交粳稻新组合辽优 2006 的选育与应用[J]. 杂交水稻, 2007, 22(2): 25-26
- [18] 郭晓莉, 任金平, 韩润亭. 对吉林省水稻新品种稻瘟病抗性的鉴定[J]. 吉林农业科学, 2002, 27(2): 35-38
- [19] 刘晓梅, 任金平, 郭晓莉. 吉林省水稻新品种(系)稻瘟病抗性鉴定[J]. 吉林农业科学, 2004, 29(2): 30-32
- [20] 苗得雨. 北方寒地水稻新品种(系)比较研究[J]. 现代农业科学, 2009, 16(3): 81-83
- [21] 马军韬, 张国民, 辛爱华. 黑龙江省水稻品种对稻瘟病的抗性分析及评价利用[J]. 中国农学通报, 2008, 2(24): 332-334
- [22] Ballini E, Morel J B, Droc G, et al. A genome-wide meta-analysis of rice blast resistance genes and quantitative trait loci provides new insights into partial and complete resistance [J]. Mol Plant-Microbe Interact, 2008, 21: 859-868
- [23] Liu J, Wang X, Mitchell T, et al. Recent progress and understanding of the molecular mechanisms of the rice and *Magnaporthe oryzae* interaction [J]. Mol Plant Pathol, 2010, 11(3): 419-427
- [24] Ashikawa I, Hayashi N, Yamane H, et al. Two adjacent nucleotide-binding site-leucine-rich repeat class genes are required to confer Pikm-specific rice blast resistance [J]. Genetics, 2008, 180: 2267-2276
- [25] Bryan G T, Wu K, Farrall L, et al. A single amino acid difference distinguishes resistant and susceptible alleles of the rice blast resistance gene *Pi-ta* [J]. Plant Cell, 2000, 12: 2033-2045
- [26] Chen X, Shang J, Chen D, et al. A B-lectin receptor kinase gene conferring rice blast resistance [J]. Plant J, 2000, 46: 794-804
- [27] Fukuoka S, Saka N, Koga H, et al. Loss of function of a proline-containing protein confers durable disease resistance in rice [J]. Sci, 2009, 325: 998-1001
- [28] Hayashi K, Yoshida H. Refunctionalization of the ancient rice blast disease resistance gene *Pit* by the recruitment of a retro-transposon as a promoter [J]. Plant J, 2009, 57: 413-425
- [29] Lee S, Song M, Seo Y, et al. Rice *Pi5*-mediated resistance to *Magnaporthe oryzae* requires the presence of two coiled-coil-nucleotide-binding-leucine-rich repeat genes [J]. Genetics, 2009, 181: 1627-1638
- [30] Lin F, Chen S, Que Z, et al. The blast resistance gene *Pi37* encodes a nucleotide binding site-leucine-rich repeat protein and is a member of a resistance gene cluster on rice chromosome 1 [J]. Genetics, 2007, 177: 1871-1880
- [31] Liu X, Lin F, Wang L, et al. The in silico map-based cloning of *Pi36*, a rice coiled-coil-nucleotide-binding site-leucine-rich repeat gene that confers race-specific resistance to the blast fungus [J]. Genetics, 2007, 176: 2541-2549
- [32] Qu S, Liu G, Zhou B, Bellizzi I M, et al. The broad-spectrum blast resistance gene *Pi9* encodes a nucleotide-binding site-leucine-rich repeat protein and is a member of a multigene family in rice [J]. Genetics, 2006, 172: 1901-1914
- [33] Shang J, Tao Y, Chen X, et al. Identification of a new rice blast resistance gene *Pid3* by genome-wide comparison of paired NBS-LRR genes and their pseudogene alleles between the two sequenced rice genomes [J]. Genetics, 2009, 182: 1303-1311
- [34] Wang Z, Yano M, Yamanouchi U, et al. The *Pib* gene for rice blast resistance belongs to the nucleotide binding and leucine-rich repeat class of plant disease resistance genes [J]. Plant J, 1999, 19: 55-64
- [35] Zhou B, Qu S, Liu G, et al. The eight amino-acid differences within three leucine-rich repeats between *Pi2* and *Piz-t* resistance proteins determine the resistance specificity to *Magnaporthe grisea* [J]. Mol Plant-Microbe Interact, 2006, 19: 1216-1228
- [36] 宋成艳, 王桂玲, 刘乃生, 等. 部分黑龙江省水稻品种的抗瘟性分类[J]. 中国农学通报, 2009, 25(16): 201-205
- [37] 薛清芝, 靳学慧, 张亚玲. 黑龙江省水稻主栽品种(系)抗瘟基因 *pi5(t)* 的 SSR 推测[J]. 黑龙江八一农垦大学学报, 2007, 19(1): 26-29
- [38] 何琳, 靳学慧, 张亚玲, 等. 用 SSR 标记对部分粳稻品种抗瘟基因 *pi1* 的推测[J]. 黑龙江八一农垦大学学报, 2007, 18(2): 13-15
- [39] 时克, 雷财林, 程治军, 等. 稻瘟病抗性基因 *Pita* 和 *Pib* 在我国水稻主栽品种中的分布[J]. 植物遗传资源学报, 2009, 10(1): 21-26
- [40] Kang S, Sweigard J A, Valent B. The PWL host specificity gene family in the blast fungus *Magnaporthe grisea* [J]. Mol Plant-Microbe Interact, 1995, 8: 939-948
- [41] Sweigard J A, Carroll A M, Kang S, et al. Identification cloning and characterization of *PWL2*, a gene for host species-specificity in the rice blast fungus [J]. Plant Cell, 1995, 7: 1221-1233
- [42] Orbach M J, Farrall L, Sweigard J A, et al. A telomeric avirulence gene determines efficacy for the rice blast resistance gene *Pi-ta* [J]. Plant Cell, 2000, 12: 2019-2032
- [43] Bohnert H U, Fudal I, Diol W, et al. A putative polyketide synthase/peptide synthetase from *Magnaporthe grisea* signals pathogen attack to resistant rice [J]. Plant Cell, 2004, 16: 2499-2513
- [44] Li W, Wang B, Wu J, et al. The *Magnaporthe oryzae* avirulence gene *AvrPiz-t* encodes a predicted secreted protein that triggers the immunity in rice mediated by the blast resistance gene *Piz-t* [J]. Mol Plant-Microbe Interact, 2009, 22: 411-420
- [45] Miki S, Matsui K, Kito H, et al. Molecular cloning and characterization of the AVR-Pia locus from a Japanese field isolate of *Magnaporthe oryzae* [J]. Mol Plant Pathol, 2009, 10: 361-374
- [46] Yoshida K, Saitoh H, Fujisawa S, et al. Association genetics reveals three novel avirulence genes from the rice blast fungal pathogen *Magnaporthe oryzae* [J]. Plant Cell, 2009, 21: 1573-1591
- [47] 张崎峰, 靳学慧, 蔡鑫鑫, 等. 用 SSR 标记法对黑龙江省稻瘟菌无毒基因的检测[J]. 中国农学通报, 2010, 26(10): 250-254