

水直播条件下黑龙江省不同稻区稻瘟病菌致病性分析

马军韬^{1,2} 李文华^{2*} 张国民^{1,2} 王永力^{1,2} 张丽艳^{1,2} 孟文凯³

(1. 黑龙江省农业科学院生物技术研究所, 哈尔滨 150028; 2. 中国科学院北方粳稻分子育种联合研究中心, 哈尔滨 150028; 3. 东北农业大学农学院, 哈尔滨 150030)

摘要: 为明确水直播条件下黑龙江省不同稻区稻瘟病菌 *Magnaporthe oryzae* 的致病性分化情况, 以 24 个抗瘟单基因系品种为寄主, 来源于 2017—2018 年黑龙江省水直播稻田的 242 株稻瘟病菌菌株为接种体, 采用离体划伤方法接种, 记录病斑反应型, 计算有效致病菌株率和抗性频率, 并进行聚类分析。结果显示, 在水直播条件下, 2017 年, 黑龙江省南部和中东部稻区稻瘟病菌菌株对抗瘟单基因系品种的有效致病菌株率介于 8.33%~95.83% 和 20.83%~95.83% 之间, 无毒基因出现频率分别为 575 次和 622 次; 2018 年, 南部和中东部稻区稻瘟病菌菌株对鉴别体系的有效致病菌株率介于 29.17%~95.83% 和 20.83%~91.67% 之间, 无毒基因出现频率分别为 536 次和 571 次。2017 年, 黑龙江省南部和中东部稻区稻瘟病菌菌株的致病性相似系数介于 0.15~1.00 和 0.14~1.00 之间, 以致病性相似系数 0.40 为阈值, 可将菌株分别划分为 5 个类群和 6 个类群; 2018 年, 南部和中东部稻区菌株的致病性相似系数介于 0.15~0.93 和 0.26~1.00 之间, 以致病性相似系数 0.40 为阈值, 可将菌株分别划分为 5 个类群和 4 个类群。2017 年, 抗瘟单基因系品种对黑龙江省南部和中东部稻区稻瘟病菌菌株的抗性频率介于 11.29%~88.71% 和 10.77%~86.15% 之间, 其中抗瘟单基因系品种 IRBL9-W (*Pi-9*) 和 IRBLz5-CA (*Pi-z5*) 抗性表现最好; 2018 年, 抗瘟单基因系品种对南部和中东部稻区菌株的抗性频率介于 10.34%~82.67% 和 15.79%~85.96% 之间, 其中抗瘟单基因系品种 IRBL9-W (*Pi-9*) 和 IRBLz5-CA (*Pi-z5*) 抗性表现最好。表明水直播条件下黑龙江省稻瘟病菌致病性分化剧烈, 稻瘟病菌整体致病力较强, 但仍有部分水稻种质抗性较好且相对稳定, 基因聚合后抗性会得到进一步提升。

关键词: 水直播; 抗瘟单基因系品种; 稻瘟病菌; 抗瘟基因; 致病性

Pathogenicity of *Magnaporthe oryzae* from different rice growing regions of Heilongjiang Province under water direct seeding

MA Juntao^{1,2} LI Wenhua^{2*} ZHANG Guomin^{1,2} WANG Yongli^{1,2} ZHANG Liyan^{1,2} MENG Wenkai³

(1. Institute of Biotechnology, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin 150028, Heilongjiang Province, China; 2. Northern Japonica Rice Molecular Breeding Joint Research Center, Chinese Academy of Sciences, Harbin 150028, Heilongjiang Province, China; 3. College of Agriculture, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, Heilongjiang Province, China)

Abstract: In order to clarify the pathogenicity of *Magnaporthe oryzae* from different rice growing regions of Heilongjiang Province under water direct seeding, the 24 blast-resistance of monogenic rice lines were inoculated with 242 *M. oryzae* isolates in 2017—2018 with the method of scratch *in vitro*, the reaction type of disease spot was recorded, the disease incidence of *M. oryzae* isolates and the resistance frequencies of blast-resistance of monogenic rice lines were calculated, the cluster analysis were conducted. The results showed that the disease incidence of *M. oryzae* isolates from southern and east-central rice growing regions of Heilongjiang Province under water direct seeding were 8.33%–95.83%

基金项目: 国家重点研发计划(2017YFD0300505-5)

* 通信作者 (Author for correspondence), E-mail: nkylwh@163.com

收稿日期: 2019-09-24

and 20.83%–95.83%, respectively, and the occurrence frequency of avirulence genes were 575 and 622 times in 2017, respectively. The disease incidence of *M. oryzae* isolates from southern and east-central rice growing regions of Heilongjiang Province under water direct seeding were 29.17%–95.83% and 20.83%–91.67%, respectively, and the occurrence frequencies of avirulence genes were 536 and 571 times in 2018, respectively. The similarity coefficient of *M. oryzae* isolates from southern and east-central rice growing regions of Heilongjiang Province were 0.15–1.00 and 0.14–1.00, respectively, and the *M. oryzae* isolates were divided into five and six pathogenicity groups in the level of 0.40 similarity coefficient in 2017, respectively. The similarity coefficient of *M. oryzae* isolates from southern and east-central rice growing regions of Heilongjiang Province were 0.15–0.93 and 0.26–1.00, respectively, and the *M. oryzae* isolates were divided into five and four pathogenicity groups in the level of 0.40 similarity coefficient in 2018. The reference frequencies of blast-resistance of monogenic rice lines to *M. oryzae* isolates from southern and east-central rice growing regions of Heilongjiang Province were 11.29%–88.71% and 10.77%–86.15%, the best blast-resistance of monogenic rice lines were IRBL9-W (*Pi-9*) and IRBLz5-CA (*Pi-z5*) in 2017, respectively. The reference frequencies of blast-resistance of monogenic rice lines to *M. oryzae* isolates from southern and east-central rice growing regions of Heilongjiang Province were 10.34%–82.67% and 15.79%–85.96%, furthermore, the best blast-resistance of monogenic rice lines were IRBL9-W (*Pi-9*) and IRBLz5-CA (*Pi-z5*) in 2018. The results indicated that the pathogenicity differentiation of *M. oryzae* isolates were intense, and the pathogenicity of *M. oryzae* isolates was stronger, but some high-resistance rice germplasm was stable resistance and the blast-resistance will be improved after gene pyramiding to *M. oryzae* isolates.

Key words: water direct seeding; blast-resistance of monogenic rice lines; *Magnaporthe oryzae*; blast-resistance gene; pathogenicity

近几年来,受劳动力短缺、水资源匮乏以及气候变暖、种植技术优化等因素综合影响,黑龙江省水稻直播栽培方式重新得到重视,种植田面积逐年扩大。据不完全统计,黑龙江省现有水稻直播田约40万~45万hm²,多数集中在中东部稻区的虎林市、饶河县、富锦市、同江市、抚远县、鹤岗市等地区,少数集中在南部稻区的牡丹江市、五常市、绥化市等地区(张喜娟等,2015),直播栽培方式以水直播为主。目前,关于水稻直播技术的研究,多集中在播种技术(江晓东等,2019;谭可菲等,2019)、直播方式(郭长春等,2018;姜心禄等,2018)、水肥管理(蒋鹏等,2018)及化学除草(束爱萍等,2018;钟锦等,2018)等几个方面,关于直播条件下水稻病害方面的研究相对较少(李茹和郭小山,2009;谷兴隆,2012),研究也不够深入。王凤良等(2013)根据6年来大丰市旱直播稻田穗颈瘟病发生的特点,分析出种植面积逐年扩大、感病品种增多及水稻生育进程推迟可能导致旱直播稻田穗颈瘟病发生加重并提出了相应的解决策略。

水稻稻瘟病是由稻瘟病菌 *Magnaporthe oryzae* 引起的一种侵染性真菌病害,对黑龙江省水稻产业

的持续健康发展影响很大。稻瘟病菌受自身遗传及外部环境综合影响,存在明显的致病性分化特性。目前关于稻瘟病菌致病性分化的研究相对较多(兰波等,2014;肖丹凤等,2014),杜宜新等(2016)以24个单基因系和6个CO39近等基因系为寄主,对2012—2014年福建省193份稻瘟病菌菌株进行了致病性分析,结果显示供试稻瘟病菌菌株对30个抗瘟基因表现为强致病力和较强致病力的出现频率分别为13.47%和52.85%,供试稻瘟病菌对抗瘟基因 *Pi-k^m*、*Pi-7*、*Pi-k^p* 和 *Pi-9* 的毒力频率均低于20%;马军韬等(2017)以24个单基因系为寄主,对2010年和2011年黑龙江省插秧田120份稻瘟病菌菌株进行了致病性分析,结果显示,2010年和2011年菌株对抗瘟基因的致病率分别介于8.33%~95.83%和25.00%~95.83%之间,无毒基因总出现频率分别为461次和412次,出现频率最高的无毒基因分别是 *AvrPiz-t* 和 *AvrPiz-5*。上述相关研究中供试的稻瘟病菌菌株多来源于插秧水稻或者来源未知。而直播水稻与传统的插秧水稻相比,在栽培方式、田间管理、水稻生育进程、重要节点气候条件等方面均有一定变化,这种变化对稻瘟病菌的致病性分化是否会

造成影响,或者影响有多大,国内尚未见报道。

本研究以黑龙江省应用较为普遍的水直播为试验背景,着重分析以优质稻为主的南部稻区和以高产稻为主的中东部稻区稻瘟病菌的致病性分化情况,明确各抗瘟基因的准确利用价值,以期后续直播稻抗瘟育种及品种合理布局奠定信息基础。

1 材料与方法

1.1 材料

抗瘟单基因系品种:IRBLA-A(*Pi-a*)、IRBLi-F5(*Pi-i*)、IRBLks-S(*Pi-k^s*)、IRBLk-Ka(*Pi-k*)、IRBLkp-K60(*Pi-k^p*)、IRBLkh-K3(*Pi-k^h*)、IRBLz-Fu(*Pi-z*)、IRBLz5-CA(*Pi-z⁵*)、IRBLzt-T(*Pi-z^t*)、IRBLta-K1(*Pi-ta*)、IRBLb-B(*Pi-b*)、IRBLt-K59(*Pi-t*)、IRBLsh-S(*Pi-sh*)、IRBL1-CL(*Pi-l*)、IRBL3-CP4(*Pi-3*)、IRBL5-M(*Pi-5*)、IRBL7-M(*Pi-7*)、IRBL9-W(*Pi-9*)、IRBL12-M(*Pi-12*)、IRBL19-M(*Pi-19*)、IRBLkm-Ts(*Pi-k^m*)、IRBL20-IR24(*Pi-20*)、IRBLta2-Pi(*Pi-ta²*)和IRBL11-Zh(*Pi-11*),共24个,每个品种只含有1个抗瘟基因,且抗瘟基因类型已知;丽江新团黑谷为感病对照,不含有任何抗瘟基因;以上水稻材料由黑龙江省农业科学院生物技术研究提供。

供试菌株:稻瘟病菌菌株于2017年和2018年从黑龙江省水直播稻田内水稻病叶上分离获得,其中,源自2017年黑龙江省南部稻区的菌株62株,中东部稻区65株;源自2018年黑龙江省南部稻区的菌株58株,中东部稻区57株,总共242株,均由黑龙江省农业科学院生物技术研究提供。

高粱粒培养基:将高粱粒煮熟后,置于三角瓶中,121℃湿热灭菌30 min。高粱粒来源于黑龙江省农业科学院作物资源研究所。

试剂及仪器:琼脂粉,北京奥博星生物技术有限责任公司;其余试剂均为国产分析纯。SW-CJ-2F型洁净工作台,苏州安泰空气技术有限公司;DW-86L386立式超低温保存箱,青岛海尔特种电器有限公司。

1.2 方法

1.2.1 稻瘟病菌扩繁及菌悬液制备

将保存有稻瘟病菌的滤纸片放入装有高粱粒培养基的三角瓶中,25℃暗培养25 d左右,无菌水洗脱高粱粒表面菌丝,平铺在无菌铁托盘中,盖上无菌纱布,待高粱粒表面形成大量分生孢子后,用含0.25%吐温-20的自来水洗下分生孢子,将分生孢子悬浮液浓度调至 3×10^5 个/mL,以备接种使用。

1.2.2 叶片离体划伤接种方法

将水稻种子在室温下用清水浸泡3~5 d,30℃下催芽至露白后播种在54 cm×28 cm×4.2 cm的育秧盘上,每份抗瘟单基因系品种播种2盘。每个育秧盘播种600粒种子,确保成活水稻苗在500株左右,3次重复。水稻苗长至3叶1心时追施少量尿素,长至第5叶即将完全展开时供接种使用。试验采用叶片离体划伤接种方法进行,主要参考国家农业行业标准——水稻稻瘟病抗性室内离体叶片鉴定技术规程(NY/T 3257—2018)。选取水稻苗第5叶中部5 cm左右叶段,挑针轻微划破表皮,形成3处微伤口,每处微伤口大小约为2 mm×2 mm,置于保湿的培养皿内,每皿4个叶段,取孢子悬浮液以微伤口为接种点进行接种,每个接种点用量10 μL,盖上培养皿盖,放在28℃完全黑暗、相对湿度100%的人工气候室培养约24 h,然后在28℃光照条件下培养至完全发病,3次重复。发病完全后记录病斑大小进行病情调查,按下列标准将病情分为6级(Mackill & Bonman, 1992):0级:无任何病斑;1级:病斑直径≤0.50 mm,为褐色;2级:0.50 mm<病斑直径≤1.00 mm,为褐色;3级:1.00 mm<病斑直径≤3.00 mm,呈椭圆形,病斑周围褐色,中央灰白色;4级:纺锤形病斑,直径>3.00 mm,病斑无融合或略微融合;5级:纺锤形病斑,直径>3.00 mm,叶片上半部枯死。统计分析时,将0~3级归为抗病反应型,4~5级归为感病反应型。接种后各重复之间如果抗、感反应型不一致,则视为感病反应型。

1.2.3 供试稻瘟病菌菌株致病力差异分析

计算有效致病菌株率以评价稻瘟病菌致病力强弱,有效致病菌株率=致病菌株数/总菌株数×100%。稻瘟病菌属于“基因对基因”的模式菌,根据该原理,当某稻瘟病菌菌株接种于某抗瘟单基因系品种(抗瘟基因)时,如果表现为抗病反应型,则说明某菌株携带有与某抗瘟基因相对应类型的无毒基因,从而可以确定一批菌株中携带无毒基因的类型及数量等信息。无毒基因出现频率=一批菌株中某个无毒基因出现次数/全部无毒基因出现总次数×100%。

1.2.4 供试稻瘟病菌菌株致病性相似度分析

采用致病性相似度聚类分析法评价供试稻瘟病菌菌株群体的分化情况,群体内各菌株间相似系数差值越大,表示其致病性分化越剧烈。相似系数=1-相异系数。将各抗瘟单基因系品种与稻瘟病菌菌株的反应型作为性状,抗病反应型记为1,感病反应型记为0,构成二态性状,利用DPS 14.10软件计

算得出菌株间的相异系数,根据 Nei & Li(1979)系数公式, $C_s=1-2a/2a+b+c$,其中, a 是样本中都取 1 的个数, b 和 c 是其中之一取 1 的个数利用 DPS 14.10 软件以非加权类平均(unweighted pair-group method with arithmetic mean, UMPGA)法进行聚类分析。

1.2.5 抗瘟基因对供试稻瘟病菌菌株抗性价值分析
用抗性频率的高低作为抗瘟基因利用价值高低的评价标准,抗性频率=抗病菌株数/总菌株数×100%。为进一步扩大基因的利用范围,对 2 个基因聚合后可能产生的综合抗性进行了模拟(马军韬等),共形成 15 种基因组合分别为 $Pi-9$ & $Pi-5$ 、 $Pi-9$ & $Pi-12$ 、 $Pi-9$ & $Pi-1$ 、 $Pi-9$ & $Pi-20$ 、 $Pi-9$ & $Pi-11$ 、 $Pi-z^5$ & $Pi-5$ 、 $Pi-z^5$ & $Pi-12$ 、 $Pi-z^5$ & $Pi-1$ 、 $Pi-z^5$ & $Pi-20$ 、 $Pi-z^5$ & $Pi-11$ 、 $Pi-z^5$ & $Pi-5$ 、 $Pi-z^5$ & $Pi-12$ 、 $Pi-z^5$ & $Pi-1$ 、 $Pi-z^5$ & $Pi-20$ 、 $Pi-z^5$ & $Pi-11$,具体模拟方法为将 2 个抗瘟单基因系品种(抗瘟基因)视为 1 个整体,只要其接种的稻瘟病菌菌株不能同时侵染这 2 个抗瘟单基因系品种(抗瘟基因),则说明这 2 个基因的聚合具有抗性。用聚合后抗性频率的高低作为基因聚合后抗性价值高低的评价标准,聚合后抗性频率=(总菌株数-基因聚合后共同致病菌株数)/总菌株数×100%。

2 结果与分析

2.1 水直播条件下供试稻瘟病菌菌株致病力差异分析

2017 年,黑龙江省南部稻区 62 株稻瘟病菌菌株对 24 个抗瘟基因的有效致病菌株率介于 8.33%~95.83% 之间,平均值为 61.36%,其中,有效致病菌株率低于 50.00% 的占比为 27.41%;有效致病菌株率

高于 50.00% 的相对强毒菌株占比为 72.59%;与 24 个抗瘟基因相匹配的无毒基因全部出现,累计出现 575 次,平均每株菌株携带无毒基因 9.27 个,无毒基因 $AvrPi9$ 出现频率最高, $AvrPiz-5$ 次之。黑龙江省中东部稻区 65 株稻瘟病菌菌株对 24 个抗瘟基因的有效致病菌株率介于 20.83%~95.83% 之间,平均值为 60.13%,其中,有效致病菌株率低于 50.00% 的相对弱毒菌株占比为 32.30%,有效致病菌株率高于 50.00% 的相对强毒菌株占比为 67.70%;与 24 个抗瘟基因相匹配的无毒基因全部出现,累计出现 622 次,平均每株菌株携带无毒基因 9.57 个,无毒基因 $AvrPi9$ 出现频率最高, $AvrPiz-5$ 次之(表 1)。

2018 年,黑龙江省南部稻区 58 株稻瘟病菌菌株对 24 个抗瘟基因的有效致病菌株率介于 29.17%~95.83% 之间,平均值为 61.49%,其中,有效致病菌株率低于 50.00% 的相对弱毒菌株占比为 27.59%;有效致病菌株率高于 50.00% 的相对强毒菌株占比为 72.41%;与 24 个抗瘟基因相匹配的无毒基因全部出现,累计出现 536 次,平均每个菌株携带无毒基因 9.24 个,无毒基因 $AvrPi9$ 出现频率最高, $AvrPiz-5$ 次之。黑龙江省中东部稻区 57 株稻瘟病菌菌株对 24 个抗瘟基因的有效致病菌株率介于 20.83%~91.67%,平均值为 58.05%,其中,有效致病菌株率低于 50.00% 的相对弱毒菌株占比为 29.83%,有效致病菌株率高于 50.00% 的相对强毒菌株占比为 70.18%;与 24 个抗瘟基因相匹配的无毒基因全部出现,累计出现 571 次,平均每个菌株携带无毒基因 10.01 个,无毒基因 $AvrPi9$ 出现频率最高, $AvrPiz-5$ 次之(表 1)。

表 1 2017—2018 年黑龙江省水稻不同致病率稻瘟病菌菌株所占比例

Table 1 Ratio of different pathogenicity rates of <i>Magnaporthe oryzae</i> in Heilongjiang Province in 2017—2018 %				
致病率 P Pathogenicity rate/%	2017 年不同致病率菌株所占比例 Ratio of different pathogenicity rates of <i>M. oryzae</i> in 2017		2018 年不同致病率菌株所占比例 Ratio of different pathogenicity rates of <i>M. oryzae</i> in 2018	
	南部稻区 Southern rice region	中东部稻区 Mid-eastern rice region	南部稻区 Southern rice region	中东部稻区 Mid-eastern rice region
$0 \leq P < 10$	1.61	0.00	0.00	0.00
$10 \leq P < 20$	1.61	0.00	0.00	0.00
$20 \leq P < 30$	4.84	7.69	3.45	8.77
$30 \leq P < 40$	6.45	9.23	17.24	10.53
$40 \leq P < 50$	12.90	15.38	6.90	10.53
$50 \leq P < 60$	12.90	16.92	10.34	22.81
$60 \leq P < 70$	19.35	15.38	22.41	10.53
$70 \leq P < 80$	30.65	16.92	29.31	24.56
$80 \leq P < 90$	6.45	13.85	6.90	10.53
$90 \leq P < 100$	3.23	4.62	3.45	1.75

2.2 水直播条件下稻瘟病菌菌株致病性相似度分析

2017 年,黑龙江省南部稻区稻瘟病菌菌株的致病性相似系数介于 0.15~1.00 之间,平均相似系数为

0.49,菌株 17HN-1 和 17HN-42 的致病性相似度最低,菌株 17HN-35 和 17HN-43 的致病性完全相同;以致病性相似系数 0.40 为阈值,可将南部菌株划分为

5个类群,优势类群1个,包含57株菌株,占南部总菌株数的91.94%。中东部稻区稻瘟病菌菌株致病性相似系数介于0.14~1.00之间,平均相似系数为0.51,菌株17HZN-1和17HZN-35的致病性相似度

最低,菌株17HZN-48和17HZN-64的致病性完全相同;以致病性相似系数0.40为阈值,可将中东部菌株划分为6个类群,优势类群1个,包含56株菌株,占中东部总菌株数的86.15%(图1)。

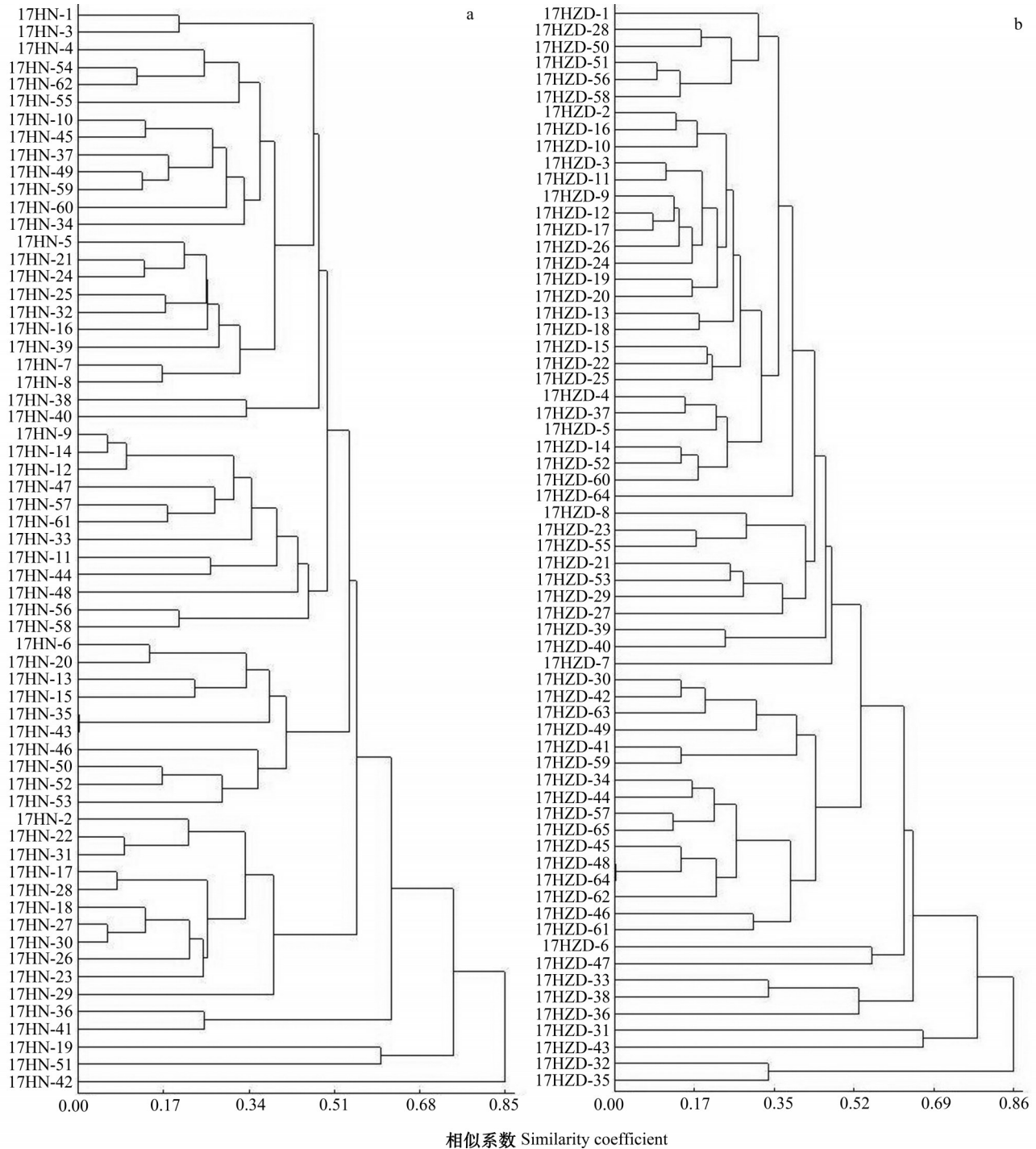


图1 2017年黑龙江省南部稻区(a)和中东部稻区(b)水直播田稻瘟病菌菌株致病性相似度聚类分析

Fig. 1 Cluster analysis of pathogenicity similarity among *Magnaporthe oryzae* from southern (a) and mid-eastern (b) rice growing regions of Heilongjiang Province under water direct seeding in 2017

2018年,黑龙江省南部稻区稻瘟病菌菌株的相似系数介于0.15~0.93之间,平均相似系数为

0.49,菌株18HN-1和18HN-44的致病性相似度最低,菌株18HN-14和18HN-18的致病性相似度最

高;以致病性相似系数0.40为阈值,可将南部菌株划分为5个类群,优势类群1个,包含52株菌株,占南部总菌株数的89.66%。中东部稻区稻瘟病菌菌株的致病性相似系数介于0.26~1.00之间,平均相似系数为0.51,菌株18HZN-1和18HZN-34的致病性

相似度最低,菌株18HZN-24和18HZN-39的致病性完全相同;以致病性相似系数0.40为阈值,可将中东部菌株划分为4个类群,优势类群1个,包含54株菌株,占中东部总菌株数的94.74%(图2)。

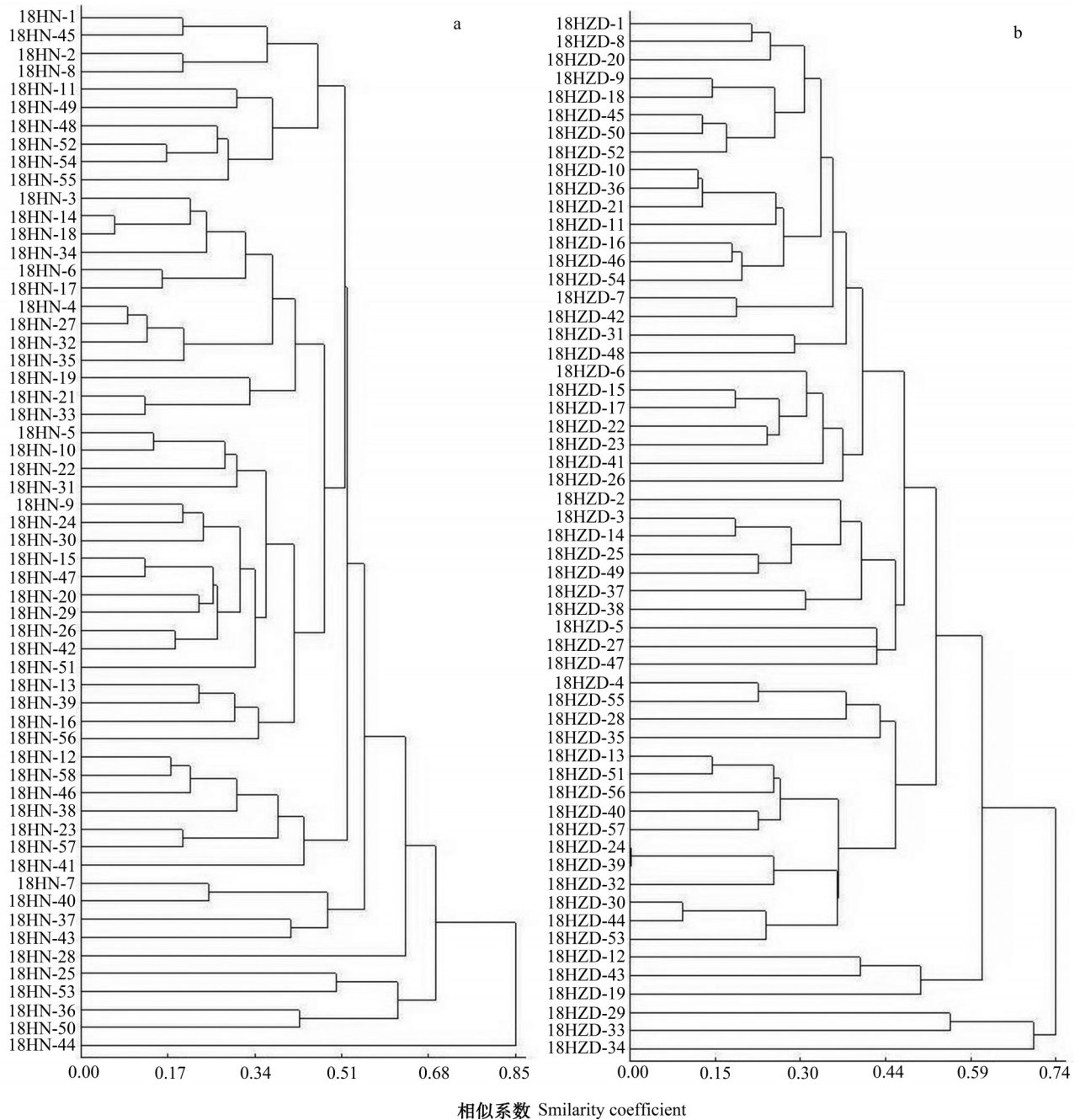


图2 2018年黑龙江省南部稻区(a)和中东部稻区(b)水直播田稻瘟病菌菌株致病性相似度聚类分析

Fig. 2 Cluster analysis of pathogenicity similarity among *Magnaporthe oryzae* from southern (a) and mid-eastern (b) rice growing regions of Heilongjiang Province under water direct seeding in 2018

2.3 水直播条件下抗瘟基因对稻瘟病菌菌株抗性分析

2017年,24个抗瘟基因对不同稻区菌株的抗性存在一定区别,其中,南部稻区24个抗瘟基因

的抗性频率介于11.29%~88.71%之间,平均值为38.64%;其中 *Pi-9*、*Pi-z⁵*、*Pi-z⁷* 和 *Pi-5* 基因的抗性频率超过70.97%,可以广泛应用;*Pi-11*、*Pi-12*、*Pi-1*

和 *Pi-20* 基因的抗性频率介于 51.61%~54.84% 之间,可以有限度应用;其余基因不建议应用(表 2)。中东部稻区 24 个抗瘟基因的抗性频率介于 10.77%~86.15% 之间,平均值为 39.87%;其中 *Pi-9*、

Pi-z^s 和 *Pi-12* 基因的抗性频率超过 80.00%,可以广泛应用;*Pi-5*、*Pi-20*、*Pi-z^s*、*Pi-1* 和 *Pi-z* 基因的抗性频率介于 53.85%~64.62% 之间,可以有限度应用;其余基因不建议应用(表 2)。

表 2 2017 年 24 个抗瘟基因对黑龙江省南部和中东部稻区水直播田稻瘟病菌菌株的抗性频率

Table 2 Resistance frequency of 24 resistance genes to *Magnaporthe oryzae* from southern and mid-eastern rice regions of Heilongjiang Province under water direct seeding in 2017

抗瘟基因 Resistance gene	抗性频率 Resistance frequency/%		抗瘟基因 Resistance gene	抗性频率 Resistance frequency/%	
	南部稻区	中东部稻区 Mid-east-		南部稻区	中东部稻区 Mid-
	Southern rice region	ern rice region		Southern rice region	eastern rice region
IRBLa-A(<i>Pi-a</i>)	19.35	10.77	IRBLsh-S(<i>Pi-sh</i>)	29.03	29.23
IRBLi-F5(<i>Pi-i</i>)	17.74	16.92	IRBL1-CL(<i>Pi-1</i>)	51.61	53.85
IRBLks-S(<i>Pi-k^s</i>)	12.90	18.46	IRBL3-CP4(<i>Pi-3</i>)	20.97	27.69
IRBLk-Ka(<i>Pi-k</i>)	25.81	20.00	IRBL5-M(<i>Pi-5</i>)	70.97	64.62
IRBLkp-K60(<i>Pi-k^p</i>)	19.35	12.31	IRBL7-M(<i>Pi-7</i>)	16.13	20.00
IRBLkh-K3(<i>Pi-k^h</i>)	32.26	33.85	IRBL9-W(<i>Pi-9</i>)	88.71	86.15
IRBLz-Fu(<i>Pi-z</i>)	43.55	53.85	IRBL12-M(<i>Pi-12</i>)	53.23	80.00
IRBLz5-CA(<i>Pi-z^s</i>)	74.19	80.00	IRBL19-M(<i>Pi-19</i>)	20.97	24.62
IRBLzt-T(<i>Pi-z^t</i>)	72.58	55.38	IRBLkm-Ts(<i>Pi-k^m</i>)	22.58	15.38
IRBLta-K1(<i>Pi-ta</i>)	32.26	23.08	IRBL20-IR24(<i>Pi-20</i>)	51.61	56.92
IRBLb-B(<i>Pi-b</i>)	38.71	66.15	IRBLta2-Pi(<i>Pi-ta²</i>)	46.77	47.69
IRBLt-K59(<i>Pi-t</i>)	11.29	12.31	IRBL11-Zh(<i>Pi-11</i>)	54.84	47.69

2018 年,24 个抗瘟基因对不同稻区菌株的抗性存在一定区别,其中,南部稻区 24 个抗瘟基因的抗性频率介于 10.34%~82.67% 之间,平均值为 37.57%;其中 *Pi-9*、*Pi-z^s*、*Pi-z^t* 和 *Pi-5* 基因的抗性频率超过 70.69%,可以广泛应用;*Pi-12* 基因的抗性频率为 56.90,介于 50.00%~70.00% 之间,可以有限度

应用;其余基因不建议应用(表 3)。中东部稻区 24 个抗瘟基因的抗性频率介于 15.79%~85.96% 之间,平均值为 41.74%;其中 *Pi-9*、*Pi-z^s* 和 *Pi-12* 基因的抗性频率超过 80.70%,可以广泛应用;*Pi-5*、*Pi-z^s*、*Pi-1*、*Pi-20* 和 *Pi-z* 基因的抗性频率均介于 52.63%~63.16% 之间,可以有限度应用;其余基因不建议应用(表 3)。

表 3 2018 年 24 个抗瘟基因对黑龙江省南部和中东部稻区水直播田稻瘟病菌菌株的抗性频率

Table 3 Resistance frequencies of 24 resistance genes to *Magnaporthe oryzae* from southern and mid-eastern rice growing regions of Heilongjiang Province under water direct seeding in 2018

抗瘟基因 Resistance gene	抗性频率 Resistance frequency/%		抗瘟基因 Resistance gene	抗性频率 Resistance frequency/%	
	南部稻区	中东部稻区 Mid-		南部稻区	中东部稻区 Mid-
	Southern rice region	eastern rice region		Southern rice region	eastern rice region
IRBLa-A(<i>Pi-a</i>)	22.41	19.30	IRBLsh-S(<i>Pi-sh</i>)	25.86	31.58
IRBLi-F5(<i>Pi-i</i>)	18.97	22.81	IRBL1-CL(<i>Pi-1</i>)	48.28	57.89
IRBLks-S(<i>Pi-k^s</i>)	13.79	21.05	IRBL3-CP4(<i>Pi-3</i>)	20.69	33.33
IRBLk-Ka(<i>Pi-k</i>)	22.41	24.56	IRBL5-M(<i>Pi-5</i>)	70.69	63.16
IRBLkp-K60(<i>Pi-k^p</i>)	17.24	15.79	IRBL7-M(<i>Pi-7</i>)	20.69	24.56
IRBLkh-K3(<i>Pi-k^h</i>)	31.03	36.84	IRBL9-W(<i>Pi-9</i>)	82.76	85.96
IRBLz-Fu(<i>Pi-z</i>)	37.93	52.63	IRBL12-M(<i>Pi-12</i>)	56.90	80.70
IRBLz5-CA(<i>Pi-z^s</i>)	72.41	82.46	IRBL19-M(<i>Pi-19</i>)	31.03	33.33
IRBLzt-T(<i>Pi-z^t</i>)	70.69	59.65	IRBLkm-Ts(<i>Pi-k^m</i>)	24.14	15.79
IRBLta-K1(<i>Pi-ta</i>)	29.31	22.81	IRBL20-IR24(<i>Pi-20</i>)	44.83	54.39
IRBLb-B(<i>Pi-b</i>)	37.93	49.12	IRBLta2-Pi(<i>Pi-ta²</i>)	43.10	47.37
IRBLt-K59(<i>Pi-t</i>)	10.34	17.54	IRBL11-Zh(<i>Pi-11</i>)	48.28	49.12

从基因聚合角度分析,一旦基因完成聚合,其综合抗性均有不同程度的提升,为抗性育种工作提供

了更多的选择性。其中,2017 年南部稻区抗性最佳的基因组合为 *Pi-9* & *Pi-5*, *Pi-9* & *Pi-1*, *Pi-z^s* & *Pi-*

12 和 $Pi-z'$ & $Pi-5$ 次之,聚合后抗性频率依次为 96.77%、95.16%、95.16% 和 95.16%;中东部稻区抗性最佳的基因组合为 $Pi-9$ & $Pi-12$,聚合后抗性频率为 95.38%, $Pi-z^s$ & $Pi-12$ 和 $Pi-z'$ & $Pi-12$ 次之。2018 年南

部稻区抗性最佳的基因组合为 $Pi-z'$ & $Pi-12$,聚合后抗性频率为 98.28%, $Pi-9$ & $Pi-5$ 次之;中东部稻区抗性最佳的基因组合为 $Pi-z'$ & $Pi-12$,聚合后抗性频率为 98.25%, $Pi-9$ & $Pi-5$ 和 $Pi-z^s$ & $Pi-12$ 次之(表 4)。

表 4 2017—2018 年黑龙江水稻部分抗瘟基因的聚合后抗性频率

Table 4 Resistance frequencies of gene pyramiding to *Magnaporthe oryzae* in Heilongjiang Province in 2017—2018

抗瘟基因 Resistance gene	对 2017 年稻瘟病菌菌株的聚合后抗性频率 Resistance frequencies of gene pyramiding to <i>Magnaporthe oryzae</i> in 2017/%		对 2018 年稻瘟病菌菌株的聚合后抗性频率 Resistance frequencies of gene pyramiding to <i>Magnaporthe oryzae</i> in 2018/%	
	南部稻区 Southern rice growing	中东部稻区 Mid-eastern rice growing	南部稻区 Southern rice growing	中东部稻区 Mid-eastern rice growing
	region	region	region	region
$Pi-9$ & $Pi-5$	96.77	92.31	96.55	96.49
$Pi-9$ & $Pi-12$	91.34	95.38	93.10	94.74
$Pi-9$ & $Pi-1$	95.16	92.31	94.83	87.72
$Pi-9$ & $Pi-20$	88.71	90.77	87.93	94.74
$Pi-9$ & $Pi-11$	90.32	89.23	89.66	89.47
$Pi-z^s$ & $Pi-5$	91.34	92.31	94.83	92.98
$Pi-z^s$ & $Pi-12$	95.16	93.85	94.83	96.49
$Pi-z^s$ & $Pi-1$	79.03	86.15	84.48	91.23
$Pi-z^s$ & $Pi-20$	82.26	87.69	86.21	91.23
$Pi-z^s$ & $Pi-11$	91.34	87.69	89.66	94.74
$Pi-z'$ & $Pi-5$	95.16	80.00	93.10	85.96
$Pi-z'$ & $Pi-12$	88.71	93.85	98.28	98.25
$Pi-z'$ & $Pi-1$	83.87	78.46	82.76	82.46
$Pi-z'$ & $Pi-20$	85.48	69.23	81.03	71.93
$Pi-z'$ & $Pi-11$	87.10	72.31	86.21	75.44

3 讨论

在水直播条件下,从有效致病菌株率平均值的变化分析,南部稻区菌株的整体致病力偏强且略有上升趋势。产生以上现象可能与南部稻区种植的优质稻品种偏多,整体抗瘟性差,无毒基因丢失或突变的概率偏高有一定关系。从不同有效致病菌株率的菌株占比情况分析,超高或超低有效致病菌株率的菌株占比均较低,但中间段相对强致病率力菌株占比明显较高,说明菌株进化不平衡且整体致病力较强。雷财林等(2011)以 31 个抗瘟单基因系品种为寄主,完成了 2006 年黑龙江省插秧田 173 株稻瘟病菌菌株的致病力分析,结果显示,59 株菌株的有效致病菌株率介于 71%~97% 之间,属于强致病力菌株;94 株菌株的有效致病菌株率介于 51%~68% 之间,属于较强致病力菌株;只有 1 株菌株的有效致病菌株率为 9.68%,属于弱致病力菌株,该结论与本研究结果趋势一致,只是在菌株进化不平衡及整体致病力方面表现更为剧烈。从无毒基因角度分析,优势无毒基因相对稳定,为抗性育种及布局提供了可

操作性。兰波等(2020)以 31 个抗瘟单基因系品种为寄主对 2006—2018 年江西省稻瘟病菌优势无毒基因进行检测分析,发现无毒基因 *AvrPik* 出现频率较高且稳定性好,可用于抗性育种及布局,该结论与本研究结果类似,只是具体的基因类型有所不同。

在水直播条件下,黑龙江省 2 个稻区稻瘟病菌菌株的致病性分化情况既有相似之处又有一定区别。相似之处在于其致病性分化程度均较剧烈,区别之处在于其致病性分化存在区域性差异及年际间波动。从区域性差异分析,2017 年中东部稻区菌株致病性分化程度略高,2018 年则转变为南部稻区菌株致病性分化程度略高。从年际间波动分析,2 个稻区菌株致病性分化程度在年际间均呈减弱趋势,中东部稻区菌株降幅大于南部稻区菌株。上述现象的出现可能与南部稻区直播田零散、品种相对繁杂,而中东部稻区直播田集中度持续增强、品种统一性持续增强有一定的关系。马军韬等(2017)以 24 个抗瘟单基因系品种为鉴别寄主,对 2010—2011 年黑龙江省第 1 积温、第 3 积温带插秧田稻瘟病菌菌株进行致病性分析,发现插秧条件下稻瘟病菌菌株的致病

性分化程度总体略低,第1积温带低于第3积温带,黑龙江省南部稻区大多属于第1积温带,中东部稻区大多属于第3积温带,与本研究结果存在差异,即在水直播条件下稻瘟病菌菌株的致病性分化程度总体略高,且南部稻区菌株的分化程度高于中东部稻区菌株。同时,水直播条件下菌株的致病性分化呈减弱趋势,中东部稻区菌株的降幅更大;而插秧条件下菌株的致病性分化呈减弱趋势,第1积温带菌株的降幅更大(马军韬等,2017)。这2种栽培模式下,稻瘟病菌菌株的致病性分化趋势相同,但在稻区间存在明显差别。产生该现象可能与供试菌株群体差异、寄主生育进程不同及当地品种结构不一致均有一定关系。此外,从菌株划分类群分析,毛锐等(2015)以致病性相似系数0.72为阈值,将2013年湖南省桃江县89株稻瘟病菌菌株划分为20个类群;周瑚等(2018)以致病性相似系数0.70为阈值,将2015年湖南省桃江县92株稻瘟病菌菌株划分为26个类群,其致病性分化在年际间呈增强趋势,这一结论与本研究结果正好相反,这可能与两地间菌株遗传进化、环境特点及寄主品种等明显不同有直接关系。

在水直播条件下,多数基因抗性较差,不具备直接应用价值。在可应用的基因中, $Pi-9$ 和 $Pi-z^5$ 无论在年际间还是区域间其抗性频率均在70.00%以上; $Pi-z'$ 、 $Pi-5$ 和 $Pi-12$ 其抗性频率均在50.00%以上,这些都是较好的抗源,可加以不同程度的应用。马军韬等(2017)研究表明,插秧条件下,对黑龙江省第1积温、第3积温带稻瘟病菌菌株均表现较高抗性的基因为 $Pi-z^5$ 、 $Pi-z'$ 和 $Pi-9$,但是其稳定性均较差,年际间抗性频率绝对值相差均在20.00%以上。表明水直播条件下,高抗基因的类型和稳定性均明显优于插秧栽培,更利于通过品种/抗瘟基因布局、基因聚合育种等方式进行稻瘟病的绿色防控,依目前黑龙江省施药情况分析,保守测算可减排化学药剂总量的8.50%~10.00%。从基因聚合角度分析,如果基因搭配得当,其聚合后的综合抗性可能更好。针对2018年黑龙江省南部稻区的稻瘟病菌菌株, $Pi-9$ 的抗性频率明显高于 $Pi-z'$, $Pi-5$ 的抗性频率明显高于 $Pi-12$,但组合 $Pi-z' & Pi-12$ 聚合后的抗性频率却高于 $Pi-9 & Pi-5$,在基因聚合育种方面更具优势。马军韬等(2016)研究表明, $Pi-9$ 的抗性频率明显高于 $Pi-z'$,但组合 $Pi-z' & Pi-1 & Pi-k^m$ 聚合后的抗性频率却高于 $Pi-9 & Pi-1 & Pi-k^m$,与本研究结果类似。可能与供试稻瘟病菌群体的致病性分

化及致病力差异有较大关系。此外,本试验仅选用了24个抗瘟基因,只占已发现基因的1/4左右(Lee et al., 2009; Zhu et al., 2012),大多数基因由于缺乏单基因系这一载体,其抗性难以准确鉴定,客观上制约了相关工作的深入开展。因此,抗瘟单基因系的培育工作也是生态控病研究的重要一环,需要持续加强。

参考文献 (References)

- DU YX, RUAN HC, SHI NN, GAN L, YANG XJ, CHEN FR. 2016. Pathogenicity analysis of *Magnaporthe grisea* against major *Pi*-genes and main rice varieties in Fujian Province. *Journal of Plant Protection*, 43(3): 442-451 (in Chinese) [杜宜新, 阮宏椿, 石姐姐, 甘林, 杨秀娟, 陈福如. 2016. 福建省稻瘟病菌对主要抗瘟基因及主栽品种的致病性分析. *植物保护学报*, 43(3): 442-451]
- GU XL. 2012. Discussion on the main diseases and pests of direct-seeding rice field and their control. *Jilin Agriculture*, (7): 56 (in Chinese) [谷兴隆. 2012. 浅谈直播稻田的主要病虫害及其防治. *吉林农业*, (7): 56]
- GUO CC, SUN ZB, SUN YJ, YIN YZ, WU YX, TANG Y, YANG ZY, XIANG KH, MA J. 2018. Study on yield formation and population quality of *indica* hybrid rice with good quality and high yield under mechanical direct seeding. *Chinese Journal of Rice Science*, 32(5): 462-474 (in Chinese) [郭长春, 孙知白, 孙永健, 殷尧翥, 武云霞, 唐源, 杨志远, 向开宏, 马均. 2018. 优质丰产杂交籼稻品种机直播产量构成及其群体质量研究. *中国水稻科学*, 32(5): 462-474]
- JIANG P, XIONG H, ZHANG L, GUO XY, ZHU YC, LIU M, CHEN L, XU FX. 2018. Effect of nitrogen regulation on super rice yield and nitrogen use efficiency under the condition of direct seeding. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 32(10): 2043-2053 (in Chinese) [蒋鹏, 熊洪, 张林, 郭晓艺, 朱永川, 刘茂, 陈琳, 徐富贤. 2018. 直播条件下氮素调控对超级稻产量和氮肥利用率的影响. *核农学报*, 32(10): 2043-2053]
- JIANG XD, LÜ R, JIN ZF, MAO ZJ, LI JY, YANG SB. 2019. Effects of different sowing dates on dry matter accumulation and transport in direct-seeding rice plants. *Jiangsu Agricultural Science*, 47(7): 72-75 (in Chinese) [江晓东, 吕润, 金志凤, 毛智军, 李建业, 杨沈斌. 2019. 不同播期对直播稻植株干物质积累和转运的影响. *江苏农业科学*, 47(7): 72-75]
- JIANG XL, YANG YB, FU MQ, LI XY, CHI ZZ, ZHENG JG. 2018. Effects of direct seeding and sowing methods on growth and yield of direct-seeding rice. *China Rice*, 24(3): 58-61 (in Chinese) [姜心禄, 杨永波, 付明全, 李旭毅, 池忠志, 郑家国. 2018. 直播方式和播种方式对直播稻生长发育及产量形成的影响. *中国稻米*, 24(3): 58-61]
- LAN B, YANG YQ, XU PD, LI XM, HE LG. 2014. Analysis of the resistance of rice major *Pi*-genes to the *Magnaporthe oryzae* isolates in Jiangxi Province. *Journal of Plant Protection*, 41(2): 163-168 (in Chinese) [兰波, 杨迎青, 徐沛东, 李湘民, 何烈干. 2014. 水稻主要抗瘟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, 41(2): 163–168]
- LAN B, SUN Q, ZHANG XY, YANG YQ, ZHONG L, LI XM, HUO GH. 2020. Dynamics of pathogenicity differentiation of *Magnaporthe oryzae* in different years in Jiangxi Province. *Mycosystema*, 39(4): 1–15 (in Chinese) [兰波, 孙强, 张晓阳, 杨迎青, 钟玲, 李湘民, 霍光华. 2020. 江西稻瘟病菌稻巨座壳致病性分化年度动态变化. 菌物学报, 39(4): 1–15]
- LEE S, COSTANZO S, JIA YL, OLSEN KM, CAICEDO AL. 2009. Evolutionary dynamics of the genomic region around the blast resistance gene *Pi-ta* in AA genome *Oryza* species. *Genetics*, 183(4): 1315–1325
- LI R, GUO XS. 2009. Occurrence and control of main pests and diseases in direct-seeding rice field. *Bulletin of Agricultural Science and Technology*, (12): 143–145 (in Chinese) [李茹, 郭小山. 2009. 直播稻田主要病虫害的发生及防治. 农业科技通讯, (12): 143–145]
- LEI CL, ZHANG GM, CHENG ZJ, MA JT, WANG JL, XIN AH, CHEN P, XIAO JL, ZHANG X, LIU YX, et al. 2011. Pathogenic races and virulence gene structure of *Magnaporthe oryzae* population and rice breeding strategy for blast resistance in Heilongjiang Province. *Acta Agronomica Sinica*, 37(1): 18–27 (in Chinese) [雷财林, 张国民, 程治军, 马军韬, 王久林, 辛爱华, 陈平, 肖家雷, 张欣, 刘迎雪, 等. 2011. 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, 37(1): 18–27]
- MA JT, ZHANG GM, XIN AH, ZHANG LY, DENG LW, REN YANG. 2016. Resistance analysis and improvement of rice varieties by gene pyramiding. *Journal of Plant Protection*, 43(2): 177–183 (in Chinese) [马军韬, 张国民, 辛爱华, 张丽艳, 邓凌韦, 任洋. 2016. 水稻品种抗稻瘟病分析及基因聚合抗性改良. 植物保护学报, 43(2): 177–183]
- MA JT, ZHANG GM, ZHANG LY, DENG LW, WANG YL, WANG Y. 2017. Analysis of blast-resistance of rice germplasm and pathogenicity of *Magnaporthe oryzae* in Heilongjiang Province. *Journal of Plant Protection*, 44(2): 209–216 (in Chinese) [马军韬, 张国民, 张丽艳, 邓凌韦, 王永力, 王英. 2017. 黑龙江省水稻种质抗瘟性及稻瘟病菌致病性分析. 植物保护学报, 44(2): 209–216]
- MACKILL DJ, BONMAN JM. 1992. Inheritance of blast resistance in near-isogenic lines of rice. *Phytopathology*, 82(7): 746–749
- MAO R, REN ZH, LIU X, NI LF, ZHOU H, DAI LY, LIU EM. 2015. Analysis of genetic diversity of *Magnaporthe oryzae* in rice blast nursery in Taojiang of Hunan by SSR markers. *Hunan Agricultural Sciences*, (4): 35–37 (in Chinese) [毛锐, 任佐华, 刘翔, 倪兰凤, 周瑚, 戴良英, 刘二明. 2015. 湖南桃江病圃稻瘟病菌遗传多样性的SSR分析. 湖南农业科学, (4): 35–37]
- Nei M, Li WH. 1979. Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases. *Proceedings of the National Academy Sciences of the United States America*, 76(10): 5269–5273
- SHU AP, LIU ZB, YANG Z, LIU JH, CAO FS. 2018. Weeding effect and safety evaluation of penoxsulam-cyhalofop-butyl dispersible-oil SC in directly-sown rice fields. *Acta Agriculturae Jiangxi*, 30(12): 56–59 (in Chinese) [束爱萍, 刘增兵, 杨宙, 刘建华, 曹丰生. 2018. 五氟·氰氟草可分散油悬浮剂防除水稻直播田杂草的安全性评价. 江西农业学报, 30(12): 56–59]
- TAN KF, LIU CZ, MA B, HU JF, ZHAO FY, YU YK, GAO P, XU YY, XU T, WU LL. 2019. Screening of suitable variety for direct seeding rice in western of Heilongjiang Province. *China Rice*, 25(1): 105–107 (in Chinese) [谭可菲, 刘传增, 马波, 胡继芳, 赵富阳, 于运凯, 高盼, 徐莹莹, 徐婷, 武琳琳. 2019. 黑龙江西部直播水稻适宜品种筛选. 中国稻米, 25(1): 105–107]
- WANG FL, YANG Z, SHEN TH, ZHANG Y, CHEN H, DING SF, BIAN KY. 2013. Reason analysis and prevention and control technology of *Magnaporthe oryzae* in dry direct seeding rice of coastal areas. *Barley and Cereal Sciences*, (4): 58–59 (in Chinese) [王凤良, 杨忠, 沈田辉, 张玉, 陈华, 丁世峰, 卞康亚. 2013. 沿海地区旱直播稻穗颈瘟病重发原因分析及防控技术研究. 大麦与谷类科学, (4): 58–59]
- XIAO DF, WANG L, LIU LM, HOU EQ, HUANG SW. 2014. Physiological races identification and genetic diversity analysis of *Magnaporthe grisea* in provinces of Heilongjiang, Zhejiang and Guangxi. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 27(1): 121–126 (in Chinese) [肖丹凤, 王玲, 刘连盟, 侯恩庆, 黄世文. 2014. 黑浙桂稻瘟病菌生理小种鉴定与遗传多样性分析. 西南农业学报, 27(1): 121–126]
- ZHANG XJ, LAI YC, WANG JH, MENG Y, TANG A, DONG WJ, LENG CX. 2015. Development situation and countermeasures of rice direct seeding cultivation in Heilongjiang Province. *Heilongjiang Agricultural Science*, (8): 142–145 (in Chinese) [张喜娟, 来永才, 王俊河, 孟英, 唐傲, 董文军, 冷春旭. 2015. 黑龙江省直播稻的发展现状与对策. 黑龙江农业科学, (8): 142–145]
- ZHONG J, WANG XL, CHEN Y. 2018. Experiment of quinclorac-bispyribac-sodium 35% SC on weeds in direct seeding rice field. *Agrochemicals*, 57(10): 768–772 (in Chinese) [钟锦, 王小龙, 陈勇. 2018. 35% 二氯·双草醚悬浮剂防除水稻直播田杂草试验. 农药, 57(10): 768–772]
- ZHOU H, REN ZH, LIU KP, ZHANG YY, WANG HH, LIU EM. 2018. Analysis of genetic diversity of 92 *Magnaporthe oryzae* in rice blast nursery at Taojiang, Hunan. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 31(4): 725–730 (in Chinese) [周瑚, 任佐华, 刘品克, 张译允, 王恒沪, 刘二明. 2018. 湖南桃江病圃 92 个稻瘟病菌菌株遗传多样性分析. 西南农业学报, 31(4): 725–730]
- ZHU XY, CHEN S, YANG JY, ZHOU SC, ZENG LX, HAN JL, SU J, WANG L, PAN QH. 2012. The identification of *Pi50(t)*, a new member of rice blast resistance *Pi2/Pi9* multigene family. *Theoretical and Applied Genetics*, 124(7): 1295–1304

(责任编辑:王 璇)