

三份重要水稻资源的稻瘟病抗性鉴定及 不同评价指标间的相关性分析

史 婵 陈薇兰 王 静 贺 闽 陈学伟 李伟滔*

(四川农业大学水稻研究所, 成都 611130)

摘要: 为明确杂交水稻育种骨干亲本 93-11、纹枯病重要抗源 YSBR1 及水稻重要基础研究的遗传转化材料 Kitaake 共 3 份重要水稻资源的稻瘟病抗谱及不同评价指标间的相关性, 通过喷雾接种法, 采用国际水稻稻瘟病抗性评价分级标准、致病率、病斑数量和病斑长度 4 个评价指标, 分析了这 3 份重要水稻资源对 36 个稻瘟病菌生理小种的抗性。结果表明这 3 份水稻资源材料的病情指数主要集中于 4 和 5 级, 但针对不同的生理小种其致病率存在较大差异。同时, 93-11、YSBR1 和 Kitaake 产生的病斑平均长度分别为 0.56、0.54 和 0.66 cm, 病斑平均数量分别为 6.50、4.10 和 4.80 个。Spearman 相关性分析证明所采用的 4 个稻瘟病抗性评价指标之间均呈极显著正相关。表明 93-11、YSBR1 和 Kitaake 均对多数稻瘟病生理小种表现出抗性, 但抗谱各不相同, 且采用的 4 个评价指标间无显著差异。

关键词: 水稻; 稻瘟病; 抗谱; 相关性

Evaluation of the resistance spectrum of three important rice cultivars against blast disease caused by *Magnaporthe oryzae* and correlation analysis among evaluation indexes

Shi Chan Chen Weilan Wang Jing He Min Chen Xuewei Li Weitao*

(Rice Institute, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, Sichuan Province, China)

Abstract: To determine the resistance spectrum of three important rice cultivars (93-11, one of the backbone parents of hybrid rice, YSBR1, an important genetic resource with high resistance to sheath blight, and Kitaake, an important resource for genetic transformation) and correlation among evaluation indexes, their blast resistance were evaluated using four evaluation indexes (the international evaluation classification standard of rice blast resistance, pathogenicity frequency, lesion number and lesion length). The inoculation method was spray inoculation with 36 isolates of *Magnaporthe oryzae* collected from the southwestern China. Most disease indexes of the three cultivars were four or five degrees. And pathogenicity frequencies among the three cultivars were diverse for each isolate. Meanwhile, the average lesion lengths of the cultivars 93-11, YSBR1 and Kitaake were 0.56, 0.54 and 0.66 cm, respectively, whereas the average lesion numbers were 6.50, 4.10 and 4.80, respectively. In addition, there were significant correlations among the four evaluation indexes based on the analysis of Spearman correlation. The results showed that all of the three cultivars, 93-11, YSBR1, and Kitaake, exhibited resistance to most of the 36 *M. oryzae* isolates with differential resistance spectrums, and there was no significant difference among the four evaluation indexes for analyzing resistance spectrum.

基金项目: 高等学校博士学科点专项科研基金(20125103120011)

作者简介: 史婵, 女, 1987年生, 硕士研究生, 研究方向为作物遗传育种, E-mail: 451623140@qq.com

* 通讯作者(Author for correspondence), E-mail: weitao-li@live.cn

收稿日期: 2013-11-25

Key words: rice; rice blast; resistance spectrum; correlation

水稻是我国重要的粮食作物,年产量占全国粮食总产量的45%左右。然而,各种病害严重影响着水稻的产量和品质。稻瘟病是严重威胁我国水稻生产安全的三大病害之一,属真菌病害,分布于我国各水稻主产区^[1]。该病具有发生范围广、传播快和流行频率高等特点^[2],且由于稻瘟病菌 *Magnaporthe oryzae* 易变异产生新的生理小种,使水稻抗性品种的抗病性在种植3~5年后就会减弱甚至丧失^[3-4]。

近年来,多数研究集中于稻瘟病抗性基因及其生物学功能等方面,如稻瘟病抗性基因 *Pi54rh*、*Pil* 和 *Pi50(t)* 等的挖掘和功能分析^[5-7]。关于化学物质对稻瘟病菌细胞形态及生理生化指标影响的报道也较多^[8]。而在水稻品种的稻瘟病抗性鉴定及相关性状鉴定等方面的研究较少,尤其是水稻遗传资源的稻瘟病抗性鉴定较少^[9]。目前,水稻品种的抗谱分析和稻瘟病菌的致病性研究依然在水稻抗性品种选育及推广过程中具有重要的指导作用^[10-12]。分析不同水稻品种,特别是重要的水稻资源对稻瘟病菌生理小种抗病性的差异,揭示其抗谱特征,对培育水稻抗稻瘟病品种和深入研究水稻抗稻瘟病分子作用机理均具有重要意义。

早在1976年,我国科学家就开始系统研究不同水稻品种对稻瘟病菌的抗性特征,并取得一定的研究进展^[13]。丽江新团黑谷是目前已知的对各稻瘟病生理小种均呈现高感性的常规栽培水稻品种^[14],而地谷则是稻瘟病抗性育种中一份重要的保持系^[15]。这2份材料经常作为水稻稻瘟病抗病研究的基础材料被广泛应用。鉴定水稻对稻瘟病菌的抗性具有多个标准,国际水稻稻瘟病抗性的9级分级标准^[16]主要从病斑及其分布面积等方面来评价抗性强弱;而致病率^[17-18]主要是从感病植株与接种稻瘟病菌总植株数的比例来判断菌株的感病能力大小;病斑数量和病斑长度这2个指标^[19-20]能较为直观地比较各水稻品种间产生的病斑差异,但在表明植株的抗性方面显得较为单一。利用多重评价标准可以互为补充,更能准确鉴定水稻资源的稻瘟病抗性。如果不同评价标准之间呈显著相关,则可在后期的抗谱鉴定及抗性差异的分析过程中,选择一个省时省力的评价标准进行评判即可。

因此,本试验通过喷雾接种方法,研究了杂交水稻育种骨干亲本93-11、纹枯病重要抗源YSBR1及水稻重要基础研究遗传材料Kitaake共3份重要水

稻资源材料对来源于川渝地区的36个稻瘟病菌生理小种的抗性特征,旨在为四川地区稻瘟病抗病育种工作以及抗病分子机理的研究提供科学信息,同时分析了4个稻瘟病评价标准之间的相关性,以期作为水稻资源的稻瘟病抗性鉴定工作中评价标准的适当选取提供依据。

1 材料与方法

1.1 材料

供试水稻品种:4个水稻品种丽江新团黑谷、Kitaake(Kit)、93-11和地谷,均由四川农业大学水稻研究所保存,YSBR1由扬州大学农学院水稻分子育种实验室提供。

供试菌株:所用稻瘟病菌株均由四川农业大学水稻研究所保存。36个稻瘟病菌生理小种采集于四川和重庆,分别为:LP-15、WJ-9、WJ-10、WJ-25、WJ-28、WJ-31、NC-10、NC-14、NC-24、NC-30、NC-34、YC-5、YC-7、YC-26、LP-7、LP-18、B3、B7、B9、B13、B29、B31、Tetep、97-28-1、97-17-2、97-63-2、97-56-1、12-2-2、8、25、27、E3、A13、D7、C15和LP-6(表1)。

培养基:马铃薯葡萄糖琼脂培养基(potato dextrose agar, PDA):去皮马铃薯200g、葡萄糖20g、琼脂20g和蒸馏水1000mL;大麦高粱培养基为大麦:高粱=3:1。

1.2 方法

1.2.1 水稻稻瘟病菌接种方法

秧苗准备:将供试水稻材料的种子浸泡于3%过氧化氢水溶液1d后,再浸泡于清水中约2d,每天换水1次,待种子露白后进行播种。播种前,在大田中分隔36个同样的试验小区,分别播种不同的水稻资源材料,并用喷雾方式接种不同的稻瘟病菌生理小种,每个试验小区含有5个60cm×10cm条形框,每个条形框播30~40粒种子。按照水稻的正常生长周期,给予适当的肥水,水稻秧苗生长至2叶1心时(约播种后16d),用于接种稻瘟病菌。

稻瘟病菌的培养:按照付崇允等^[14]方法,略做修改。将稻瘟病菌接种于PDA培养基,28℃恒温培养箱中暗培养7~8d后,用接种铲将生长有稻瘟病菌菌丝的培养基小块转接至大麦高粱培养基,进行扩大培养,28℃恒温培养约15d,供产孢备用。进行稻瘟病产孢处理时,首先向长满稻瘟病菌的大麦高粱培养基加入少量无菌水,用手轻缓揉搓,将培养基

上过多的菌丝洗脱下来。倾倒洗脱后的液体,将大麦高粱培养基平铺放置在长方形盒子(15 cm × 30 cm)中的滤纸表面,然后在培养基表层盖3层浸湿的灭菌纱布保湿,将其置于28℃恒温培养室中,光照黑暗交替(L:D=12 h:12 h)培养3 d。

孢子悬浮液制备:收集稻瘟病菌孢子时,先用灭菌水洗脱大麦高粱培养基上生长的稻瘟病菌孢子,再用3层灭菌纱布过滤洗脱液,滤去杂质。最终将孢子悬浮液中的孢子浓度调整至 2×10^5 个/mL备用,接菌前向孢子悬浮液中加入吐温-20至终浓度为0.1%,孢子悬浮液现配现用。

稻瘟病菌接种:水稻秧苗生长到2叶1心时,用供试菌株的孢子悬浮液喷雾接种^[21],每个小区接种约50 mL。接种后,用2层黑色网布覆盖秧苗以遮光,将塑料薄膜覆盖于黑色网布上以保温保湿,湿度保持在95%以上,24 h后揭去黑色网布和薄膜,田中保水,待发病。利用温度湿度检测计,记录接菌苗圃周围的环境温度和湿度。温度白天24~28℃,夜间18~20℃,湿度85%~93%,适宜稻瘟病发病。

1.2.2 水稻资源的稻瘟病抗谱鉴定方法

病情指数:稻瘟病菌接种9 d后,地谷和丽江新团黑谷分别作为抗病和感病对照,对喷施的每个小区中的不同水稻材料进行整体鉴定,鉴定标准按国际水稻所稻瘟病抗性评价叶瘟分级标准:0级:无病;1级:仅有小的针尖大小的褐点;2级:较大褐点;3级:小而圆以至稍长的褐色的坏死灰斑,直径1~2 mm;4级:典型的稻瘟病斑或椭圆形,长1~2 cm,常限于两条叶脉间,病斑面积不足叶面积的2%(本研究中,将病斑面积不足叶面积的2%定为4级,而没有设定病斑长度1~2 cm);5级:典型的稻瘟病斑,受害面积小于10%;6级:典型的稻瘟病斑,受害面积为10%~25%;7级:典型的稻瘟病斑,受害面积为26%~50%;8级:典型的稻瘟病斑,受害面积为51%~75%;9级:叶片全部死亡。

致病率:稻瘟病菌接种9 d后,以水稻地谷和丽江新团黑谷作为对照,分别统计每个小区中不同水稻材料的感病植株数和总植株数,计算致病率。致病率(pathogenicity frequency, PF)是定量分析水稻抗感性的重要指标, $PF = (\text{感病植株数} / \text{总植株数}) \times 100\%$,共分为4个等级:PF < 20%为弱致病力;20% ≤ PF < 50%为中等致病力;50% ≤ PF < 70%为较强致病力,PF ≥ 70%为强致病力^[17-18]。

病斑长度和病斑数量:稻瘟病菌接种9 d后,每个小区中每份材料取5株感病秧苗,每株秧苗上选

取4个长病斑,测量其长度,4次重复。每份材料同样取5株感病秧苗并统计病斑数量,5次重复。

1.3 数据分析

利用Excel 2007和SPSS 13.0软件进行数据分析,采用Spearman相关性的Two-tailed方法分析稻瘟病评价指标间的差异。

2 结果与分析

2.1 水稻品种接种稻瘟病菌生理小种后的病情指数

喷雾接种稻瘟病菌9 d后,对照丽江新团黑谷表现出完全感病,地谷则完全抗病。93-11和YSBR1均对16个生理小种表现出感病,而Kit仅对4个生理小种表现出感病(表1)。93-11的病情指数主要分布在3、4和5级,最高为6级(YC-5和NC-24);YSBR1的病情指数主要集中在4、5和6级,最高为7级(LP-6和NC-34);而导致Kit感病的4个稻瘟病菌生理小种分别为B9、LP-7、Tetep和91-17-2,Kit的病情指数集中在4、5和6级,生理小种Tetep引发的病情指数最高(6级)。表明针对所采用的36个稻瘟病菌生理小种,这3个水稻资源材料的病情指数主要集中于4和5级。

2.2 水稻品种接种稻瘟病菌生理小种后的致病率

93-11对本试验中的16个生理小种表现出感病,这些生理小种引起的致病率主要集中在2个范围:70%~100%和10%~50%,前者包括WJ-9、WJ-25、WJ-28、NC14、A13、NC24和LP-18;而后者包括NC10、NC-30、NC-34、B9、Tetep、YC-5、YC-26、LP-6和97-56-1。YSBR1对36个稻瘟病菌生理小种中的16个表现出感病,且其造成的致病率表现出较大的差异,波动范围较广,在4%~92%之间(表1)。在仅有的4个引起Kit出现典型病症的生理小种中,B9导致Kit的致病率为50%,而其余生理小种均小于15%(表1)。表明这3份水稻资源对不同的稻瘟病菌生理小种表现出的致病率差异显著。

2.3 水稻品种接种稻瘟病菌生理小种后的病斑长度

致使93-11感病的生理小种中,产生病斑最长的是NC-14,最短的是WJ-25,病斑的平均长度为0.56 cm。而在致使YSBR1感病的生理小种中,产生病斑最长的是YC-7,最短的为27,病斑的平均长度为0.54 cm。在致使Kit感病的生理小种中,产生病斑最长的是Tetep,最短的为97-17-2,病斑的平均长度为0.66 cm(表1)。

2.4 水稻品种接种稻瘟病菌生理小种后的病斑数量

在对水稻资源材料致病的生理小种中,致使93-11和YSBR1中出现病斑数量最多的生理小种均

是 LP-18, 致使 93-11 中出现病斑数量最少的为 YC26, 而 YSBR1 为 B29。93-11 出现的病斑数量均值为 6.50 个, 而 YSBR1 的均值为 4.10 个。对 Kit 致病的菌种中, 病斑数最多的是 Tetep, 最少的为 LP-7 和 97-17-2, 病斑数量的均值为 4.80 个(表 1)。

2.5 稻瘟病评价指标间的 Spearman 相关性分析

Spearman 相关性分析表明, 93-11、YSBR1 和 Kit 这 3 份水稻资源材料的各个稻瘟病评价指标之间均呈极显著相关, 相关系数均高于 0.900(表 2)。在

93-11 中, 病斑数量与病情指数相关系数最高为 0.940, 致病率与病情指数相关系数最低为 0.887。在 YSBR1 中, 病斑长度与病情指数相关系数最低为 0.897, 病斑长度与致病率的相关系数最高为 0.970。在 Kit 中, 病斑长度与致病率的相关系数最低为 0.997, 病斑数量与病情指数以及病斑长度的相关系数最高, 均为 0.999。这 3 个水稻资源材料中, 稻瘟病的各个评价指标在 Kit 中的相关性最高, 其相关系数均接近 1.000。

表 2 稻瘟病抗性评价指标的 Spearman 相关性分析

Table 2 Spearman correlations among evaluation indexes for rice blast resistance

品种 Variety	评价指标 Evaluation index	致病率 Pathogenicity frequency	病斑长度 Lesion length	病斑数量 Lesion number
93-11	病情指数 Disease index	0.887 **	0.907 **	0.940 **
	致病率 Pathogenicity frequency		0.905 **	0.903 **
	病斑长度 Lesion length			0.915 **
YSBR1	病情指数 Disease index	0.903 **	0.897 **	0.938 **
	致病率 Pathogenicity frequency		0.970 **	0.922 **
	病斑长度 Lesion length			0.919 **
Kitaake	病情指数 Disease index	0.998 **	0.998 **	0.999 **
	致病率 Pathogenicity frequency		0.997 **	0.998 **
	病斑长度 Lesion length			0.999 **

** 表示经 Two-tailed 方法检验在 $P < 0.01$ 水平极显著相关。 ** indicates highly significant correlation at $P < 0.01$ level by two-tailed test.

3 讨论

在鉴定水稻资源稻瘟病抗谱的方法中, 稻瘟病菌喷雾接种方法是一种常用的、且行之有效的方法^[13-14,17]。大量与稻瘟病相关的研究中, 如全国稻瘟病菌生理小种联合试验组在研究我国稻瘟病生理小种^[13]、丽江新团黑谷近等基因系抗稻瘟病分析^[14]和地区稻瘟病生理小种毒力基因分析和抗病育种策略^[17]等时, 均采用了喷雾接种的方法。此方法具有操作简便易掌握、适宜大批量接菌和鉴定结果可靠等优点。因此, 本研究采用该方法鉴定了水稻资源的稻瘟病抗谱和稻瘟病评价标准间的相关性。同时, 本研究还以水稻丽江新团黑谷作为对照, 判断接菌是否有效, 增加了结果的准确性。

本研究采用 36 个稻瘟病生理小种分别接种 3 份重要水稻资源, 获得这 3 份水稻资源的抗谱。这 3 份重要的水稻遗传材料中, 93-11 属于籼稻, 是传统水稻育种中主要的背景来源材料, 也是若干杂交水稻的父本。YSBR1 是粳籼杂交后代群体中筛选出的一份抗纹枯病的新种质, 生育期适中, 株型优

良^[22], Kit 是水稻转化常用的材料, 具有生育期短和易转化的特性。因此, 本试验鉴定这 3 份材料的稻瘟病抗谱, 不仅具有代表性, 而且对水稻稻瘟病抗性育种、纹枯病和稻瘟病共同抗性的研究, 以及稻瘟病抗性基因的遗传转化研究均具有重要的参考作用。

本试验采用国际水稻稻瘟病抗性评价分级标准、致病率、病斑数量和病斑长度 4 个稻瘟病病害评价指标研究了 3 份重要水稻资源的抗谱。前人较多采用其中的 1 种或 2 种评价指标进行稻瘟病的抗性鉴定, 如: 雷财林等^[17]和杨秀娟等^[18]在研究稻瘟病菌致病性及其毒力基因分析中, 均采用致病率这一评价指标; 周江鸿等^[23]在研究我国稻瘟病菌毒力基因的组成及其地理分布时, 采用病情分级评价指标; 饶志明等^[20]研究 BTH 诱导水稻对稻瘟病系统获得抗性的 mRNA 差别显示分析时, 采用了病斑长度评价指标。而本试验中这 4 个稻瘟病病害评价指标在各个水稻材料中均呈极显著正相关, 表明这 4 个稻瘟病评价指标具有一致性, 同时也表明这 4 个评价指标都是较为准确的。因此, 在稻瘟病病害鉴定方面, 可以针对性地选取其中任一指标进行鉴定即可。

致病率较其它 3 个评价指标方便快捷, 可为后期鉴定稻瘟病抗性时使用。

本研究结果表明同一水稻资源材料对不同稻瘟病菌生理小种的抗性具有差异, 同一地域的不同稻瘟病菌生理小种的致病力也具有极大的差异, 这与前人的研究结果相似^[2-3,17]。各水稻材料携带的抗性(R)基因不同是造成其各自抗谱不同的原因之一^[3,17]。93-11、YSBR1 和 Kit 的抗谱不同可能与它们各自携带的抗性(R)蛋白和稻瘟病菌生理小种携带的无毒(Avr)蛋白相关。R 蛋白与 Avr 蛋白能够相互作用, 进而激发下游的防御反应, 增强对稻瘟病的抗性^[24]。目前已知的互作的 R 蛋白和 Avr 蛋白包括 Pia 和 Avr-Pia、Pita 和 AvrPita、Pik 和 Avr-Pik、Piz-t 和 AvrPiz-t、Pi-CO39 和 Avr1-CO39^[25]。根据本试验对这 3 份水稻资源抗谱的研究结果, 可为挖掘新的 R 蛋白和 Avr 蛋白提供有价值的水稻资源和稻瘟病生理小种, 从而有利于丰富水稻 R 蛋白介导的稻瘟病抗性机制的研究。

参 考 文 献 (References)

- [1] 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
- [2] 王倩, 周永力, 王疏, 等. 我国东北稻区稻瘟病的研究进展. 植物遗传资源学报, 2012, 13(1): 143-147
- [3] 熊如意, 周益军, 白娟, 等. 2002 年江苏省水稻稻瘟病菌致病性及遗传多样性研究. 植物病理学报, 2005, 35(1): 93-96
- [4] 周益军, 白娟, 程兆榜, 等. 我国稻瘟病菌群体多样性研究. 中国水稻科学, 2004, 18(3): 277-280
- [5] Das A, Soubam D, Singh P K, et al. A novel blast resistance gene, *Pi54rh* cloned from wild species of rice, *Oryza rhizomatis* confers broad spectrum resistance to *Magnaporthe oryzae*. Functional and Integrative Genomics, 2012, 12(2): 215-228
- [6] Hua L, Wu J, Chen C, et al. The isolation of *Pi1*, an allele at the *Pik* locus which confers broad spectrum resistance to rice blast. Theoretical and Applied Genetics, 2012, 125(5): 1047-1055
- [7] Zhu X, Chen S, Yang J, et al. The identification of *Pi50(t)*, a new member of the rice blast resistance *Pi2/Pi9* multigene family. Theoretical and Applied Genetics, 2012, 124(7): 1295-1304
- [8] 易磊, 霍光华, 韩启灿, 等. 木荷皂甙对稻瘟病菌细胞形态及生理生化指标的影响. 植物保护学报, 2013, 40(5): 450-456
- [9] 唐力琼, 胡运高, 张玲, 等. 冈优 725 对四个稻瘟病菌生理小种毒素的响应. 植物保护学报, 2013, 40(1): 15-19
- [10] 孙国昌, 孙漱沅. 我国稻瘟病菌对水稻新品种(系)、新组合的致病性评价. 中国水稻科学, 1997, 11(4): 222-226
- [11] 臧威, 李柱刚, 孙剑秋, 等. 稻瘟病菌群体遗传结构的研究进展. 微生物学通报, 2007, 34(3): 591-594
- [12] 袁洁, 杨学辉, 何海永. 部分水稻品种对稻瘟病菌群体的抗病性分析. 种子, 2006, 25(8): 14-21
- [13] 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(2): 71-82
- [14] 付崇允, 王玉平, 马玉清, 等. 丽江新团黑谷近等基因系抗稻瘟病分析. 作物学报, 2006, 32(6): 799-804
- [15] 谭向红, 陈学伟, 李仕贵, 等. 籼稻品种地谷抗稻瘟病基因的遗传. 遗传学报, 2000, 27(8): 701-705
- [16] Chaudhary R C. Standard evaluation system for rice (4th edition). Manila, Philippines: International Rice Research Institute, 1996
- [17] 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
- [18] 杨秀娟, 阮宏椿, 杜宜新, 等. 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
- [19] 陈德西, 陈学伟, 雷财林, 等. 转 *Pi-d2* 基因水稻对稻瘟病的抗性分析. 中国水稻科学, 2010, 24(1): 31-35
- [20] 饶志明, 董海涛, 庄杰云, 等. BTH 诱导水稻对稻瘟病系统获得抗性的 mRNA 差别显示分析. 无锡轻工大学学报, 2004, 23(1): 25-35
- [21] 何月秋, 黄瑞荣, 彭志平, 等. 生物间遗传学在水稻品种与稻瘟病菌相互作用研究中的应用. 植物病理学报, 1988, 18(1): 51-55
- [22] 左示敏, 王子斌, 陈夕军, 等. 水稻纹枯病改良新抗源 YSBR1 的抗性评价. 作物学报, 2009, 35(4): 608-614
- [23] 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
- [24] Jwa N S, Agrawal G K, Tamogami S, et al. Role of defense/stress-related marker genes, proteins and secondary metabolites in defining rice self-defense mechanisms. Plant Physiology and Biochemistry, 2006, 44: 261-273
- [25] Liu W, Liu J, Ning Y, et al. Recent progress in understanding PAMP-and effector-triggered immunity against the rice blast fungus *Magnaporthe oryzae*. Molecular Plant, 2013, 6: 605-620

(责任编辑:高 峰)