

水稻抗性基因 *Pi* 对福建省稻瘟病菌优势菌群的抗性分析

阮宏椿^{1,2} 石妞妞^{1,2} 杜宜新^{1,2} 甘林^{1,2} 杨秀娟^{1,2} 代玉立^{1,2} 陈福如^{1,2,*}

(¹福建省农业科学院 植物保护研究所, 福州 350013; ²福建省作物有害生物监测与治理重点实验室, 福州 350001; * 通讯联系人, E-mail: chenfuruzb@163.com)

Analysis on Resistance of *Pi* Genes to Predominant Races of *Magnaporthe oryzae* in Fujian Province, China

RUAN Hongchun^{1,2}, SHI Niuniu^{1,2}, DU Yixin^{1,2}, GAN Lin^{1,2}, YANG Xiujuan^{1,2}, DAI Yuli^{1,2}, CHEN Furu^{1,2,*}

(¹Institute of Plant Protection, Fujian Academy of Agricultural Sciences, Fuzhou 350013, China; ²Fujian Key Laboratory for Monitoring and Integrated Management of Crop Pests, Fuzhou 350001, China; * Corresponding author, E-mail: chenfuruzb@163.com)

Abstract: 【Objective】The rational utilization and deployment of the blast resistance in rice varieties are key factors that ensures the durability and effectiveness of resistance genes. To determine the resistance and utilization potential of 24 single major resistance genes in Fujian Province, 【Method】we tested the physiological races and pathotypes of 347 single spore isolates of *Magnaporthe oryzae* which were isolated from susceptible rice cultivar “Lijiangxintuanheigu” from different rice growing areas within Fujian Province between 2012–2015 by using seven Chinese host differentials and six CO39 near-isogenic lines (CO39 NILs) respectively. We further performed an assay to monitor the resistance frequencies of 24 single resistance genes with these isolates. 【Result】Subsequently, we observed that the seven Chinese host differentials clearly differentiated the 347 isolates into six distinct groups with 36 physiological races. The dominant groups were ZA, ZB and ZC, and the dominant physiological races were ZC15, ZD7 and ZB15. In addition, we noticed that the six CO39 NILs differentiated the 347 isolates into 17 pathotypes with I34.1 as the dominating pathotypes. Particularly, the resistance spectrums associated with the 24 resistance gene were larger and ranged from 9.80 to 89.91% when inoculated with the 347 isolates. For the eight resistance genes *Pi-k^m*, *Pi-7(t)*, *Pi-9(t)*, *Pi-k^p*, *Pi-k*, *Pi-k^b*, *Pi-z5* and *Pi-ta(1)*, their resistance spectrums were above 70.00%. 【Conclusion】These results indicated that the eight resistance genes could be successfully deployed in Fujian Province, and further demonstrated that rice breeding approaches could be combined with multiple resistance genes in widely grown hybrids or cultivars. Furthermore, the recorded resistance spectrums of eight genes for dominant physiological races and pathotypes were above 69.00% and adequately proved that the use of dominant physiological races or pathotypes as a method for identifying resistance or resistance spectrums in rice cultivars was reliable.

Key words: *Magnaporthe oryzae*; physiological race; pathotype; resistance gene; resistance spectrum

摘要: 【目的】抗病品种的合理利用和布局是实现水稻抗瘟持久化的关键因子之一。为明确水稻 24 个抗性基因在福建省的抗病性及其应用前景,【方法】首先分别采用全国稻瘟病菌生理小种鉴别品种和 CO39 近等基因系来鉴定 2012–2015 年间从福建省各稻区种植的普感品种丽江新团黑谷上采集的 347 株稻瘟病菌单孢菌株的生理小种类型和致病型,再测定 24 个抗性基因对福建省稻瘟病菌的抗性。【结果】根据全国稻瘟病菌生理小种鉴别品种对菌株的抗感反应,可将供试稻瘟病菌的生理小种划分为 6 个群 36 个生理小种,其中 ZA、ZB 和 ZC 为主要种群,ZC15、ZD7 和 ZB15 为优势生理小种。根据 CO39 近等基因系的接种结果,将供试稻瘟病菌划分为 17 个致病类型,其中 I34.1 为优势致病型。供试的 24 个抗性基因对 347 株福建省稻瘟病菌菌株的抗性频率不同,抗谱为 9.80%~89.91%。其中,*Pi-k^m*、*Pi-7(t)*、*Pi-9(t)*、*Pi-k^p*、*Pi-k*、*Pi-k^b*、*Pi-z5* 和 *Pi-ta(1)* 等 8 个抗性基因的抗病性较强,抗谱均高于 70.00%。【结论】说明这 8 个抗性基因在福建省具有较好的应用前景,育种

收稿日期: 2016-01-08; 修改稿收到日期: 2016-07-14。

基金项目: 国家公益性行业(农业)科研专项(201203014); 福建省属公益类科研院所基本科研专项项目(2015R1024-1, 2016R1023-11); 福建省科技厅项目(2009N2005)。

时可以考虑联合利用这些抗性基因。同时,实验结果表明,这8个抗性基因对主要生理小种的抗谱和主要致病型的抗谱均值高于69.00%,与其对所有测试菌株的抗谱吻合。说明利用稻瘟病菌的优势种群或优势致病型来鉴定水稻品种的抗病性是可靠的。

关键词: 稻瘟病菌; 生理小种; 致病型; 抗性基因; 抗谱

中图分类号: Q786; S435.111.4⁺1

文献标识码: A

文章编号: 1001-7216(2017)01-0105-06

稻瘟病是我国各水稻产区最主要的病害之一,在水稻整个生育期均可发生,对水稻的产量和品质均可造成严重的影响^[1]。当前,防治稻瘟病最有效的方法是选育和种植抗病品种,但是某一抗病品种单一、大面积种植后,寄主的定向选择压力导致稻瘟病菌群体的组成发生变化,造成品种的抗瘟性下降,最终导致抗性丧失^[2,3]。根据Flor的基因对基因学说,从病原菌-寄主互作的观点出发,了解田间稻瘟病菌的群体组成、分布和变化趋势,挖掘和利用水稻抗性基因,明确抗性基因对稻瘟病菌群体的抗病性,通过抗性基因的合理使用和布局,保持稻瘟病菌群体的相对稳定,对防治稻瘟病具有重要的意义^[4,5]。20世纪60年代以来,世界各国的科学家广泛开展稻瘟病抗性基因的发掘和利用研究,随着分子生物学技术的引入,*Pi-9*、*Pi-33*等优异抗性基因不断被发现、鉴定和克隆^[6]。已经报道了84个抗稻瘟病位点主效基因,其中*Pi-1(2)*、*Pi-k*、*Pi-k^b*、*Pi-k^b*等24个基因已被成功克隆,为抗瘟育种奠定了基础。抗性基因对稻瘟病菌的抗性存在地域差异,为明确近年来福建省稻瘟病菌群体组成及其变化和抗性基因对其优势菌群的抗性,本研究采用全国统一生理小种鉴别品种和CO39近等基因系鉴定了2012—2015年从福建省各稻区丽江新团黑谷感病品种上采集的347株稻瘟病菌单孢菌株的生理小种类型和致病型,并分析了抗性基因对福建省稻瘟病菌优势菌群的抗性,以期水稻抗性基因的合理使用、分子聚合育种和持久抗性育种提供指导性建议。

1 材料与方法

1.1 材料

供试菌株为2012—2015年从福建省闽东、闽南、闽西、闽北和闽中5个主要稻区的丽江新团黑谷上分离获得的347株稻瘟病菌单孢菌株。

鉴别品种为中国统一的稻瘟病菌生理小种鉴别品种,其7个品种为特特普(Tetep)、珍龙13、四丰43、东农363、关东51、合江18、丽江新团黑谷;CO39近等基因系的6个品种为CO39、C101LAC

[*pi-1(1)*]、C101A51 (*pi-2*)、C101PKT (*pi-4a*)、C105TTP-4-L-23 (*pi-4b*)、C104PKT (*pi-3*),均由福建农林大学王宗华研究员转赠;水稻抗性基因携带品种为由国际水稻所培育的24个抗性单基因系,由中国农业大学彭友良教授转赠。

1.2 方法

将保存在滤纸片上的稻瘟病菌于淀粉琼脂培养基上28℃下培养7d,再转接至米糠琼脂培养基上28℃下培养10d,然后用灭菌的细毛笔刷去气生菌丝,置于30W黑光灯下,28℃保湿培养诱导产孢,3d后用无菌水洗下分生孢子,配制成 1.0×10^5 个/mL的孢子悬浮液备用^[7]。

供试水稻种子催芽后穴播于50孔的塑料育秧盘内(54cm×28cm×4cm),每孔播种8~10粒,3次重复,播种后将育秧盘置于温室水泥池中,待水稻秧苗生长至3叶1心时进行人工喷雾接种,接种前在孢子悬浮液中加入0.1%吐温80,接种菌液量为50mL/盘。接种后用塑料膜遮盖保湿,并用遮光布覆盖24h,在25℃~28℃下温室内保湿7d,根据IRRI的标准调查病情^[8]。

1.3 数据分析

稻瘟病菌生理小种鉴定按照全国稻瘟病菌生理小种联合试验组的方法^[9,10]进行;致病型鉴定按照J. Gilmour八进制法进行编码,CO39近等基因系的6个鉴别品种CO39、C101A51、C101LAC、C101PKT、C105TTP-4-L23和C104PKT分别被赋值0.1、1、2、4、10和20^[11,12]。

单个抗性基因的利用价值用抗谱(resistance spectrum, RS)进行评价,RS=(非致病菌株数/测试总菌株数)×100%^[8]。

2 结果与分析

2.1 福建省稻瘟病菌生理小种及致病型组成

利用全国统一生理小种鉴别品种可将供试的347株稻瘟病菌单孢菌株分为6个群36个生理小种(表1),其中ZA、ZB、ZC为主要种群,出现频率分别为27.95%、26.22%和22.19%。ZC15、ZD7和

表 1 2012—2015 年福建省稻瘟病菌生理小种组成

Table 1. Composition of physiological races of *M. oryzae* in Fujian, 2012—2015.

生理小种 Physiological race	出现频率 Occurance frequency/%	生理小种 Physiological race	出现频率 Occurance frequency/%
ZA1	1.15	ZB1	0.58
ZA3	1.44	ZB5	0.86
ZA5	2.59	ZB7	1.44
ZA7	4.61	ZB13	3.17
ZA9	1.15	ZB15	10.37
ZA11	0.58	ZB17	1.15
ZA13	3.75	ZB21	3.46
ZA23	1.15	ZB23	4.61
ZA31	1.44	ZB31	0.58
ZA33	0.58	ZB	26.22
ZA35	0.58	ZC5	2.02
ZA39	1.15	ZC7	3.75
ZA47	0.58	ZC9	0.58
ZA53	1.15	ZC11	0.58
ZA55	4.61	ZC13	3.17
ZA63	1.44	ZC15	12.10
ZA	27.95	ZC	22.19
ZE3	1.15	ZD3	1.73
ZE	1.15	ZD5	2.02
ZG1	7.20	ZD7	11.53
ZG	7.20	ZD	15.27

ZB15 为优势生理小种, 出现频率分别为 12.10%、11.53% 和 10.37%, ZG1、ZA7、ZA55、ZB23、ZA13、ZC7、ZB21、ZB13、ZC13 等 9 个生理小种的出现频率也均高于 3.00%。

利用 CO39 近等基因系将供试的 347 株稻瘟病菌单孢菌株鉴定出 17 个致病型(表 2), 其中 I34.1 为优势致病型, 出现频率为 40.06%, 优势明显; I36.1、I24.1、I35.1 和 I37.1 出现频率次之, 分别为 12.10%、11.53%、10.95% 和 7.78%。

表 2 2012—2015 年福建省稻瘟病菌致病型组成

Table 2. Composition of virulence type of *M. oryzae* in Fujian Province during 2012—2015.

致病型 Virulence type	出现频率 Occurance frequency/%	致病型 Virulence type	出现频率 Occurance frequency/%	致病型 Virulence type	出现频率 Occurance frequency/%
I0	0.58	I20.1	0.58	I33.1	1.44
I4.1	2.02	I24.1	11.53	I34.1	40.06
I5.1	0.58	I25.1	3.17	I35.1	10.95
I10.1	1.15	I26.1	2.59	I36.1	12.10
I14.1	1.73	I30.1	1.73	I37.1	7.78
I16.1	0.58	I32.1	1.44		

2.2 抗性基因对福建省稻瘟病菌的抗病性

表 3 表明, 供试的 24 个水稻抗性基因对供试的 347 株稻瘟病菌的抗谱在 9.80%~89.91%, 平均值为 50.85%。其中 *Pi-12(t)*、*Pi-sh*、*Pi-z*、*Pi-a*、*Pi-3*、*Pi-t*、*Pi-19(t)* 和 *Pi-ks* 等抗性基因的抗谱均小于 30%。*Pi-k^m*、*Pi-7(t)*、*Pi-9(t)*、*Pi-k^p*、*Pi-k*、*Pi-k^h*、*Pi-z⁵* 和 *Pi-ta(1)* 等 8 个抗性基因的的抗谱较高, 达 74.35%~89.91%。

2.3 8 个主要抗性基因对福建省稻瘟病菌主要生理小种的抗病性

Pi-k^m、*Pi-7(t)*、*Pi-9(t)*、*Pi-k^p*、*Pi-k*、*Pi-k^h*、*Pi-z⁵* 和 *Pi-ta(1)* 等 8 个主要抗性基因对 12 个主要生理小种的抗谱为 25.00%~100.00%, 其中, ZC15、ZD7、ZB15、ZG1、ZA7、ZA55、ZB23、ZA13、ZC7、ZB21、ZB13 和 ZC13 抗谱平均值分别为 88.99%、86.22%、81.06%、82.08%、78.23%、78.48%、76.83% 和 74.39%; 但 *Pi-7(t)* 对 ZB13、ZC13, *Pi-9(t)* 对 ZB15、ZC7, *Pi-k^p* 对 ZA7、ZB13、ZB21, *Pi-k* 对 ZA7、ZA13、ZC7、ZB13, *Pi-k^h* 对 ZA7、ZA55、ZA13、ZC7, *Pi-z⁵* 对 ZB23、ZB21, *Pi-ta(1)* 对 ZC15、ZA7、ZC7、ZC13 的抗谱低于 70.00% (表 4)。

2.4 8 个主要抗性基因对福建省稻瘟病菌主要致病型的抗病性

8 个主要抗性基因对 I24.1、I34.1、I35.1、I36.1 和 I37.1 主要致病型的抗谱平均值分别为 86.48%、84.64%、80.23%、73.71%、69.49%、75.77%、75.61% 和 77.68% (表 5); 但 *Pi-7(t)* 对 I36.1 致病型, *Pi-9(t)* 对 I24.1 致病型, *Pi-k^p* 对 I36.1、I37.1 致病型, *Pi-k* 对 I36.1、I35.1、I37.1 致病型, *Pi-k^h* 对 I37.1 致病型, *Pi-z⁵* 对 I37.1 致病型, *Pi-ta(1)* 对

表3 24个抗性基因对福建省稻瘟病菌的抗谱

Table 3. Resistance spectrums of 24 *Pi* genes to *M. oryzae* in Fujian Province.

单基因系名称 Monogenic line	携带基因 Gene	抗谱 Resistance spectrum/%	单基因系名称 Monogenic line	携带基因 Gene	抗谱 Resistance spectrum/%
IRBLkm-Ts	<i>Pi-k^m</i>	89.91	IRBL11-Zh	<i>Pi-11</i>	48.70
IRBL7-M	<i>Pi-7(t)</i>	87.90	IRBLi-F5	<i>Pi-i</i>	46.69
IRBL9-W	<i>Pi-9(t)</i>	81.27	IRBLb-B	<i>Pi-b</i>	44.09
IRBLkp-K60	<i>Pi-k^p</i>	80.40	IRBL5-M	<i>Pi-5(t)</i>	35.45
IRBLk-Ka	<i>Pi-k</i>	78.39	IRBL12-M	<i>Pi-12(t)</i>	23.63
IRBLkh-K3	<i>Pi-k^h</i>	78.10	IRBLsh-B	<i>Pi-sh</i>	21.61
IRBLz5-CA	<i>Pi-z⁵</i>	76.37	IRBLz-Fu	<i>Pi-z</i>	20.75
IRBLta2-Pi	<i>Pi-ta(1)</i>	74.35	IRBLa-A	<i>Pi-a</i>	19.31
IRBL1-CL	<i>Pi-1(2)</i>	69.45	IRBL3-CP4	<i>Pi-3</i>	15.56
IRBL20-IR24	<i>Pi-20</i>	68.88	IRBLt-K59	<i>Pi-t</i>	13.54
IRBLzt-T	<i>Pi-z^t</i>	65.13	IRBL19-A	<i>Pi-19(t)</i>	10.66
IRBLta-K1	<i>Pi-ta(2)</i>	60.52	IRBLks-F5	<i>Pi-ks</i>	9.80

表4 8个主要抗性基因对福建省稻瘟菌主要生理小种的抗谱

Table 4. Resistance spectrums of eight *Pi* genes to predominant races of *M. oryzae* in Fujian Province.

生理小种 Race	抗谱 Resistance spectrum/%							
	<i>Pi-k^m</i>	<i>Pi-7(t)</i>	<i>Pi-9(t)</i>	<i>Pi-k^p</i>	<i>Pi-k</i>	<i>Pi-k^h</i>	<i>Pi-z⁵</i>	<i>Pi-ta(1)</i>
ZA7	100.00	100.00	75.00	50.00	62.50	50.00	87.50	43.75
ZA55	87.50	87.50	100.00	100.00	100.00	68.75	87.50	87.50
ZA13	84.62	84.62	84.62	84.62	69.23	69.23	100.00	100.00
ZB15	88.89	88.89	66.67	100.00	75.00	88.89	75.00	72.22
ZB23	100.00	93.75	75.00	93.75	100.00	81.25	56.25	75.00
ZB21	83.33	100.00	100.00	58.33	83.33	75.00	25.00	100.00
ZB13	81.82	63.64	81.82	63.64	54.55	81.82	81.82	100.00
ZC15	83.33	80.95	78.57	76.19	80.95	85.71	90.48	66.67
ZC7	84.62	84.62	69.23	84.62	46.15	69.23	84.62	46.15
ZC13	81.82	63.64	81.82	81.82	100.00	81.82	81.82	36.36
ZD7	100.00	95.00	80.00	100.00	95.00	90.00	80.00	85.00
ZG1	92.00	92.00	80.00	92.00	72.00	100.00	72.00	80.00
平均值 Average	88.99	86.22	81.06	82.08	78.23	78.48	76.83	74.39

I34.1、I37.1 致病型的抗谱低于 70.00%(表 5)。

3 讨论

稻瘟病菌群体组成复杂、易变异,一般认为抗病品种抗性丧失的主要原因是稻瘟病菌生理小种的组成起了变化^[13,14],因此,鉴定和监测福建省稻瘟病菌群体生理小种或致病型组成类型和变化动态,对抗病品种选育、主栽品种推广布局利用都有重要的意义。

张学博^[15,16]将福建省 1975—1985 年的 1670 个有效单孢菌株分为 7 个群 49 个生理小种,ZB 为优势小种群,ZB15 为优势小种;将 1986—1987 年的 240 个有效单孢菌株,分为 7 个群 25 个生理小种,

ZB、ZC 为主要小种群,ZG1 和 ZC15 为主要小种;黄志鹏等^[17]将 1992—1994 年的 226 个有效单孢菌株分为 7 个小种群 34 个生理小种,ZB 为优势小种群,ZB15 为优势生理小种;郑武等^[14]将 1995—2000 年的 204 个有效单孢菌株分为 6 个小种群 25 个生理小种,ZB 为优势小种群,ZB13 为优势生理小种;杨秀娟等^[18]将 2003—2006 年的 97 个有效单孢菌株分为 4 个小种群 15 个生理小种,ZB 群为优势小种群,ZB13 为优势生理小种;杜宜新等^[19]将 2007—2009 年的 223 株分为 6 个小种群 20 个生理小种,ZB 为优势小种群,ZB13 为优势生理小种。这表明福建省稻瘟病菌的群体组成相对稳定,ZB 始终是优势小种群,而优势生理小种则略有变化。本研究采用的稻

表 5 8 个主要抗性基因对福建省稻瘟菌主要致病型的抗谱

Table 5. Resistance spectrums of eight *Pi*-genes to predominant virulence type of *M. oryzae* in Fujian Province, China.

致病型 Virulence type	抗谱 Resistance spectrum/%							
	<i>Pi-k^m</i>	<i>Pi-7(t)</i>	<i>Pi-9(t)</i>	<i>Pi-k^p</i>	<i>Pi-k</i>	<i>Pi-k^h</i>	<i>Pi-z⁵</i>	<i>Pi-ta(1)</i>
I24.1	95.00	87.50	70.00	95.00	77.50	82.50	82.50	90.00
I34.1	92.09	93.53	86.33	85.61	90.65	75.54	82.73	69.78
I35.1	84.21	84.21	78.95	78.95	60.53	71.05	78.95	89.47
I36.1	83.33	69.05	88.10	57.14	59.52	90.48	85.71	76.19
I37.1	77.78	88.89	77.78	51.85	59.26	59.26	48.15	62.96
平均值 Average	86.48	84.64	80.23	73.71	69.49	75.77	75.61	77.68

瘟病菌单孢菌株是分离自普感稻瘟病的水稻品种丽江新团黑谷,更能反映福建省田间稻瘟病菌菌株的丰富度和病菌的群体组成。应用全国统一生理小种鉴别品种可将供试的 2012—2015 年的 347 株稻瘟病菌有效单孢菌株分为 6 个群 36 个生理小种, ZA、ZB 和 ZC 为主要小种群, ZC15、ZD7 和 ZB15 为优势生理小种, 其中, ZB 小种群为主要小种群, 与福建历年结果一致; ZC 为主要小种群, 与 1986—1987 年的结果一致; 而 ZA 小种群成为主要小种群, ZD7 成为优势小种均与之前报道的福建省稻瘟病菌群体组成的有所不同, 同时生理小种数量也较 1986—2009 年更为丰富, 表现出其种群组成的多样性。这可能与菌株分离自普感品种丽江新团黑谷有关。

回顾利用 CO39 近等基因系鉴定的福建省稻瘟病菌的致病型组成发现, 刘文德等^[20]将 1995—2003 年的 108 个有效单孢菌株划分为 30 个致病型, I34.1、I20.1 和 I30.1 为主要致病型; 杨秀娟等^[18]将 2003—2006 年的 97 个有效单孢菌株划分为 14 个致病型, 其中 I34.1 为优势致病型; 杜宜新等^[19]将 2007—2009 年的 223 株划分为 18 个致病型, 其中 I34.1 为优势致病型。而本研究的 347 株稻瘟病菌有效单孢菌株, 被划分为 17 个致病类型, I34.1 为优势致病型, 这与历年的研究结果一致。这表明利用 CO39 近等基因系鉴定的福建省稻瘟病菌的致病型组成与优势致病型相对稳定。

基因聚合是稻瘟病广谱抗性育种的重要途径, 然而随着聚合基因数量的增加, 不良性状的连锁累赘也可能增大。因此, 准确选择目标抗性基因, 用少数的抗性基因获得适合当地的广谱抗性是抗瘟育种中一个重要途径^[21]。鄂志国等^[6]、杨健源等^[21]报道抗性基因 *Pi-7(t)*、*Pi-9(t)*、*Pi-z⁵* 对我国各稻区菌株均表现出了广谱抗性, 周江鸿等^[2]、刘文德等^[20]、杨秀娟等^[22]报道抗性基因 *Pi-k^m*、*Pi-k^h*、*Pi-k^p*、*Pi-*

k 和 *Pi-ta(1)* 对福建省稻瘟病菌的抗谱较高。而本研究的 *Pi-k^m*、*Pi-7(t)*、*Pi-9(t)* 等 8 个主要抗性基因对供试稻瘟病菌表现较高抗谱, 这与前人研究结果较一致, 值得抗病育种利用。 *Pi-k^m*、*Pi-7(t)*、*Pi-9(t)*、*Pi-k^p*、*Pi-k*、*Pi-k^h*、*Pi-z⁵* 和 *Pi-ta(1)* 等 8 个主要抗性基因对供试 347 株稻瘟病菌的抗谱均高于 70.00%, 对主要种群的抗谱均值均高于 69.00%。这说明抗性基因对主要种群的抗谱能反映对区域稻瘟病菌群体的抗性情况。因此, 应持续监测稻瘟病菌种群的组成与变化, 为抗病育种及抗性品种的布局提供依据。

参考文献:

- [1] Ou S H. Pathogen variability and host resistance in rice blast disease. *Ann Rev Phytopathol*, 1980, 18:167-187.
- [2] 周江鸿, 王久林, 蒋婉如, 雷财林, 凌忠专. 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.
Zhou J H, Wang J L, Jiang W R, Lei C L, Ling Z Z. Virulence genes diversity and geographic distribution of *Pyricularia grisea* in China. *Acta Agron Sin*, 2003, 29(5):646-651. (in Chinese with English abstract)
- [3] 王玲, 左示敏, 张亚芳, 陈宗祥, 潘学彪, 黄世文. 四川省稻瘟病菌群体遗传结构分析. 中国水稻科学, 2015, 29(3):327-334.
Wang L, Zuo S M, Zhang Y F, Chen Z X, Pan X B, Huang S W. Genetic structure of rice blast pathogen *Magnaporthe oryzae* in Sichuan Province. *Chin J Rice Sci*, 2015, 29(3):327-334. (in Chinese with English abstract)
- [4] Flor H H. Current status of the genes for gene concept. *Ann Rev Phytopat*, 1971, 9:275-296.
- [5] 孙国昌, 杜新法, 陶荣祥, 孙激沅. 水稻稻瘟病防治策略和 21 世纪研究展望. 植物病理学报, 1998, 28(4):289-292.
Sun G C, Du X F, Tao R X, Sun S Y. Control tactics and prospect of rice blast research in 21th Century. *Acta Phytopathol Sin*, 1998, 28(4):289-292. (in Chinese)
- [6] 鄂志国, 张丽靖, 焦桂爱, 程本义, 王磊. 稻瘟病抗性基因的鉴定及其利用进展. 中国水稻科学, 2008, 22(5):533-540.

- E Z G, Zhang L J, Jiao G A, Cheng B Y, Wang L. Highlights in identification and application of resistance genes to rice blast. *Chin J Rice Sci*, 2008, 22(5):533-540. (in Chinese with English abstract)
- [7] 杜宜新, 李科, 阮宏椿, 杨秀娟, 甘林, 陈福如. 稻瘟病菌对稻瘟灵、异稻瘟净和三环唑的敏感性研究. *植物保护学报*, 2011, 38(5):455-460.
- Du Y X, Li K, Ruan H C, Yang X J, Gan L, Chen F R. Sensitivities of *Magnaporthe grisea* to isprothiolane, iprobenfos and tricyclazole. *Acta Phytophyl Sin*, 2011, 38(5):455-460. (in Chinese with English abstract)
- [8] 张国民, 马军韬, 肖佳雷, 刘迎雪, 辛爱华, 任洋. 24个单基因系对黑龙江省优势菌株的抗性及其联合抗病性分析. *中国农学通报*, 2010, 26(12):233-237.
- Zhang G M, Ma J T, Xiao J L, Liu Y X, Xin A H, Ren Y. The blast resistance of 24 monogenic rice lines to prevalence physiologic races of Heilongjiang and analysis of pathogenicity association. *Chin Agric Sci Bull*, 2010, 26(12):233-237. (in Chinese with English abstract)
- [9] 兰波, 杨迎青, 徐沛东, 李湘民, 何烈干. 水稻主要抗性基因品系对江西省稻瘟病菌分离株系的抗性分析. *植物保护学报*, 2014, 41(2):163-168.
- Lan B, Yang Y Q, Xu P D, Li X M, He L G. Analysis of the resistance of rice major *Pi*-genes to the *Magnaporthe oryzae* isolates in Jiangxi Province. *Acta Phytophyl Sin*, 2014, 41(2):163-168. (in Chinese with English abstract)
- [10] 全国稻瘟病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(20):71-82.
- All China Cooperation of Research on Physiological Races of *Pyricularia oryzae*. Research on physiological races of rice blast fungus in China. *Acta Phytopathol Sin*, 1980, 10(20):71-82. (in Chinese)
- [11] Chen H L, Chen B T, Zhang D P, Xie Y F, Zhang Q. Pathotypes of *Pyricularia grisea* in rice fields of central and southern China. *Plant Dis*, 2001, 85(8):843-850.
- [12] Gilomour J. Octal notation for designating physiologic races of plant pathogen. *Nature*, 1973, 242:620.
- [13] 肖丹凤, 张佩趾, 王玲, 黄世文. 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.
- Xiao D F, Zhang P S, Wang L, Huang S W. 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. (in Chinese with English abstract)
- [14] 郑武, 阮志平, 鲁国东, 陈在杰, 郑亨城, 王宗华. 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.
- Zheng W, Ruan Z P, Lu G D, Chen Z J, Zheng H C, Wang Z H. Physiological race dynamics of the rice blast fungus in Fujian, China from 1995 to 2000. *J Fujian Agric Forest Univ: Nat Sci Ed*, 2003, 32(1):46-49. (in Chinese with English abstract)
- [15] 张学博. 福建省稻瘟病菌生理小种研究进展. *福建农学院学报*, 1988, 17(4):361-367.
- Zhang X B. Progress in the research on the physiological race of rice blast fungus in Fujian. *J Fujian Agric College*, 1988, 17(4):361-367. (in Chinese)
- [16] 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.
- Zhang X B. Physiological race of the rice blast fungus in Fujian, China from 1986 to 1987. *Fujian Agric Sci Technol*, 1990, 6:6-7. (in Chinese)
- [17] 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.
- Huang Z P, Zhang X B. Studies on the physiological race of rice blast fungus in different cropping take from Fujian. *J Fujian Agric Univ*, 1995, 24(1):39-44. (in Chinese with English abstract)
- [18] 杨秀娟, 朱春雨, 阮宏椿, 杜宜新, 关瑞峰, 陈福如. 福建省稻瘟病菌毒性类型及部分水稻品种(组合)抗病性. *福建农林大学学报:自然科学版*, 2008, 37(3):243-247.
- Yang X J, Zhu C Y, Ruan H C, Du Y X, Guan R F, Chen F R. Pathogenic types of *Magnaporthe grisea* Barr. and the resistance of some rice cultivars to the pathogens in Fujian Province. *J Fujian Agric Forest Univ: Nat Sci Ed*, 2008, 37(3):243-247. (in Chinese with English abstract)
- [19] 杜宜新, 李科, 石姐姐, 阮宏椿, 甘林, 杨秀娟, 陈福如. 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.
- Du Y X, Li K, Shi N N, Ruan H C, Gan L, Yang X J, Chen F R. Physiological race of *Magnaporthe grisea* in Fujian from 2007 to 2009. *Fujian J Agric Sci*, 2011, 26(2):275-279. (in Chinese with English abstract)
- [20] 刘文德, 阮志平, 郑士琴, 赵长江, 郑武, 鲁国东, 王宗华. 水稻主要抗性基因对福建稻瘟菌群体的抗性分析. *植物病理学报*, 2005, 35(6):526-531.
- Liu W D, Ruan Z P, Zheng S Q, Zhao C J, Zheng W, Lu G D, Wang Z H. Resistance of rice major *Pi*-genes to the *Magnaporthe grisea* population in Fujian, China. *Acta Phytophyl Sin*, 2005, 35(6):526-531. (in Chinese with English abstract)
- [21] 杨健源, 陈深, 曾列先, 李亦龙, 陈珍, 朱小源. 稻瘟病主效抗性基因对广东省籼稻稻瘟病菌的抗性评价. *中国水稻科学*, 2008, 22(2):190-196.
- Yang J Y, Chen S, Zeng L X, Li Y L, Chen Z, Zhu X Y. Evaluation on resistance of major rice blast resistance genes to *Magnaporthe grisea* isolates collected from indica rice in Guangdong Province, China. *Chin J Rice Sci*, 2008, 22(2):190-196. (in Chinese with English abstract)
- [22] 杨秀娟, 阮宏椿, 杜宜新, 陈福如, 王茂明. 福建省稻瘟病菌致病性及其无毒基因分析. *植物保护学报*, 2007, 34(4):337-342.
- Yang X J, Ruan H C, Du Y X, Chen F R, Wang M M. Pathogenicity and avirulence genes analysis of *Magnaporthe grisea* Barr. from rice in Fujian Province of China. *Acta Phytophyl Sin*, 2007, 34(4):337-342. (in Chinese with English abstract)