

云南省稻瘟病菌群体的致病性分析及交配型分布



董丽英¹ 刘树芳¹ 田维逵² 周伍民^{1,3} 张先闻^{1,3} 李迅东¹ 杨勤忠^{1*}

(1. 云南省农业科学院农业环境资源研究所, 云南省农业跨境有害生物绿色防控重点实验室, 昆明 650205;

2. 云南省勐海县植保植检站, 勐海 666200; 3. 云南大学资源植物研究院, 昆明 650091)

摘要: 为明确云南省不同稻区稻瘟病菌 *Magnaporthe oryzae* 的毒性频率及交配型分布, 利用 2007—2013 年分离自云南省不同稻区的 112 株稻瘟病菌单孢菌株, 对 23 个持有不同抗性基因的单基因系和持有 *Pi57(t)* 的水稻渗入系 IL-E1454 进行致病性测定。结果表明, 稻瘟病菌对不同抗病基因的毒性频率存在很大差异, 分离自粳稻区的稻瘟病菌菌株对持有 *Piz-t*、*Pi5*、*Pi9*、*Pi20* 和 *Pi57(t)* 这 5 个水稻品系的毒性频率分别为 14.29%、5.36%、5.51%、5.36% 和 0; 分离自籼稻区的稻瘟病菌菌株对持有 *Pik-h*、*Piz*、*Pita*、*Piz-5*、*Pita-2*、*Pi5*、*Pi7* 和 *Pi9* 这 8 个水稻品系的毒性频率分别为 18.25%、9.13%、9.64%、7.50%、15.72%、0、13.05% 和 0; 分离自陆稻区的稻瘟病菌菌株对持有 *Pik-h*、*Pib*、*Pish*、*Pi1*、*Pi5*、*Pi9*、*Pi11* 和 *Pi57(t)* 这 8 个水稻品系的毒性频率分别为 6.67%、3.33%、13.79%、13.33%、7.69%、6.67%、0 和 3.23%; 交配型测定结果显示, 陆稻区菌株可交配率为 100.00%, 其中 MAT1-1 和 MAT1-2 菌株分别为 43.33% 和 56.67%; 粳稻区菌株可交配率为 91.84%, 其中 MAT1-1 和 MAT1-2 菌株分别为 69.39% 和 22.45%; 籼稻区菌株可交配率为 87.88%, 其中 MAT1-1 和 MAT1-2 菌株分别为 18.18% 和 69.70%, 表明不同稻区稻瘟病菌的育性均比较高, 但交配型分布极不平衡。

关键词: 稻瘟病菌; 致病性; 毒性频率; 交配型; 云南省

Pathogenicity and mating type of rice blast fungus *Magnaporthe oryzae* isolates in Yunnan Province

Dong Liying¹ Liu Shufang¹ Tian Weikui² Zhou Wumin^{1,3} Zhang Xianwen^{1,3}
Li Xundong¹ Yang Qinzong^{1*}

(1. Key Laboratory of Green Prevention and Control of Agricultural Transboundary Pests of Yunnan Province, Institute of Agricultural Environment and Resource Research, Yunnan Academy of Agricultural Sciences, Kunming 650205, Yunnan Province, China; 2. Plant Protection and Quarantine Station of Menghai County, Yunnan, Menghai 666200, Yunnan Province, China; 3. Institute of Resource Plants Research, Yunnan University, Kunming 650091, Yunnan Province, China)

Abstract: In order to understand the virulence frequency and mating type distribution of rice blast fungus *Magnaporthe oryzae* in different rice-growing regions of Yunnan Province, 112 isolates of *M. oryzae* collected from different rice-growing regions of Yunnan from 2007 to 2013 were tested on 23 monogenomic lines and the introgression line IL-E1454 carrying blast resistant gene *Pi57(t)*. The results indicated that the frequency of *M. oryzae* isolates virulent to different rice lines showed significant differences. The frequency of *M. oryzae* isolates from *japonica*-rice-growing regions virulent to *Piz-t*, *Pi5*, *Pi9*, *Pi20* and *Pi57(t)* were 14.29%, 5.36%, 5.51%, 5.36% and 0, respectively; the frequency of *M. oryzae* isolates from *indica*-rice-growing regions virulent to *Pik-h*, *Piz*, *Pita*, *Piz-5*, *Pita-2*, *Pi5*, *Pi7* and *Pi9* were 18.25%, 9.13%, 9.64%, 7.50%, 15.72%, 0, 13.05% and 0, respectively; the frequency of *M. oryzae* isolates from upland-rice-growing regions virulent to *Pik-h*, *Pib*, *Pish*, *Pi1*, *Pi5*, *Pi9*, *Pi11* and *Pi57(t)* were 6.67%, 3.33%, 13.79%, 13.33%, 7.69%, 6.67%, 0 and 3.23%, respectively. Determination of mating

基金项目: 国家自然科学基金(32260646), 云南省农业联合专项(202101BD070001-067), 云南省重大科技专项计划(202102AE090003)

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

收稿日期: 2021-06-03

type with four standard tested isolates showed that all strains from upland rice were fertile, and MAT1-1 and MAT1-2 isolates accounted for 43.33% and 56.67% of total isolates, respectively; the percentage of fertile isolates from *japonica* rice-growing regions was 91.84%, and MAT1-1 and MAT1-2 isolates accounted for 69.39% and 22.45%, respectively; the percentage of fertile isolates from *indica* rice-growing regions accounted for 87.88%, of them MAT1-1 and MAT1-2 isolates accounted for 18.18% and 69.70%, respectively. The fertility of *M. oryzae* isolates was high in different rice areas, but the distribution of their mating types was uneven in some populations.

Key words: *Magnaporthe oryzae*; pathogenicity; virulence frequency; mating type; Yunnan Province

水稻作为全世界近半数人口的主食,在粮食安全中具有特殊的重要性。在水稻生产过程中,由稻瘟病菌 *Magnaporthe oryzae* 引起的稻瘟病是世界稻区危害最严重的病害之一,发病田块通常可造成 10%~30% 的水稻减产,严重时甚至绝收,对水稻产量及品质影响极大(Wilson & Talbot, 2009; Dean et al., 2012; 聂燕芳等, 2021)。水稻-稻瘟病菌的互作模式符合 Flor 的“基因对基因”假说,即持有特定抗病基因的水稻品种与病原菌互作时只有病原菌持有与该抗性基因相对应的无毒基因时品种才表现出抗性,其他任何一种情况下品种均表现感病(Flor, 1971; Silue et al., 1992)。云南省属于低纬高海拔地区,具有独特的地理环境、丰富的气候类型及复杂的生态条件,使得稻瘟病菌具有丰富的遗传多样性;由于稻瘟病菌生理小种的遗传复杂性及高度易变性,加之人们缺乏对抗稻瘟病基因的有效利用,使得新选育的抗病品种往往推广 3~5 年后就丧失了抗性(李成云等, 1997; Jeon et al., 2003; 兰波等, 2020);因此,开展云南省稻瘟病菌致病性分析,明确各个稻区已知抗性基因的抗性水平,对有效利用已有的抗性基因开展抗病新品种的选育及指导新品种的合理布局具有重要的现实意义;同时,有目的地筛选强致病性菌株,将为从稻种中开展广谱抗性基因挖掘提供重要的菌种资源。

稻瘟病菌是异宗配合的子囊菌,除危害水稻外,还可侵染多种杂草和禾本科作物,包括大麦、小麦和小米等作物(沈瑛等, 1994; Zeigler, 1998; Couch et al., 2005)。自发现马唐瘟菌 *M. grisea* 和稻瘟病菌在人工培养基上可以产生有性世代以来(Hebert, 1971; Kato & Yamaguchi, 1982),世界各国学者对稻瘟病菌的交配型及地理分布已进行了广泛研究(Yaegashi & Yamada, 1986; Zeigler, 1998; 陈庆河等, 2004),但在自然界中仍未发现其有性生殖的存在(陆凡等, 2001; Saleh et al., 2014)。张晓玉等(2020)对黑龙江省稻瘟病菌育性及其交配型进行分析,发现黑龙江省水稻种植区同时存在 2 种交配型菌株,

但可育性及交配型分布不均衡;而李文强等(2007)对宁夏回族自治区稻瘟病菌的交配型和育性进行测定,结果表明稻瘟病菌只存在交配型为 MAT1-1 的菌株。研究稻瘟病菌的交配型分布,一方面可以鉴定、筛选育性较高的菌株,并通过有性杂交获得杂交后代群体,为无毒基因的定位和克隆提供素材;另一方面通过对各个地区稻瘟病菌群体的交配型分析可深入了解各地稻瘟病菌群体的配型构成与特点。

本研究对分离自云南省 12 个不同县市的 121 株稻瘟病菌进行致病性分析,并开展菌株交配型的测定,以期初步明确近年来云南省稻瘟病菌群体的致病性及交配型的分布情况,为抗病育种中有效抗源的选择提供参考,并为稻种中抗病新基因的发掘及稻瘟病菌无毒基因的研究提供可利用的菌种资源。

1 材料与方法

1.1 材料

供试菌株: 本研究所用的稻瘟病菌群体是 2007—2013 年从云南省西双版纳州景洪市、楚雄州南华县、昆明市富民县、保山市隆阳区、大理州鹤庆县、丽江市玉龙县、迪庆州香格里拉县、昭通市鲁甸县、文山州麻栗坡县、德宏州潞西县、临沧市沧源县和红河州弥勒县等 12 个县市的陆稻、粳稻和籼稻上分离的 112 株稻瘟病菌单孢菌株,在本实验室低温保存于滤纸片上。其中分离自陆稻区的菌株 30 株,分离自粳稻区的菌株 49 株,分离自籼稻区的菌株 33 株。用于稻瘟病菌交配型测定的标准菌株 4 株,分别是 CH997、CH999、CH1019 和 CH1003 菌株(Saleh et al., 2014),其中 CH999 和 CH1003 菌株的交配型为 MAT1-1,CH997 和 CH1019 菌株的交配型为 MAT1-2。

供试水稻: 本试验选取以丽江新团黑谷为遗传背景持有不同抗病基因的 23 个水稻单基因系,分别为 IRBLA-A(*Pia*)、IRBLI-F5(*Pii*)、IRBLKS-S(*Pik-s*)、KRBLK KA (*Pik*)、KRBLKP-K60 (*Pik-p*)、KRB-LKH-K3(*Pik-h*)、IRBLZ-FU(*Piz*)、IRBLZ5-CA(*Piz-5*)、

IRBLZT-T (*Piz-t*)、IRBLTA-K1 (*Pita*)、IRBLB-B (*Pib*)、IRBLT-K59 (*Pit*)、IRBLSH-S (*Pish*)、IRBL1-CL (*Pi1*)、IRBL3-CP4 (*Pi3*)、IRBL5-M (*Pi5*)、IRBL7-M (*Pi7*)、IRBL9-W (*Pi9*)、IRBL19-A (*Pi19*)、IRBLKM-TS (*Pik-m*)、IRBL20-IR24 (*Pi20*)、IRBLTA2-PI (*Pita-2*)和IRBL11-ZH (*Pi11*)，种子由国际水稻研究所提供；对照感病品种丽江新团黑谷(LTH)和持有稻瘟病抗性基因 *Pi57(t)* 的水稻渗入系 IL-E1454 的种子由本课题组保存。

供试培养基：马铃薯葡萄糖琼脂(potato dextrose agar, PDA)培养基成分为马铃薯 200 g、葡萄糖 20 g、琼脂粉 15 g, 加水至 1 000 mL；燕麦培养基成分为燕麦 30 g、蔗糖 20 g、琼脂粉 15 g, 加水至 1 000 mL；米糠培养基成分为米糠 30 g、酵母粉 2.5 g、琼脂粉 15 g, 加水至 1 000 mL。

试剂及仪器：本试验中所有试剂均为国产分析纯。IKEDA HT-2 保湿培养箱，日本池田理化公司；LRH-550-GSI 人工气候箱，韶关市泰宏医疗器械有限公司。

1.2 方法

1.2.1 稻瘟病菌孢子悬浮液的配制

在水稻单基因鉴别系及水稻渗入系 IL-E1454 播种后，将供试菌株在 PDA 斜面培养基上活化培养，7 d 后将供试菌株分别接种到燕麦培养基上，25 ℃下培养 7 d 后，用灭菌水洗去气生菌丝，在普通日光灯下连续光照培养 3 d 后产孢；然后用含有 0.02% Tween-20 的无菌水洗下孢子，制成浓度为 2×10^5 个/mL 的孢子悬浮液备用。

1.2.2 水稻单基因系育苗、接种及调查

分别将 23 个水稻单基因鉴别系、对照感病品种 LTH 以及渗入系 IL-E1454 的种子放入直径 9 cm 的培养皿中，在室温浸种 2 d 后，置于 30 ℃ 培养箱内催芽 24 h 后，分批用镊子播于装有秧田土且长 18 cm、宽 12 cm、高 5 cm 的塑料育苗盒内，每个品种播种 5 粒，每个育苗盒种有 1 套水稻材料，每套水稻材料包括 23 个水稻单基因系、LTH 及 IL-E1454；待水稻苗长至 3~4 叶期时，采用 250 mL 的浇花喷壶进行喷雾接种，每套材料接种 100 mL 浓度为 2×10^5 个/mL 的孢子悬浮液，设 3 次重复，接种后将水稻苗置于保湿培养箱内于 25 ℃、相对湿度 ≥95% 条件下保湿培养 24 h 后取出放入温室。期间多次清水喷雾，以保持温室的湿度，创造有利的发病条件，接种 7 d 后，当对照感病品种 LTH 发病充分时进行发病情况调查。病斑型按 6 级进行划分(董丽英等, 2012)：0 级，无病斑；1 级，褐点型病斑，直径 ≤1 mm，不具产孢能

力；2 级，椭圆形病斑，1 < 直径 ≤2 mm，病斑周围具褐色边缘，中央灰白色，具产孢能力；3 级，椭圆形病斑，2 < 直径 ≤3 mm，病斑周围具褐色边缘，中央灰白色，具产孢能力；4 级，典型的梭型/纺锤形病斑，直径 >3 mm，病斑稍有融合或无融合；5 级，病斑类型与 4 级相同，但由于病斑见融合，叶片上半部枯死。其中，0~2 级为抗病反应，3~5 级归为感病反应。若各重复接种结果抗、感表现不一致，按感病反应型进行统计。

1.2.3 供试菌株致病性测定

供试菌株群体对持有不同抗性基因的水稻单基因系的致病性强弱，以稻瘟病菌群体的毒性频率表征，毒性频率 = 供试致病菌株数 / 供试总菌株数 × 100% (张国民等, 2010；董丽英等, 2012)，根据分离自粳稻、籼稻和陆稻区的 112 株稻瘟病菌单孢菌株分别接种 23 个水稻单基因系及 IL-E1454 的表型调查结果，分析各个稻区菌株对水稻单基因鉴别系及 IL-E1454 的毒性频率，稻瘟病菌群体毒性频率越高，表明该稻区稻瘟病菌群体对持有特定抗病基因的水稻品系致病性越强，该抗性基因的抗谱越窄；稻瘟病菌群体毒性频率越低，表明该稻区的稻瘟病菌群体对持有特定抗病基因的水稻品系致病性越弱，该抗性基因的抗谱越宽；从而明确持有 23 个不同抗性基因的水稻单基因系及渗入系 IL-E1454 在各个稻区的抗谱水平。

1.2.4 供试菌株交配型测定

分别用灭菌镊子撕下 1 块大小约 2 mm × 2 mm 标准菌株和供试菌株的菌块置于灭菌的 PDA 斜面培养基活化培养 7 d 后，切取大小约 2 mm × 2 mm 的 2 块供试菌株及 2 块标准菌株(分别含有 MAT1-1 和 MAT1-2)的菌丝块，分别置于灭菌的含有米糠培养基的同一培养皿(直径为 90 mm)上对峙培养，每个培养皿的上下位置分别接种供试菌株，左右位置分别接种同一标准菌株，距离各约 3 cm，并在上下培养皿的同一位置做标记。于 25 ℃ 下培养 3 d 后移到人工气候箱中，然后 20 ℃ 连续光照培养 20 d 左右，以对峙培养的标准菌株为对照，待标准菌株交配产生明显子囊壳后，观察记录供试菌株的交配型。与 MAT1-1 标准菌株交配产生子囊壳的菌株为 MAT1-2，与 MAT1-2 标准菌株交配产生子囊壳的菌株为 MAT1-1。

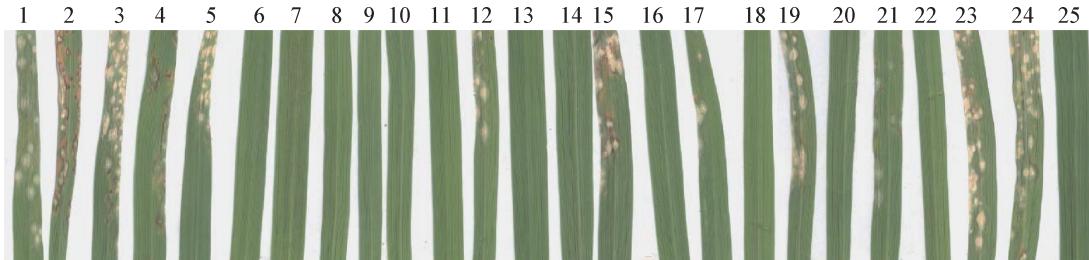
2 结果与分析

2.1 不同水稻单基因系接种后发病症状调查

在接种稻瘟病菌 7 d 后调查水稻材料的发病情

况,并进行抗、感反应划分,结果中仅对接种菌株CH1421的发病情况进行描述分析(图1),结果显示,IRBLA-A(*Pia*)、IRBLI-F5(*Pii*)、IRBLKS-S(*Pik-s*)、KRBLK KA (*Pik*)、KRBLKP-K60 (*Pik-p*)、IRBLT-

K59 (*Pit*)、IRBL3-CP4 (*Pi3*)、IRBL7-M (*Pi7*)、IR-BL19-A (*Pi19*)、IRBL20-IR24 (*Pi20*)、IRBL11-ZH (*Pi11*)和LTH水稻材料对CH1421菌株表现为感病反应,而其他的13个水稻材料则表现为抗病反应。



1~25: IRBLA-A(*Pia*)、IRBLI-F5(*Pii*)、IRBLKS-S(*Pik-s*)、KRBLK KA (*Pik*)、KRBLKP-K60 (*Pik-p*)、KRBLKH-K3 (*Pik-h*)、IRBLZ-FU(*Piz*)、IRBLZ5-CA(*Piz-5*)、IRBLZT-T(*Piz-t*)、IRBLTA-K1(*Pita*)、IRBLB-B(*Pib*)、IRBLT-K59(*Pit*)、IRBLSH-S(*Pish*)、IRBL1-CL(*Pi1*)、IRBL3-CP4(*Pi3*)、IRBL5-M(*Pi5*)、IRBL7-M(*Pi7*)、IRBL9-W(*Pi9*)、IRBL19-A(*Pi19*)、IR-BLKM-TS(*Pik-m*)、IRBL20-IR24(*Pi20*)、IRBLTA2-PI(*Pita-2*)、IRBL11-ZH(*Pi11*)、LTH、IL-E1454(*Pi57(t)*)。

图1 23个水稻单基因鉴别系、LTH及水稻渗入系IL-E1454接种稻瘟病菌菌株CH1421后的典型发病症状

Fig. 1 Symptoms on 23 monogenic lines, LTH and the introgression line IL-E1454 inoculated with *Magnaporthe oryzae* isolate CH1421

2.2 不同稻区稻瘟病菌群体对水稻单基因系毒性频率

分离自云南省12个县市粳稻、籼稻及陆稻上的112株稻瘟病菌单孢菌株对23个水稻单基因系的苗期致病性测定结果显示,49株来自粳稻区的稻瘟病菌菌株对含有*Piz-t*、*Pi5*、*Pi9*和*Pi20*这4个水稻抗性单基因系的平均毒性频率均小于20.00%,毒性频率分别为14.29%、5.36%、5.51%和5.36%,对*Pia*、*Pik*、*Pik-p*、*Pik-h*、*Piz*、*Piz-5*、*Pita*、*Pit*、*Pish*、*Pi1*、*Pi7*和*Pik-m*这12个抗性基因的毒性频率在20.00%~50.00%之间,对其余7个抗性基因的毒性频率均大于50.00%;33株来自籼稻区的稻瘟病菌菌株对含有*Pik-h*、*Piz*、*Piz-5*、*Pita*、*Pi5*、*Pi7*、*Pi9*和*Pita-2*这8个水稻抗性单基因系的平均毒性频率均小于20.00%,其毒性频率分别为18.25%、9.13%、7.50%、9.64%、0、13.05%、0和15.72%,对*Pii*、*Pik*、*Pik-p*、*Pi1*和*Pik-m*这5个抗性

基因的毒性频率在20.00%~50.00%之间,对其余10个抗性基因的毒性频率均大于50.00%;30株来自陆稻区的稻瘟病菌菌株对含有*Pik-h*、*Pib*、*Pish*、*Pi1*、*Pi5*、*Pi9*和*Pi11*这7个水稻抗性单基因系的平均毒性频率均小于20.00%,毒性频率分别为6.67%、3.33%、13.79%、13.33%、7.69%、6.67%和0;对*Pik-s*、*Pik*、*Pik-p*、*Piz-t*、*Pi7*、*Pik-m*、*Pi20*和*Pita-2*这8个抗性基因的毒性频率在20.00%~50.00%之间,对其余8个抗性基因的毒性频率均大于50.00%(图2)。总体来看,从粳稻区、籼稻区和陆稻区分离的稻瘟病菌对已知的23个抗性单基因系的毒性频率差异很大,在粳稻区可利用的抗源基因较少,籼稻区和陆稻区可利用的抗性基因相对较多,各个稻区可利用的抗性基因也存在较大差异,仅抗性基因*Pi5*和*Pi9*能在全部稻区使用。

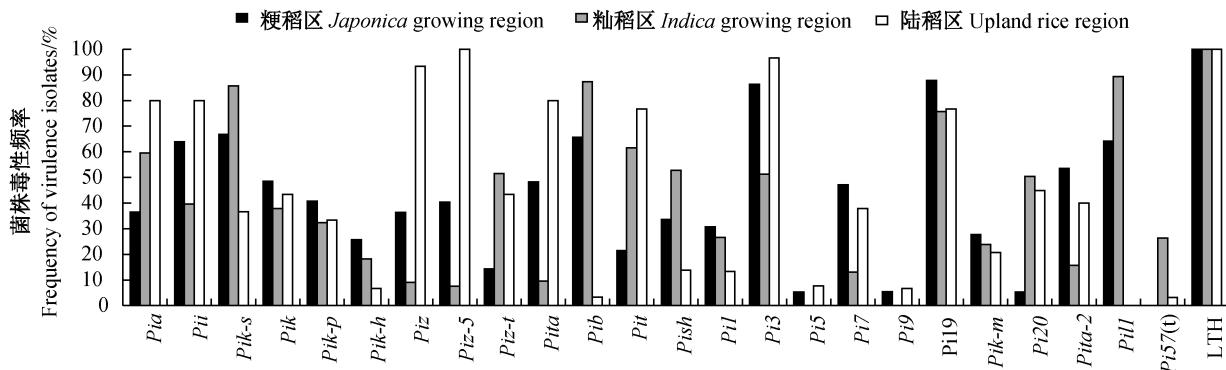


图2 不同稻区稻瘟病菌群体对持有不同抗性基因水稻品系的毒性频率

Fig. 2 Virulence frequency of *Magnaporthe oryzae* populations to different resistance genes

2.3 稻瘟病菌群体对水稻渗入系 IL-E1454 毒性频率

分离自粳稻区的 49 株稻瘟病菌菌株对渗入系 IL-E1454 在苗期均不致病, 分离自陆稻区的 30 株稻瘟病菌菌株对 IL-E1454 的平均毒性频率为 3.23%, 而分离自籼稻区的 33 株稻瘟病菌菌株对 IL-E1454 的平均毒性频率为 26.35%, 表明渗入系 IL-E1454 在云南省稻区具有很好的利用价值, 可以作为抗病种质加以利用。

2.4 稻瘟病菌交配型分析及交配型分布

分别用 4 个已知交配型的标准菌株与分离自云南 12 个县市的 112 株稻瘟病菌株于人工培养基上对峙培养, 结果显示, 供试菌株的交配率非常高, 其中 104 株供试菌株能与标准菌株产生子囊壳, 可交配菌株占供试菌株总数的 92.86%, 属于交配型 MAT1-1 和交配型 MAT1-2 的菌株分别为 53 株和 51 株, 分别占供试菌株总数的 47.32% 和 45.54%。不同稻区分离的稻瘟病菌交配型分布差异很大, 陆稻区分离的 30 株稻瘟病菌菌株均能与标准菌株产生子囊壳, 可

交配率为 100.00%, 其中 MAT1-1 交配型菌株有 13 株, 占供试菌株总数的 43.33%, MAT1-2 交配型菌株有 17 株, 占供试菌株总数的 56.67%; 粳稻区分离的 49 株菌株中有 45 株菌株能与标准菌株产生子囊壳, 可交配菌株占供试菌株总数的 91.84%, 其中属于交配型 MAT1-1 和交配型 MAT1-2 的菌株分别为 34 株和 11 株, 占供试菌株总数的 69.39% 和 22.45%; 粳稻区分离的 33 株菌株中有 29 株菌株能与标准菌株产生子囊壳, 占供试菌株总数的 87.88%, 其中属于交配型 MAT1-1 和交配型 MAT1-2 的菌株分别为 6 株和 23 株, 占供试菌株总数的 18.18% 和 69.70%。从稻瘟病菌株有性世代形成率来看, 陆稻区分离的菌株有性世代形成率高于粳稻区分离的菌株有性世代形成率, 而粳稻区分离的菌株有性世代形成率又高于籼稻区分离的菌株有性世代形成率; 从稻瘟病菌交配型分布来看, 陆稻区分离的菌株 2 种交配型比例几乎为 1:1, 粳稻区分离的菌株以交配型 MAT1-1 为主, 粳稻区分离的菌株以交配型 MAT1-2 为主(表 1~2)。

表 1 云南省不同稻区供试菌株交配型测定结果

Table 1 The mating type of *Magnaporthe oryzae* isolates from different rice-growing regions in Yunnan Province

编号 Number	原始编号 Original number	取样时间 Sampling year	采集地 District	稻种类型 Rice type	交配型 Mating type	编号 Number	原始编号 Original number	取样时间 Sampling year	采集地 District	稻种类型 Rice type	交配型 Mating type
1	CH0997	2009	JH	LD	MAT1-2	57	08-16-3b-1	2008	HQ	JD	MAT1-1
2	CH0999	2009	JH	LD	MAT1-1	58	08-16-3c-1	2008	HQ	JD	MAT1-1
3	CH1003	2009	JH	LD	MAT1-1	59	08-17-1a-3	2008	YL	JD	MAT1-1
4	CH1019	2009	JH	LD	MAT1-2	60	08-17-1b-2	2008	YL	JD	MAT1-1
5	CH1389	2012	JH	LD	MAT1-2	61	08-17-1c-1	2008	YL	JD	MAT1-1
6	CH1390	2012	JH	LD	MAT1-2	62	08-17-1d-1	2008	YL	JD	MAT1-1
7	CH1391	2012	JH	LD	MAT1-1	63	08-17-1e-1	2008	YL	JD	MAT1-1
8	CH1392	2012	JH	LD	MAT1-1	64	08-17-1f-1	2008	YL	JD	MAT1-1
9	CH1393	2012	JH	LD	MAT1-1	65	08-17-2b-1	2008	YL	JD	MAT1-1
10	CH1394	2012	JH	LD	MAT1-2	66	08-17-2d-1	2008	YL	JD	MAT1-1
11	CH1396	2012	JH	LD	MAT1-2	67	08-17-2e-1	2008	YL	JD	MAT1-1
12	CH1397	2012	JH	LD	MAT1-1	68	08-18-1a-4	2008	XGLL	JD	MAT1-1
13	CH1398	2012	JH	LD	MAT1-2	69	08-18-1d-1	2008	XGLL	JD	N
14	CH1399	2012	JH	LD	MAT1-2	70	08-18-1e-1	2008	XGLL	JD	MAT1-1
15	CH1400	2012	JH	LD	MAT1-2	71	08-18-1f-2	2008	XGLL	JD	MAT1-2
16	CH1418	2012	JH	LD	MAT1-2	72	08-18-2a-1	2008	XGLL	JD	MAT1-2
17	CH1419	2012	JH	LD	MAT1-1	73	08-18-2b-1	2008	XGLL	JD	MAT1-2
18	CH1420	2012	JH	LD	MAT1-2	74	08-18-2e-5	2008	XGLL	JD	MAT1-2
19	CH1421	2012	JH	LD	MAT1-2	75	08-18-2f-3	2008	XGLL	JD	MAT1-2
20	CH1422	2013	JH	LD	MAT1-2	76	2012-6-6-1-1	2012	LD	JD	MAT1-1
21	CH1423	2013	JH	LD	MAT1-1	77	2012-6-6-5-1	2012	LD	JD	MAT1-1
22	CH1424	2013	JH	LD	MAT1-1	78	2012-6-6-7-1	2012	LD	JD	MAT1-1

续表1 Continued

编号 Number	原始编号 Orignal number	取样时间 Sampling year	采集地 District	稻种类型 Rice type	交配型 Mating type	编号 Number	原始编号 Orignal number	取样时间 Sampling year	采集地 District	稻种类型 Rice type	交配型 Mating type
23	CH1425	2013	JH	LD	MAT1-1	79	2012-6-6-8-1	2012	LD	JD	MAT1-1
24	CH1426	2013	JH	LD	MAT1-2	80	07-1-2a2	2007	MLP	XD	MAT1-2
25	CH1427	2013	JH	LD	MAT1-1	81	07-1-2b1	2007	MLP	XD	MAT1-2
26	CH1428	2013	JH	LD	MAT1-2	82	07-1-4a1	2007	MLP	XD	MAT1-2
27	CH1430	2013	JH	LD	MAT1-1	83	07-1-4b1	2007	MLP	XD	MAT1-2
28	CH1431	2013	JH	LD	MAT1-2	84	07-1-4c3	2007	MLP	XD	MAT1-2
29	CH1432	2013	JH	LD	MAT1-1	85	07-1-5a1	2007	MLP	XD	MAT1-2
30	CH1433	2013	JH	LD	MAT1-2	86	07-1-5c1	2007	MLP	XD	MAT1-2
31	08-9-2a-1	2008	NH	JD	MAT1-1	87	07-1-5d2	2007	MLP	XD	MAT1-2
32	08-9-3a-1	2008	NH	JD	MAT1-1	88	07-1-1d1	2007	MLP	XD	MAT1-2
33	07-15-3b1	2007	FM	JD	N	89	07-1-5b1	2007	MLP	XD	MAT1-2
34	07-15-3e1	2007	FM	JD	MAT1-1	90	2010-5-1-1a	2010	LX	XD	MAT1-2
35	07-15-2c1	2007	FM	JD	MAT1-1	91	2010-5-5-1a	2010	LX	XD	MAT1-2
36	07-15-2a1	2007	FM	JD	MAT1-1	92	2010-5-11-1b	2010	LX	XD	MAT1-2
37	07-15-2b1	2007	FM	JD	MAT1-1	93	2010-5-13-2b	2010	LX	XD	MAT1-2
38	07-15-2d1	2007	FM	JD	MAT1-1	94	2010-5-15-1a	2010	LX	XD	MAT1-2
39	07-15-3a1	2007	FM	JD	MAT1-1	95	2010-5-19-2a	2010	LX	XD	MAT1-1
40	07-15-3c1	2007	FM	JD	N	96	2010-5-20-2b	2010	LX	XD	N
41	2011-1-1-2-1	2011	LY	JD	MAT1-1	97	2013-1c-6-1-1	2013	CY	XD	MAT1-2
42	2011-1-1-4-2	2011	LY	JD	MAT1-1	98	2013-1c-6-2-1	2013	CY	XD	MAT1-2
43	2011-1-1-6-1	2011	LY	JD	MAT1-2	99	2013-1c-6-3-1	2013	CY	XD	MAT1-2
44	2011-1-1-7-1	2011	LY	JD	N	100	2013-1c-6-4-1	2013	CY	XD	MAT1-2
45	2011-1-1-8-1	2011	LY	JD	MAT1-1	101	2013-1c-6-5-1	2013	CY	XD	MAT1-2
46	2011-1-1-9-2	2011	LY	JD	MAT1-2	102	2013-1c-6-6-1	2013	CY	XD	N
47	2011-1-1-10-2	2011	LY	JD	MAT1-2	103	2013-1c-6-7-1	2013	CY	XD	MAT1-2
48	2011-1-1-11-2	2011	LY	JD	MAT1-2	104	2013-1c-7-1-1	2013	CY	XD	MAT1-2
49	2011-1-1-12-1	2011	LY	JD	MAT1-2	105	2013-1c-7-2-1	2013	CY	XD	MAT1-2
50	2011-1-1-3-1	2011	LY	JD	MAT1-2	106	ml-09-1-1a	2009	ML	XD	MAT1-1
51	08-16-1a-1	2008	HQ	JD	MAT1-1	107	ml-09-1-1b	2009	ML	XD	MAT1-1
52	08-16-1b-1	2008	HQ	JD	MAT1-1	108	ml-09-1-2c	2009	ML	XD	N
53	08-16-1c-1	2008	HQ	JD	MAT1-1	109	ml-09-1-3a	2009	ML	XD	MAT1-1
54	08-16-1d-1	2008	HQ	JD	MAT1-1	110	ml-09-1-4a	2009	ML	XD	MAT1-1
55	08-16-1e-2	2008	HQ	JD	MAT1-1	111	ml-09-1-6a	2009	ML	XD	MAT1-1
56	08-16-3a-1	2008	HQ	JD	MAT1-1	112	ml-09-1-7a	2009	ML	XD	N

JH: 西双版纳州景洪市; NH: 楚雄州南华县; FM: 昆明市富民县; LY: 保山市隆阳区; HQ: 大理州鹤庆县; YL: 丽江市玉龙县; XGGL: 迪庆州香格里拉县; LD: 昭通市鲁甸县; MLP: 文山州麻栗坡县; LX: 德宏州潞西县; CY: 临沧市沧源县; ML: 红河州弥勒县; LD: 陆稻地方品种; JD: 粳稻品种; XD: 粳稻品种; N: 未产生交配。JH: Jinghong City, Xishuangbanna district; NH: Nanhua County, Chuxiong district; FM: Fuming County, Kunming City; LY: Longyang, Baoshan City; HQ: Heqing County, Dali District; YL: Yulong County, Lijiang City; XGGL: Xianggelila County, Diqing District; LD: Ludian County, Zhaotong City; MLP: Malipo County, Wenshan District; LX: Luxi County, Dehong District; CY: Cangyuan County, Lincang District; ML: Mile County, Honghe District; LD: the local upland rice varieties; JD: *japonica* cultivars; XD: *indica* cultivars; N: no mating occurred.

表2 云南省不同稻区稻瘟病菌交配型统计

Table 2 Summarization of mating types of *Magnaporthe oryzae* isolates from different rice-growing regions in Yunnan Province

类型 Type	供试菌株 No. of tested isolates	MAT1-1		MAT1-2		有性世代 No. of isolates	Perfect stage Frequency/%
		菌株数 No. of isolates	频率 Frequentcy/%	菌株数 No. of isolates	频率 Frequentcy/%		
陆稻区 Upland rice region	30	13	43.33	17	56.67	30	100.00
粳稻区 <i>Japonica</i> growing region	49	34	69.39	11	22.45	45	91.84
籼稻区 <i>Indica</i> growing region	33	6	18.18	23	69.70	29	87.88
合计 Total	112	53	47.32	51	45.54	104	92.86

3 讨论

本研究对 112 株稻瘟病菌菌株致病性测定结果显示,在粳稻区 *Piz-t*、*Pi5*、*Pi9* 和 *Pi20* 这 4 个抗性基因的抗性频率均大于 80.00%,籼稻区 *Pik-h*、*Piz*、*Piz-5*、*Pita*、*Pi5*、*Pi7*、*Pi9* 和 *Pita-2* 这 8 个抗性基因的抗性频率均大于 80.00%,陆稻区 *Pik-h*、*Pib*、*Pish*、*Pi1*、*Pi5*、*Pi9* 和 *Pi11* 这 7 个抗性基因的抗性频率均大于 80.00%,根据“基因对基因”假说,推断以上这些抗性基因对应的无毒基因在以上稻区普遍存在或稻瘟病菌群体中含有这些无毒基因的频率极高,在抗病基因的利用上可根据各个稻区的有效抗源进行选择。*Pi5* 和 *Pi9* 在粳稻区、籼稻区和陆稻区均表现出极好的抗性,毒性频率均低于 10.00%,表明 *Pi5* 和 *Pi9* 基因对整个稻瘟病菌群体的抗性水平非常高,在育种中是最为有效的抗源。兰波等(2014)和马军韬等(2017)分别利用水稻单基因鉴别系对江西省和黑龙江省的稻瘟病菌进行致病性测定,确定了含有 *Pi2* 和 *Pi9* 基因的单基因品系的高抗源地位,说明在已知的水稻抗性单基因系中抗性较好且相对稳定的基因数量较少,需要引进优质的抗源材料。Wu et al.(2016)报道抗性基因 *Pigm* 对水稻叶瘟病和穗瘟病的抗性水平分别为 96.67% 和 80.00%,*Pi2*、*Pi9*、*Pi40* 对水稻叶瘟病的抗性水平在 85.00% 以上,而对水稻穗瘟的抗性水平分别为 33.30%、33.30% 和 40.00%。刘树芳等(2021)研究发现在持有 *Pi9* 基因的水稻单基因系 IRBL9-W 中,*Pi9* 穗期的表达量仅为在苗期表达量的 47.3%,*Pi9* 基因在水稻穗期表达量降低,导致 IRBL9-W 高抗叶瘟病而易感穗瘟病。因此,在结合分子标记辅助选择的常规育种时,需聚合不同抗叶瘟病和穗瘟病或兼抗叶瘟病、穗瘟病的抗性基因,从而达到有效控制稻瘟病的发生。

拓宽品种的抗性遗传基础是获得品种持久抗性的有效手段。来自缅甸、老挝、柬埔寨、越南及泰国 5 个东南亚国家及中国云南省的稻瘟菌株对持有稻

瘟病抗性基因 *Pi57(t)* 的水稻渗入系 IL-E1454 进行致病性测定,发现 *Pi57(t)* 具有广谱抗病特性(Dong et al., 2017)。本研究用粳稻区、籼稻区及陆稻区分离的稻瘟病菌对水稻渗入系 IL-E1454 进行苗期接种鉴定,发现渗入系 IL-E1454 具有较高的抗性,分离自粳稻区的稻瘟病菌对渗入系 IL-E1454 不致病。可考虑通过分子标记辅助选择的育种方法进行抗性基因 *Pi57(t)* 的聚合,有效拓宽水稻品种抗性,培育持久抗稻瘟病优异品种。同时将一些含有广谱抗稻瘟病基因 *Pi40(t)*(Jeung et al., 2007)、*Pi56(t)*(Liu et al., 2013) 和 *Pi50*(Su et al., 2015) 等的水稻材料引入云南省,分析含有这些抗性基因的水稻材料对云南省不同稻区稻瘟病菌单孢菌株的抗谱情况,筛选出一批广谱抗性基因,进一步扩大云南省抗病育种的有效抗源。

对本试验所有供试菌株的交配型测定结果表明,可交配菌株占供试菌株总数的 92.86%,属于交配型 MAT1-1 和交配型 MAT1-2 的菌株分别占供试菌株总数的 47.32% 和 45.54%,Zeng et al.(2009)对福建、贵州、广东、云南和江苏各省的稻瘟病菌群体进行交配型测定,发现云南省稻瘟病菌的有性世代形成率为 83.5%,可交配菌株中交配型的比例为 1:1,这与本试验结果类似,但本试验供试菌株的有性世代率更高;本研究结果显示,水稻上分离的菌株可交配率为 89.86%,陆稻地方品种上分离的菌株可交配率为 100.00%;李成云等(1996)报道云南省水稻上分离稻瘟菌的交配率为 14.2%,陆稻上分离稻瘟菌的交配率为 66.4%,属于交配型 MAT1-1 和交配型 MAT1-2 的菌株分别占能形成有性世代菌株总数的 37.22% 和 62.78%,以交配型 MAT1-2 为主,这与本研究菌株可交配率及交配型结果存在一定差异,但在陆稻地方品种上分离的稻瘟病菌交配率高于水稻上分离的稻瘟病菌交配率的这一结论与本研究结果相同。在所有供试菌株中,部分采集地菌株

仅存1种交配型或以1种交配型为主,交配型分布比例极不平衡,造成供试菌株的交配率差异和交配型比例变化大的原因可能与试验所用标准菌株的性反应强弱、采集年份、菌株来源、地理环境及气候类型有关(朱培良等,1994;陆凡等,2001;张晓玉等,2020)。云南省稻瘟病菌有性世代形成率非常高,且存在2种配型,但在自然界中是否存在有性生殖还需要后续工作进一步验证。

开展稻瘟病菌无毒基因的快速分子检测,对明确水稻品种中抗性基因在水稻生产上的利用价值具有重要意义(李萍等,2012;张崎峰等,2014),而无毒基因的克隆是实现该快速检测的前提,虽然大量的抗性基因已克隆,但其相对应的无毒基因克隆数量仍然有限,通过本研究获得的菌株结合致病性测定结果,为采用传统的图位克隆法开展无毒基因的克隆提供重要的研究素材(Li et al., 2009; Zhang et al., 2015);本研究获得了对Pi57(t)表现出致病和不致病且为2种交配型的菌株,为构建杂交后代遗传群体、开展AvrPi57(t)基因的克隆奠定了基础。本试验所用菌株为2007—2013年从云南省各地州采集,进一步测定近几年分离的单孢菌株,分析和比较不同时间跨度上稻瘟病菌群体的变化。

参 考 文 献 (References)

- Chen QH, Wang YC, Zheng XB. 2004. Mating type distribution and fertility status of *Magnaporthe grisea* populations in main regions of China. *Scientia Agricultura Sinica*, 37(6): 840–845 (in Chinese) [陈庆河, 王源超, 郑小波. 2004. 中国主要稻区稻瘟病菌交配型分布及其育性能力的差异. 中国农业科学, 37(6): 840–845]
- Couch BC, Fudal I, Lebrun MH, Tharreau D, Valent B, van Kim P, Nottéghem JL, Kohn LM. 2005. Origins of host-specific populations of the blast pathogen *Magnaporthe oryzae* in crop domestication with subsequent expansion of pandemic clones on rice and weeds of rice. *Genetics*, 170(2): 613–630
- Dean R, van Kan JAL, Pretorius ZA, Hammond-Kosack KE, di Pietro A, Spanu PD, Rudd JJ, Dickman M, Kahmann R, Ellis J, et al. 2012. The top 10 fungal pathogens in molecular plant pathology. *Molecular Plant Pathology*, 13: 414–430
- Dong LY, Liu SF, Xu P, Deng W, Li XD, Tharreau D, Li J, Zhou JW, Wang Q, Tao DY, et al. 2017. Fine mapping of Pi57(t) conferring broad spectrum resistance against *Magnaporthe oryzae* in introgression line IL-E1454 derived from *Oryza longistaminata*. *PLoS ONE*, 12(10): e0186201
- Dong LY, Wang Q, Liu SF, Zheng FP, Li XD, Yang QZ. 2012. Pathogenicity analysis of *Magnaporthe oryzae* populations of Yunnan on monogenic lines for resistance to rice blast. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 25(2): 467–473 (in Chinese) [董丽英, 刘树芳, 郑凤萍, 李迅东, 杨勤忠. 2012. 云南省稻瘟病菌群体对稻瘟病抗性单基因系的致病性分析. 西南农业学报, 25(2): 467–473]
- Flor HH. 1971. Current status of the gene-for-gene concept. *Annual Review of Phytopathology*, 9(1): 275–296
- Hebert TT. 1971. The perfect stage of *Pyricularia grisea*. *Phytopathology*, 61: 83–87
- Jeon JS, Chen D, Yi GH, Wang GL, Ronald PC. 2003. Genetic and physical mapping of Pi5(t), a locus associated with broad-spectrum resistance to rice blast. *Molecular Genetics and Genomics*, 269(2): 280–289
- Jeung JU, Kim BR, Cho YC, Han SS, Moon HP, Lee YT, Jena KK. 2007. A novel gene, Pi40(t), linked to the DNA markers derived from NBS-LRR motifs confers broad spectrum of blast resistance in rice. *Theoretical and Applied Genetics*, 115(8): 1163–1177
- Kato H, Yamaguchi T. 1982. The perfect state of *Pyricularia oryzae* Cav. from rice plants in culture. *Japanese Journal of Phytopathology*, 48(5): 607–612
- Lan B, Sun Q, Yang YQ, Li XM, Huo GH. 2020. Genetic diversity analysis of rice blast fungus in different ecological regions of Jiangxi Province in China based on SSR. *Journal of Plant Protection*, 47(2): 292–301 (in Chinese) [兰波, 孙强, 杨迎青, 李湘民, 霍光华. 2020. 基于SSR序列的江西省不同生态地区稻瘟病菌遗传多样性分析. 植物保护学报, 47(2): 292–301]
- 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]
- Li CY, Chen QZ, Chen ZQ, Luo CX, Hayashi N, Ise K. 1996. Distribution of the mating type in *Magnaporthe grisea* population pathogenic to rice in Yunnan Province. *Scientia Agricultura Sinica*, 29(6): 69–72 (in Chinese) [李成云, 陈琼珠, 陈宗麒, 罗朝喜, 林长生, 伊势一男. 1996. 云南省稻瘟病菌的交配型分布. 中国农业科学, 29(6): 69–72]
- Li CY, Shen Y, Yuan XP, Luo CX, Zhao XH. 1997. Inheritance of avirulence/virulence in a cross of two isolates of *Magnaporthe grisea* derived from upland rice plant. *Scientia Agricultura Sinica*, 30(4): 30–36 (in Chinese) [李成云, 沈瑛, 袁筱萍, 罗朝喜, 赵新华. 1997. 稻瘟病菌两个陆稻菌株的致病性遗传研究. 中国农业科学, 30(4): 30–36]
- Li P, Dong B, Zhou H, Zhou B. 2012. Functional analysis of cysteine residues of the *Magnaporthe oryzae* avirulence protein AvrPiz-t. *Acta Phytopathologica Sinica*, 42(5): 474–479 (in Chinese) [李萍, 董波, 周恒, 周波. 2012. 稻瘟病菌无毒基因蛋白AvrPiz-t半胱氨酸残基的功能分析. 植物病理学报, 42(5): 474–479]
- Li W, Wang BH, Wu J, Lu GD, Hu YJ, Zhang X, Zhang ZG, Zhao Q, Feng Q, Zhang HY, et al. 2009. 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. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 22(4): 411–420

- Li WQ, Wang YC, Zheng XB. 2007. Mating type and fertility of *Magnaporthe grisea* populations from rice in Ningxia Hui Autonomous Region, China. Chinese Journal of Rice Science, 21(6): 650–656 (in Chinese) [李文强, 王源超, 郑小波. 2007. 宁夏稻瘟病菌的交配型与育性. 中国水稻科学, 21(6): 650–656]
- Liu SF, Dong LY, Li XD, Zhou WM, Yang QZ. 2021. Different reactions of rice monogenic line IRBL9-W harboring *Pi9* gene to *Magnaporthe oryzae* containing *AvrPi9* during seedling and adult-plant stages. Chinese Journal of Rice Science, 35(3): 303–310 (in Chinese) [刘树芳, 董丽英, 李迅东, 周伍民, 杨勤忠. 2021. 持有 *Pi9* 基因的水稻单基因系 IRBL9-W 对稻瘟病菌苗期和成株期抗性差异. 中国水稻科学, 35(3): 303–310]
- Liu Y, Liu B, Zhu XY, Yang JY, Bordeos A, Wang GL, Leach JE, Leung H. 2013. Fine-mapping and molecular marker development for *Pi56(t)*, a NBS-LRR gene conferring broad-spectrum resistance to *Magnaporthe oryzae* in rice. Theoretical and Applied Genetics, 126(4): 985–998
- Lu F, Zheng XB, Fan YJ, Zhang WH, Wang FM. 2001. The perfect stage of *Magnaporthe grisea* in Jiangsu Province, China. Mycosystema, 20(1): 122–128 (in Chinese) [陆凡, 郑小波, 范永坚, 张文荟, 王法明. 2001. 江苏省稻瘟病菌有性态的研究. 菌物系统, 20(1): 122–128]
- Ma JT, Zhang GM, Zhang LY, Deng LW, Wang YL, Wang Y. 2017. Analysis of blast-resistance of rice germplasm and pathogenicity of rice blast fungus *Magnaporthe oryzae* in Heilongjiang Province. Journal of Plant Protection, 44(2): 209–216 (in Chinese) [马军韬, 张国民, 张丽艳, 邓凌伟, 王永力, 王英. 2017. 黑龙江省水稻质抗性及稻瘟病菌致病性分析. 植物保护学报, 44(2): 209–216]
- Nie YF, Leng MQ, Li GJ, Li JL, Li HP, Li YF. 2021. Functional analysis of dipeptidyl-peptidase V gene *DppV* in rice blast fungus *Magnaporthe oryzae*. Journal of Plant Protection, 48(4): 712–722 (in Chinese) [聂燕芳, 冷梅钦, 李冠军, 李洁玲, 李华平, 李云峰. 2021. 稻瘟菌二肽基肽酶 V 基因 *DppV* 的功能分析. 植物保护学报, 48(4): 712–722]
- Saleh D, Milazzo J, Adreit H, Fournier E, Tharreau D. 2014. South-East Asia is the center of origin, diversity and dispersion of the rice blast fungus, *Magnaporthe oryzae*. New Phytologist, 201(4): 1440–1456
- Shen Y, Zhu PL, Yuan XP, Jin MZ, Chai RY, Zhang QS. 1994. Studies on the perfect stage of *Pyricularia oryzae* in China. Scientia Agricultura Sinica, 27(1): 25–29 (in Chinese) [沈瑛, 朱培良, 袁筱萍, 金敏忠, 柴荣耀, 张庆生. 1994. 我国稻瘟病菌有性态的研究. 中国农业科学, 27(1): 25–29]
- Silué D, Notteghem JL, Tharreau D. 1992. Evidence of a gene-for-gene relationship in the *Oryza sativa-Magnaporthe grisea* pathosystem. Phytopathology, 82: 577–580
- Su J, Wang WJ, Han JL, Chen S, Wang CY, Zeng LX, Feng AQ, Yang JY, Zhou B, Zhu XY. 2015. Functional divergence of duplicated genes results in a novel blast resistance gene *Pi50* at the *Pi2/Pi9* locus. Theoretical and Applied Genetics, 128(11): 2213–2225
- Wilson RA, Talbot NJ. 2009. Under pressure: investigating the biology of plant infection by *Magnaporthe oryzae*. Nature Reviews Microbiology, 7(3): 185–195
- Wu YY, Yu L, Pan CH, Dai ZY, Li YH, Xiao N, Zhang XX, Ji HJ, Huang NS, Zhao BH, et al. 2016. Development of near-isogenic lines with different alleles of *Piz* locus and analysis of their breeding effect under Yangdao 6 background. Molecular Breeding, 36(2): 1–12
- Yaegashi H, Yamada M. 1986. Pathogenic race and mating type of *Pyricularia oryzae* from Soviet Union, China, Nepal, Thailand, Indonesia and Colombia. Japanese Journal of Phytopathology, 52(2): 225–234
- Zeigler RS. 1998. Recombination in *Magnaporthe grisea*. Annual Review of Phytopathology, 36: 249–275
- Zeng J, Feng SJ, Cai JQ, Wang L, Lin F, Pan QH. 2009. Distribution of mating type and sexual status in Chinese rice blast populations. Plant Disease, 93(3): 238–242
- Zhang GM, Ma JT, Xiao JL, Liu YX, Xin AH, Ren Y. 2010. The blast resistance of 24 monogenic rice lines to prevalence physiologic races of Heilongjiang and analysis of pathogenicity association. Chinese Agricultural Science Bulletin, 26(12): 233–237 (in Chinese) [张国民, 马军韬, 肖佳雷, 刘迎雪, 辛爱华, 任洋. 2010. 24 个单基因系对黑龙江省优势菌群的抗性及联合抗病性分析. 中国农学通报, 26(12): 233–237]
- Zhang QF, Jin XH, Cai XX, Li JL, Chen HJ. 2014. Detection on avirulence gene of rice blast in Heilongjiang Province. Heilongjiang Agricultural Sciences, 12(12): 74–74 (in Chinese) [张崎峰, 斯学慧, 蔡鑫鑫, 李金良, 陈海军. 2014. 黑龙江省稻瘟病菌无毒基因的检测. 黑龙江农业科学, 12(12): 74–74]
- Zhang SL, Wang L, Wu WH, He LY, Yang XF, Pan QH. 2015. Function and evolution of *Magnaporthe oryzae* avirulence gene *AvrPib* responding to the rice blast resistance gene *Pib*. Scientific Reports, 5: 11642
- Zhang XY, Zhang YL, Jin XH, Zhou YL, Meng F, Wu JJ. 2020. Analysis of the fertility and mating type of rice blast fungus *Magnaporthe oryzae* in Heilongjiang Province. Journal of Plant Protection, 47(1): 93–100 (in Chinese) [张晓玉, 张亚玲, 斯学慧, 周弋力, 孟峰, 武菁菁. 2020. 黑龙江省稻瘟病菌育性及其交配型分析. 植物保护学报, 47(1): 93–100]
- Zhu PL, Shen Y, Yuan XP. 1994. Studies on the perfect stage of *Pyricularia oryzae* from Hubei, Hunan, Jiangxi, Yunnan, Guizhou and Sichuan Provinces. Journal of Plant Protection, 21(2): 97–101 (in Chinese) [朱培良, 沈瑛, 袁筱萍. 1994. 鄂、湘、赣、滇、黔、川六省稻瘟病菌有性态的研究. 植物保护学报, 21(2): 97–101]

(责任编辑:王璇)