

黑龙江省水稻稻瘟病研究现状及抗病育种

李洪亮¹ 柴永山^{1*} 孙玉友¹ 高春艳² 魏才强¹ 解忠¹
张巍巍¹ 刘丹¹ 程杜娟¹ 赵云彤¹

(1. 黑龙江省农业科学院 牡丹江分院, 黑龙江 牡丹江 157041;
2. 穆棱市农业技术推广中心, 黑龙江 穆棱 157500)

摘要 对黑龙江省水稻稻瘟病的研究进展情况进行了综述,着重在稻瘟病优势生理小种的变化动态、抗性基因、无毒基因、抗病品种研究等方面进行了总结,并简要提出了黑龙江省稻瘟病研究及抗病育种的未来发展方向。

关键词 黑龙江省; 稻瘟病; 研究现状; 抗病育种

中图分类号 S 435.111.4⁺¹; S 511 文章编号 1007-4333(2016)05-0025-09 文献标志码 A

Resistance breeding and research status of rice blast in Heilongjiang Province

LI Hong-liang¹, CHAI Yong-shan^{1*}, SUN Yu-you¹, GAO Chun-yan², WEI Cai-qiang¹, XIE Zhong¹,
ZHANG Wei-wei¹, LIU Dan¹, CHENG Du-juan¹, ZHAO Yun-tong¹

(1. Mudanjiang Branch of Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Mudanjiang 157041, China;
2. Muling Agricultural Technology Promotion Center, Muling 157500, China)

Abstract Rice blast is the most important disease of rice in Heilongjiang Province, which affects the steady development of rice industry. Dynamic of rice blast pathogen (*Magnaporthe grisea*), resistance genes, avirulence genes, development of resistant varieties were reviewed in this paper. Future development direction in studies on rice blast and resistance breeding in Heilongjiang Province were also discussed in this paper to provide reference for further research of rice blast in Heilongjiang Province and breeding for disease resistance.

Keywords Heilongjiang Province; rice blast; research status; disease resistance breeding

稻瘟病是由 *Magnaporthe oryzae* (无性态: *Pyricularia oryzae*) 引起的危害性强、难于防治的一种水稻病害, 给世界各稻区的水稻生产造成严重影响。黑龙江省是东北粳稻主产区之一, 水稻种植面积超过 400 万 hm², 不同程度的稻瘟病病害对水稻产量影响不同, 发病年份可造成 10%~20% 的产量损失, 严重时则高达 40%~50%, 有时甚至绝收^[1]。通过育种手段和栽培措施提高品种的抗病性是目前预防稻瘟病大发生的有效手段, 如何延长水稻品种的抗病年限也是育种学家和病理学家共同面

对的问题。近年来, 分子生物学的迅猛发展为稻瘟病的深入研究提供了技术支持, 为抗性基因的发现、定位与鉴定提供了有效手段, 抗性基因分子标记的开发及分子标记辅助选择育种的兴起也为水稻抗病育种打开了新的思路。

1 黑龙江省气象因子及其对水稻稻瘟病发生的影响

当种植品种、栽培措施和病菌致病性基本保持不变时, 稻瘟病发生情况在不同年份间主要受当年

收稿日期: 2015-08-06

基金项目: 黑龙江省重大科技招标项目(GA14B102); 牡丹江市科技计划项目(G2014n0007); 现代农业产业技术体系建设专项资金资助(CARS-01-41)

第一作者: 李洪亮, 助理研究员, 主要从事水稻遗传育种和栽培研究, E-mail: xplusr@163.com

通讯作者: 柴永山, 研究员, 主要从事水稻育种和栽培研究, E-mail: mdjnkycys@163.com

的气象环境条件影响。黑龙江省2005年稻瘟病大发生的主要外因是7月下旬—8月上中旬降水次数多和日照时数少^[1]。黑龙江省稻瘟病造成的减产主要由穗颈瘟引起,而穗颈瘟的危害程度还受叶瘟发病情况的影响。黑龙江省叶瘟发生时期通常为6月下旬—7月中下旬,穗颈瘟最易感染期在7月下旬—8月上旬,8月末—9月上旬为发病盛期。因此,应密切关注7月下旬—8月上旬及8月末—9月上旬这段时期的气象预测信息,在水稻破口见穗达5%~10%时施第一次药,齐穗期施第二次药即可达到预防目的。同时,应辅以栽培措施来降低稻瘟病的发生概率。进行品种选育时,则应在黑龙江省稻瘟病易发生时期,即在6月下旬和7月下旬—8月上旬选择适宜时间进行人工接种鉴定,这样更有利于抗瘟品种的筛选与鉴定。

赵自君等^[2]在稻瘟病易发时期对降雨量和湿度2个指标进行调查,通过聚类分析将黑龙江省33个主要水稻种植区域划分为重度、中度、轻度3类,为黑龙江省水稻生产提供了参考。明确气象因子与稻瘟病发生的关系对于预防黑龙江省稻瘟病大发生具有重要的指导意义,但建议进行该方面研究应充分考虑品种感病性栽培措施以及病菌生理小种等因素对稻瘟病发生所产生的影响。

2 黑龙江省稻瘟病菌优势种群及生理小种的多样化

黑龙江省稻瘟病菌群结构较为复杂,优势小种在不同年份间的变化较大。黑龙江省1978—1982年,ZE、ZF、ZA和ZD群表现较为强势,ZE1、ZF1、ZD1和ZG1为优势小种;而1983—1988年黑龙江省优势种群仍为ZE、ZA、ZD和ZF群,只是ZF群位置有所下降,优势小种为ZE1、ZD1、ZF1和ZA49^[3];1996年ZEL为优势小种^[4];2002年ZD群为优势菌群,ZD1为优势小种^[5];2004年ZC为优势菌群,ZC1为优势小种^[6];2006年优势菌群分别为ZE、ZG和ZF群,优势小种分别为ZE1、ZG1、ZF1和ZE3^[7]。宋成艳等^[8]对2001—2006年间分离得到的菌株进行鉴别,发现优势种群为ZA、ZD和ZB群,优势小种分别为ZA49和ZD1;靳学慧等^[9]对2002—2006年间的菌株进行鉴别,鉴别出8群45个生理小种,其中ZH小种出现频率最高。时新瑞等^[10]在2008—2010年用中国7个鉴别品种共鉴定到6群14个生理小种,ZE群出现频率最高,分布最

广,ZE3与ZD3出现的频率最高,为优势小种。ZE群是黑龙江省很长一段时期的绝对优势种群,对其种群的变化特点应加以重视。

3 部分稻瘟病抗性基因在黑龙江应用的抗性表现

刘华招等^[11]研究认为Pi-b和Pi-ta可作为黑龙江省抗病基因资源;马军韬等^[12]对Pi-b和Pi-ta在黑龙江地区稻瘟病抗谱进行了测定,两者抗谱分别达62.36%和86.52%。雷财林等^[13]研究表明抗病基因Pi-9对黑龙江省稻瘟病菌株的抗谱极广,平均达到94.80%;对黑龙江省稻瘟病菌株抗谱高于70%的抗性基因还有Pita-2(P)、Pita-2(R)、Piz-5(R)、Piz-5(CA)、Pil2(t)和Pi20(t),说明这些基因在黑龙江省也可供选择利用。李祥晓等^[14]对20个抗病单基因系采用多菌株人工接种发现Pi-9在黑龙江省6个地区对稻瘟病菌的抗谱为80%~100%,具有较高利用价值。而Pi-1和Pi-2在黑龙江省应用价值有限^[15],这也间接说明不同时期主效抗性基因在某一地区的利用价值是有所变化的。

近年来,黑龙江省水稻品种及种质资源抗稻瘟病基因的检测主要集中在Pi-1、Pi-2、Pi-5、Pi-15、Pi-ta和Pi-b等少数几个基因上,而对其它抗性基因的研究不够深入,因此,有待进一步加强发掘其它稻瘟病抗性基因在黑龙江稻区的抗性表现。

4 黑龙江省稻瘟病抗性育种的渐进式发展

20世纪60年代之前,爱知旭所含有的Pi-a和石狩白毛所含有的Pi-i是黑龙江省主要应用的稻瘟病抗性基因资源;20世纪60年代中期引进了滨旭、下北、虾夷等日本品种,将籼稻中的抗性基因Pi-k和Pi-ta等引入黑龙江省;20世纪70至80年代,通过加强籼粳杂交创制抗瘟中间材料的方法,黑龙江省各育种单位纷纷选育出了抗稻瘟病强、抗性稳定的一系列优良品种和桥梁亲本,如黑龙江省农业科学院牡丹江分院选育出的牡丹江18、牡丹江19等抗瘟新品种,东北农业大学选育出的东农3134、东农363等抗瘟新材料,其中以东农3134、东农363等为亲本选育出东农413、东农415等品种,而后又衍生出了一系列水稻新品种;20世纪90年代至今,黑龙江省各育种单位在搜集引进国内外优异种质资源的同时,注重中间桥梁亲本的自我创制,选育出一

一批优质、高抗稻瘟病的寒地粳稻新品种,其中以东农3134为原始材料选育出的水稻新品种龙粳31(图1),具有抗谱广、抗性稳定等突出特点,在2012

年种植面积达51.09万hm²,2013年种植面积则达到112.82万hm²,取代空育131成为黑龙江省种植面积最大的水稻品种^[16]。

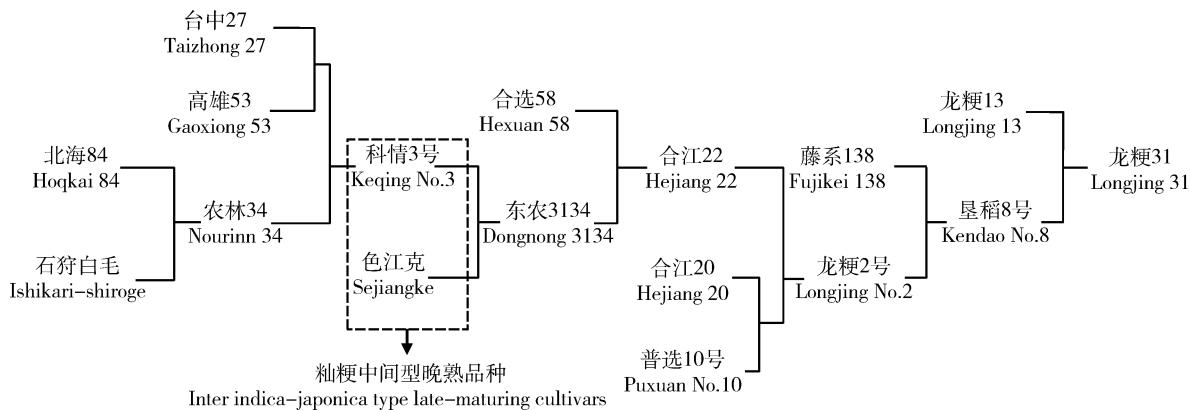


图1 以中间材料东农3134为基础选育出的超级稻品种龙粳31

Fig. 1 The breeding of super rice Longjing31 based on medium material Dongnong3134

5 黑龙江省稻瘟病致病菌无毒基因相关研究

黑龙江省地理特征和水稻品种对其无毒基因的组成产生很大影响,在抗病育种时应根据不同地区病菌无毒基因的组成有针对性地选择抗性基因。2009年李祥晓等^[15]通过PCR检测发现7个无毒基因在黑龙江省不同地区均有分布,但出现频率不同,频率最高的为ACE1,达到61.6%,最低的为Avrl-co39,只有31.6%;同时,利用20个已知抗性基因的单基因系对48个黑龙江省稻瘟病菌进行了毒力分析,与PCR检测无毒基因结果一致。张亚玲等^[17]对黑龙江省2012年采集的108个稻瘟病菌菌株进行Avrpi-zt无毒基因检测,确定了无毒基因Avrpi-zt在黑龙江省不同积温带的分布情况。

对黑龙江省各个积温带稻瘟病菌无毒基因组成进行有效监测是品种合理布局和抗病育种取得成效的关键^[18]。近年来,随着克隆技术的发展许多稻瘟病无毒基因被相继克隆出来,并建立了相应的分子标记,为利用PCR扩增检测稻瘟病菌无毒基因的分布创造了有力条件^[19-21]。目前针对黑龙江稻瘟菌无毒基因的相关研究较少,因此,应加强黑龙江稻瘟菌无毒基因研究,明确当地菌群的致病性结构,为抗性基因的利用提供理论依据。

6 黑龙江省水稻品种的抗病性研究

颈瘟平均值分别为5.2和7.2级。2001—2005年期间审定品种的抗稻瘟病能力显著增强,接种鉴定叶瘟和穗颈瘟分别为4.5和5.0级,而2006—2010年期间叶瘟和穗颈瘟均为2.6级,较2001—2005年平均降低1.9和2.4级,这与黑龙江省此阶段水稻整体育种水平的大幅提高密不可分,说明抗病品种的推广在一定程度上减轻了稻瘟病的危害。2008年以前,空育131在黑龙江种植面积最大,约占适宜区域的60%,连续多年大面积种植单一品种致使稻瘟病发生加重;2006年至2008年期间,龙粳21、龙粳24、绥粳10号等品种种植面积相对不大,且没有对其致病的优势生理小种或对其致病的生理小种数量很少,因此稻瘟病抗性表现较好^[22]。马军韬等^[13]采用室内苗期抗谱鉴定法,选取178个稻瘟病菌株对黑龙江省13个主栽品种的稻瘟病抗性进行了鉴定:从全省范围看,龙盾104与龙粳14的综合抗性最高,抗谱较广分别达到了93.26%和93.82%;从品种适宜地区来看,绥粳7号是黑龙江省第二积温区抗性较好的品种,抗谱达73.08%,龙盾104则是第三积温区抗性最好的品种,抗谱高达95.40%。

表1中列出了黑龙江省部分主要品种(系)稻瘟病抗性基因分布情况。但是,由于黑龙江省稻瘟病菌群结构复杂,不同地区差异较大,导致上述品种在不同稻区对稻瘟病的抗性表现有所差别。因此,在甄选上述资源做亲本材料时应充分考虑到本地区稻瘟菌群的结构特点。

表1 黑龙江省部分主要品种(系)稻瘟病抗性基因分布情况

Table 1 Distribution of blast resistance genes in some major rice cultivars (lines) in Heilongjiang Province

抗性基因 Resistance gene	含该基因的品种(系)名称 Rice cultivars (lines)
<i>Pi-1</i>	富士光、东农 2009、松梗 3 号、松梗 8 号、松梗 10 号、龙梗 8 号、龙优 220、垦鉴稻 9 号、垦鉴稻 10 号、垦 00-915、绥梗 4 号、绥 01-5251、建 2009、沙沙尼 ^[23]
<i>Pi-2(t)</i>	龙梗 8 号、龙 D99-709、垦 676、绥梗 4 号 ^[23]
<i>Pi-g(t)</i>	松梗 8 号、松梗 9 号、垦鉴稻 8 号 ^[23]
<i>Pi-b</i>	空育 131、上育 418、东农 2009、松梗 6 号、松梗 10 号、龙稻 5 号、龙梗 12、龙品 02-1、龙优 222、龙梗 13、龙优 220、龙选 9707、垦鉴稻 6 号、垦鉴稻 7 号、垦鉴稻 10 号、垦 00-915、绥梗 4 号、建 2009、哈 99-157 ^[23] ；合江 21、龙梗 3 号、龙梗 4 号、龙梗 7 号、龙梗 14、龙梗 25、佳禾早占、空育 139、芦苇稻、哈 05-203、中龙香梗 1 号 ^[25] ；垦稻 13、垦稻 14、龙梗 22、松梗 9 号 ^[12] ；垦稻 06-193、垦稻 06-774、垦稻 19 ^[28]
<i>Pi-ta</i> ²	东农 363、松梗 6 号、松梗 9 号、龙梗 8 号、龙丰 8811、龙糯 2 号、垦鉴稻 6 号、垦鉴稻 7 号、绥梗 4 号、绥 01-6107、建 2009、北 992、品鉴 2 号、九稻 19 ^[23]
<i>Pi-5</i>	中龙梗 1 号、龙交 06-192、龙梗 20、龙梗 25、合江 19、绥梗 9 号、龙稻 5 号、松梗 3 号 ^[24]
<i>Pi-15(t)</i>	垦稻 8 号、龙育 99-390、普粘 7 号、龙梗 13、龙选 99-215、龙选 99-196、空育 131、东农 2009、龙交 00B-2862、垦 00-915、龙丰 8811、龙糯 2 号、垦稻 10 号、垦 01-562、龙品 02-1、龙 D99-709、龙梗 8 号、龙优 222、龙优 220、龙优 221、松梗 8 号、松梗 3 号、松梗 10 号、垦稻 9 号、松梗 9 号、松梗 7 号、五优 C、绥梗 4 号、沙沙尼、东农 424 ^[26]
<i>Pi-ta</i>	东农 428、龙稻 5 号、龙梗 18、龙梗 28、绥梗 4 号、绥梗 9 号 ^[12] ；合江 21、佳禾早占、龙盾 105、龙盾 306、龙盾 D904、龙梗 4 号、龙梗 10 号、龙花 00-485、龙梗 29、龙梗 31、龙梗 39、垦 99639、松梗 5 号、东农 430、芦苇稻、莲育 7-91、龙香稻 2 号、绥香 08-5080 ^[27]

7 黑龙江省稻瘟病研究及抗病育种的发展对策

7.1 筛选出适合黑龙江省稻瘟病菌群的鉴别体系

目前,黑龙江省用于鉴别稻瘟病菌群分布和组成的菌株过少,导致鉴别结果不全面,不能代表群体毒性组成特征,很难鉴别出潜在的致病性生理小种,因而通过这些菌株鉴定出的品种抗病性结果并不完全准确:一些水稻品种在鉴定时虽表现较好的抗性,但当推广应用面积扩大后,针对这一品种的生理小种迅速增加,使得该品种严重感病。因此,采集稻瘟病菌株的采样点要尽量均衡,在保证有足够菌群数量的基础上,不同地区的测试菌株数量应大体相同,从而使品种抗性鉴定结果更加准确可靠。

同时应注意黑龙江稻区鉴别品种的选择问题,实践证明中国 7 个鉴别品种对籼梗混种区比较适合,而对黑龙江省单一的梗稻区并不适用^[29]。目前,针对我国北方的梗稻种植区则应采用日本的稻瘟病菌鉴别品种^[30],因此,急需筛选出一套符合黑龙江省水稻品种遗传背景的稻瘟病菌鉴别品种,用

于黑龙江省稻瘟病生理小种的深入研究。

7.2 明确不同品种对适宜地区菌株的抗病情况

由于黑龙江省地理情况特殊,还应掌握不同积温带品种在各自适合种植区的抗病情况。品种合理布局需要明确品种与当地稻瘟病病原菌的互作关系,可通过主栽品种对当地稻瘟病菌的抗感反应进而明确其相互影响,这也为区域稻瘟病抗性育种提供了依据。同时,在品种(系)各自适宜区有代表性地采集稻瘟病菌株,用于水稻育种中病圃材料的鉴定,是当前进行品种抗性鉴定比较有效的措施,可以快速选育出适合本稻区种植推广的抗病新品种。

7.3 加强黑龙江省稻瘟病抗性资源的搜集与鉴定

1972—1983 年,黑龙江省农业科学院水稻研究所从众多资源中鉴定筛选出 395 份抗病材料,其中包括春江、松前、合江 20、东农 3134 等品种(系);1984—1987 年,从 803 份种质资源中鉴定出高抗稻瘟病品种(系)77 份^[31];后续又鉴定出 52 份抗稻瘟病新品种(系),其中东农 419、牡丹江 20、龙梗 6 号等 12 个品种在黑龙江省不同积温带推广应用,获得显著经济效益^[32]。

黑龙江省早期水稻育种主要以石狩白毛、虾夷、滨旭、坊主、手稻等日本品种作为资源材料, 主要携带 *Pi-i*、*Pi-k*、*Pi-a*、*Pi-b*、*Pi-ta* 和 *Pi-z'* 等抗性基因。张国民等^[33]对 1958—2005 年黑龙江省审定引进的 150 个品种进行血缘分析, 其中与藤系系列、石狩白毛、虾夷、辽梗 5 号和上育 397 有血缘关系的超过总数的 54.7%, 说明稻瘟病抗源过于单一, 后代选育出的品种遗传基础较为狭窄, 所以, 新抗源材料的引进、鉴定和利用是黑龙江省未来稻瘟病抗性育种的必然选择。

7.4 应用连续多年多点重病区抗感鉴定自然选择法

20世纪 80—90 年代, 东北农业大学培育出了一系列稻瘟病抗性品种, 成功的关键在于抗性基因的引入和采用了有效的鉴定选择方法。在新抗源的利用上, 引入了来自巴基斯坦籼粳中间型品种色江克的抗病基因; 在抗瘟性鉴定和选择方法上采用了连续多年多点重病区抗感鉴定自然选择法^[31]。该方法的特点主要体现在: 材料抗性评价的年限由 1 代延长至 4~6 代, 这样做可以最大限度降低调查数据在不同年份间由气象条件造成的误差; 该方法使

病圃的数量由 1 个变为多个, 且不同地点的稻瘟病菌群结构不同, 使得每份材料的抗谱也得到检测; 每个病圃选择在常年发病较重的地点, 并通过增施氮肥等措施提高其发病几率, 尽可能为其发病创造条件, 从而选择出不发病或发病较轻的抗性材料。

7.5 大力开展特异性分子标记的开发与应用研究

黑龙江省早期主要以系选和常规杂交后经系谱法等手段选育新品种, 随着现代生物技术的发展, 水稻育种已由单一的传统育种阶段进入到分子标记辅助选择与常规育种相结合的时期。目前, 分子标记辅助选择技术在水稻育种实践中取得了较为理想的效果^[34-40]。根据国家水稻数据中心统计, 截至 2015 年 3 月, 研究报道的抗稻瘟病的主效基因达 84 个, 其中被成功克隆的 24 个, 但只有 *Pi-ta*、*Pi-b*、和 *Pi-t* 基因开发出了相应的特异性分子标记, 其它基因的特异性标记还有待进一步开发^[41]。

目前黑龙江水稻育种所采用骨干亲本的遗传背景决定了需开发出 *Pi-a*、*Pi-k* 和 *Pi-z* 等基因位点的特异性分子标记(表 2), 进而挖掘黑龙江水稻品种的抗性遗传基础。

表 2 与黑龙江省水稻骨干亲本遗传背景相关的几个重要抗性基因

Table 2 Several important resistance genes related to genetic background of rice foundation parents in Heilongjiang Province

基因位点 Gene locus and Allele	无毒菌株(小种) Avirulent strain (race)	供体品种 Donor	染色体位置 Chromosome	连锁标记 Linked marker
<i>Pi-a</i>	B90002	Aichi Asahi	11	
<i>Pi-CO39</i>	6082	CO39	11	S2712
<i>Pi-k</i>	PO6-6,Ca89 等	Kusabue	11	R543
<i>Pi-1</i>	IK81-3,PO6-6 等	LAC	11	RZ536,Npb181
<i>Pik-p</i>		K60	11	
<i>Pik-m</i>	Ina 86-137 等	Tsuyuake	11	RM254-RM144
<i>Pik-h/Pi-54</i>	H05-56-1 等	K3	11	RM224-Y6855RA
<i>Pi-z</i>			6	
<i>Piz-t</i>		TKM. 1	6	RG64-R2123
<i>Pi-2</i>	PO6-6 等	Fukunishiki	6	RG64-R2123
<i>Pi-9</i>	PO6-6 等	小粒野生稻	6	RG64-R2123

注:引自文献[42-54]

Note: Adapted from references [42-54]

7.6 全面研究栽培管理对水稻品种抗病性的影响

目前, 在栽培管理对品种抗病性影响的研究上,

主要着眼于以下几个方面: 肥水管理等农艺防治措施, 包括控氮稳磷补钾的施肥原则, 以及深水返青、

浅水分蘖、晒田拔节和后期干湿交替的灌水原则等方面;药剂防治,主要分为化学药剂和生物药剂等,生物药剂包括植物源诱导剂和抑菌剂^[55]、微生物源抑菌剂^[56]和一些氨基酸类物质^[57]等;品种布局方面,即通过不同品种的轮作和间作^[58-60]等方式降低稻瘟病的发病率和病情指数,进而平衡和稳定当地生态区的稻瘟病菌种群类别。

虽然关于肥水管理对水稻抗病性的影响有许多研究^[61,62],但针对不同生态区全面细致地研究氮磷钾肥的施用比例和时期,以及肥水间的互作等,仍是当前需要深入讨论的方向之一。在过去传统水稻栽培管理研究的基础上,应开拓思维从不同角度在水稻栽培管理层面寻求新的研究突破口,同时通过综合栽培措施大大提高栽培管理水平进而提高水稻抵御病害的能力。

8 结束语

黑龙江省水稻种植面积逐年增加,稻瘟病潜在危害也随之增大。黑龙江省稻瘟病相关研究应侧重以下几个方面:1)筛选出一套符合黑龙江省水稻品种遗传背景的稻瘟病菌鉴别品种,用于黑龙江省稻瘟病生理小种的深入研究;2)改变黑龙江省过去所采用的混合菌株接种鉴定方式,加强对抗病资源本身所含有的抗性基因的详细区分与鉴别;3)明确黑龙江省水稻品种中新抗性基因的分布情况及其在黑龙江省的利用价值,引进地理远缘和生态远缘的特异型抗病种质新资源,扩大黑龙江省后代材料的遗传基础;4)完善和改进现有的稻瘟病鉴定手段和措施,做到简便、准确和高效,同时将室内鉴定和真抗性鉴定与田间抗性鉴定做到有机结合,以提高鉴定结果的可靠性;5)依据黑龙江省骨干亲本来源及遗传背景信息,选择有效抗性基因结合分子标记辅助选择技术进行品种抗性改良实践。

另外,针对黑龙江省当前水稻生产现状,解决抗性品种在稻瘟病防治中抗性丧失的问题,应重点从以下三个方面进行研究:1)加强黑龙江稻瘟菌无毒基因研究,明确当地菌群的致病性结构,为抗性利用提供理论依据;2)抗性基因的评价和利用方式,如轮换、组合、混用等,中国农业大学稻瘟病研究课题组近年在黑龙江856农场开展了抗瘟品种布局试验,这为稻瘟病抗性的理论研究和实践应用提供了新思路;3)对新的抗性基因及中间资源材料等进行挖掘和创制,育种时注重所含抗性基因的多元化水平。

参考文献

- [1] 宋福金. 黑龙江省水稻稻瘟病大发生的原因分析与对策[J]. 作物杂志, 2006(1): 69-70
Song F J. Reason analysis and countermeasures of outbreak of rice blast in Heilongjiang Province[J]. *Crops*, 2006(1): 69-70 (in Chinese)
- [2] 赵自君, 徐梅. 黑龙江水稻主产区稻瘟病流行程度气候区划的研究[J]. 黑龙江八一农垦大学学报, 2008, 20(4): 23-26
Zhao Z J, Xu M. Study on blast prevalence climate division in main rice producing areas in Heilongjiang Province[J]. *Journal of Heilongjiang Bayi Land Reclamation University*, 2008, 20(4): 23-26 (in Chinese)
- [3] 李桦, 郑镐燮. 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
Li H, Zheng H X. Study on fluctuation of physiological race of rice blast fungus in Heilongjiang Province [J]. *Plant Protection*, 1989, 15(5): 224 (in Chinese)
- [4] 商士吉, 李明贤, 朴明浩, 张兴哲, 张颖, 于健民, 刘海荣. 黑龙江省稻瘟病菌生理小种的鉴定[J]. 植物保护, 1996, 22(4): 112-116
Shang S J, Li M X, Piao M H, Zhang X Z, Zhang Y, Yu J M, Liu H R. Identification of the physiological race of *Piricularia oryzae* in Heilongjiang Province[J]. *Plant Protection*, 1996, 22(4): 112-116 (in Chinese)
- [5] 宋成艳, 王桂玲, 辛爱华, 丛万彪. 黑龙江省水稻品种空育131稻瘟病菌生理小种种类及发病原因分析[J]. 黑龙江农业科学, 2007(1): 41-42
Song C Y, Wang G L, Xin A H, Cong W B. Analysis on kinds of rice blast races in Kongyu 131 and its reasons of pathologic reaction[J]. *Heilongjiang Agricultural Sciences*, 2007(1): 41-42 (in Chinese)
- [6] 吕军, 斯学慧, 张亚玲. 2004年黑龙江省部分稻区稻瘟病菌生理小种的测定[J]. 黑龙江八一农垦大学学报, 2007, 19(1): 14-17
Lv J, Jin X H, Zhang Y L. Identification of the physiological races of rice blast fungus in parts of Heilongjiang Province in 2004[J]. *Journal of Heilongjiang Bayi Land Reclamation University*, 2007, 19(1): 14-17 (in Chinese)
- [7] 肖佳雷, 张国民, 辛爱华, 马军韬, 刘迎雪, 尹静. 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
Xiao J L, Zhang G M, Xin A H, Ma J T, Liu Y X, Yin J. Dynamic analysis on physiologic paddy race of *Magnaporthe grisea* of Heilongjiang Province in 2006 [J]. *Journal of Northeast Agricultural University*, 2009, 40(3): 12-15 (in Chinese)
- [8] 宋成艳, 王桂玲, 辛爱华, 丛万彪. 黑龙江省稻瘟病菌生理小种监测研究[J]. 黑龙江农业科学, 2007(4): 48-50
Song C Y, Wang G L, Xin A H, Cong W B. Studies on the physiological races of rice blast fungi in Heilongjiang Province [J]. *Heilongjiang Agricultural Sciences*, 2007(4): 48-50 (in Chinese)

Chinese)

- [9] 靳学慧,郭永霞,郑雯,台莲梅,张亚玲.黑龙江省稻瘟病发生特点及2007年发生趋势的分析[J].北方水稻,2007(2):57-61
Jin X H, Guo Y X, Zheng W, Tai L M, Zhang Y L. The occurrence characteristic and analysis of the trends in rice blast disease in 2007 in Heilongjiang Province[J]. *North Rice*, 2007 (2):57-61 (in Chinese)
- [10] 时新瑞,王延锋,刘春光.黑龙江省水稻稻瘟病生理小种致病性研究[J].牡丹江师范学院学报:自然科学版,2010,73(4):32-34
Shi X R, Wang Y F, Liu C G. Study on pathogenicity of physiological race of rice blast fungus in Heilongjiang Province [J]. *Journal of Mudanjiang Normal University: Natural Science Edition*, 2010, 73(4):32-34 (in Chinese)
- [11] 刘华招,刘延,刘化龙,徐正进,陈温福.黑龙江省种植品种中稻瘟病抗性基因 *Pib* 和 *Pita* 的分布[J].东北农业大学学报,2011,42(4):27-31
Liu H Z, Liu Y, Liu H L, Xu Z J, Chen W F. Distribution of two blast resistance genes *Pib* and *Pita* in major rice cultivars in Heilongjiang Province in China[J]. *Journal of Northeast Agricultural University*, 2011, 42(4):27-31 (in Chinese)
- [12] 马军韬,张国民,辛爱华,肖佳雷,刘迎雪,宫秀杰,雷财林,高玉凤.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,2008,24(2):332-334
Ma J T, Zhang G M, Xin A H, Xiao J L, Liu Y X, Gong X J, Lei C L, Gao Y F. Identification and evaluation of resistance of rice to *Magnaporthe grisea* in Heilongjiang Province[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2008, 24 (2): 332-334 (in Chinese)
- [13] 雷财林,张国民,程治军,马军滔,王久林,辛爱华,陈平,肖家雷,张欣,刘迎雪,郭秀平,王洁,翟虎渠,万建民.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[J].作物学报,2011,37(1):18-27
Lei C L, Zhang G M, Cheng Z J, Ma J T, Wang J L, Xin A H, Chen P, Xiao J L, Zhang X, Liu Y X, Guo X P, Wang J, Zhai H Q, Wan J M. Pathogenic races and virulence gene structure of *Magnaporthe oryzae* population and rice breeding strategy for blast resistance in Heilongjiang Province[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2011,37(1):18-27 (in Chinese)
- [14] 李祥晓,王倩,罗生香,何云霞,朱苓华,周永力,黎志康.黑龙江省稻瘟病菌无毒基因分析及抗病种质资源筛选[J].作物学报,2012,38(12):2192-2197
Li X X, Wang Q, Luo S X, He Y X, Zhu L H, Zhou Y L, Li Z K. Analyzing avirulence genes of *Magnaporthe oryzae* from Heilongjiang Province and screening rice germplasm with resistance to blast fungus[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2012, 38(12):2192-2197 (in Chinese)
- [15] 李洪亮.利用MAS技术培育寒区抗稻瘟病水稻品种空育131(*Pi1/Pi2*)[D].哈尔滨:黑龙江大学,2009
Li H L. Cultivation of blast resistant rice variety Kongyu131 (*Pi1/Pi2*) in cold region with molecular marker-assisted selection [D]. Harbin: Heilongjiang University, 2009 (in Chinese)
- Chinese)
- [16] 刘传雪,潘国君,张献国.寒地早熟理想株型超级稻龙粳31的创新实践[J].北方水稻,2014,44(3):1-3
Liu C X, Pan G J, Zhang X G. Innovation practice on early-maturing and ideal plant type super rice Longjing-31 in cold region[J]. *North Rice*, 2014, 44(3):1-3 (in Chinese)
- [17] 张亚玲,何璘,靳学慧,王宝玉,付迪.黑龙江省稻瘟病菌无毒基因 *Avrpi1*-*1* 群体结构分析[J].东北农业大学学报,2014,45 (1):41-46
Zhang Y L, He L, Jin X H, Wang B Y, Fu D. Population structure analysis of avirulence genes *Avrpi1*-*1* of *Magnaporthe oryzae* in Heilongjiang Province[J]. *Journal of Northeast Agricultural University*, 2014, 45 (1): 41-46 (in Chinese)
- [18] Valent B, Khang C H. Recent advances in rice blast effector research[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2010, 13:434-441
- [19] Farman M L, Leong S A. Genetic and physical mapping of temoleres in the rice blast fungus, *Magnaporthe oryzae* [J]. *Genetics*, 1995, 140(2):479-492
- [20] Kaye C, Milazzo J, Rozenfeld S, Lebrun M H, Tharreau D. The development of simple sequence repeat markers for *Magnaporthe oryzae* and their integration into an established genetic linkage map[J]. *Fungal Genetics and Biology*, 2003, 40 (3):207-214
- [21] Yasuda N, Noguchi M T, Fujita Y. Partial mapping of avirulence genes *Avr-pii* and *Avr-pia* in the rice blast fungus *Magnaporthe oryzae* [J]. *Canadian Journal of Plant Pathology-revue Canadienne De Phytopathologie*, 2006, 28 (3):494-498
- [22] 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
Miao D Y. Comparative study of new rice varieties (lines) in northern cold region[J]. *Modern Agricultural Sciences*, 2009, 16(3):81-83 (in Chinese)
- [23] 何琳.利用SSR标记对黑龙江省水稻主栽品种抗稻瘟病基因的检测[D].大庆:黑龙江八一农垦大学,2006
He L. Identification of rice blast resistance gene in rice varieties commercially grown in Heilongjiang Province with SSR marker [D]. Daqing: Heilongjiang Bayi Land Reclamation University, 2006 (in Chinese)
- [24] 宋微,邹德堂,王敬国,刘化龙,郭丽颖.黑龙江省水稻品种抗稻瘟病基因 *Pi5* 的分子鉴定[J].作物杂志,2012(5):17-21
Song W, Zou D T, Wang J G, Liu H L, Guo L Y. The molecular identification of rice blast resistant gene *Pi5* in rice varieties in Heilongjiang Province[J]. *Crops*, 2012(5):17-21 (in Chinese)
- [25] 黄晓群,潘国君,张兰民,王瑞英,郭震华,赵海新,周通.黑龙江省水稻种质资源抗稻瘟病基因 *Pi-b* 的分子标记检测[J].黑龙江农业科学,2014(5):26-29
Huang X Q, Pan G J, Zhang L M, Wang R Y, Guo Z H, Zhao H X, Zhou T. Molecular marker detection of rice blast resistance gene *Pi-b* in Heilongjiang rice germplasm resources [J].

- Heilongjiang Agricultural Sciences*, 2014 (5): 26-29 (in Chinese)
- [26] 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 检测[J]. 黑龙江八一农垦大学学报, 2007, 19 (1): 26-29
- Xue Q Z, Jin X H, Zhang Y L. Identification of rice blast resistance gene *Pi5(t)* in Heilongjiang rice cultivars with SSR marker[J]. *Journal of Heilongjiang Bayi Land Reclamation University*, 2007, 19(1):26-29 (in Chinese)
- [27] 黄晓群, 郭震华, 王瑞英, 张兰民, 王翠, 周雪松, 赵海新. 黑龙江省水稻种质资源抗稻瘟病基因 *Pi-ta* 的分子标记检测[J]. 黑龙江农业科学, 2013(10):1-4
- Huang X Q, Guo Z H, Wang R Y, Zhang L M, Wang C, Zhou X S, Zhao H X. Molecular marker detection of rice blast resistance gene *Pi-ta* in Heilongjiang rice germplasm resources [J]. *Heilongjiang Agricultural Sciences*, 2013 (10): 1-4 (in Chinese)
- [28] 程芳艳, 李春光, 孟昭河, 刘华招, 刘永巍, 孟巧霞, 张景龙, 宋冬明. 利用显性标记对寒地水稻稻瘟病抗性基因 *Pi-b* 的检测[J]. 华北农学报, 2010, 25(增刊): 266-269
- Cheng F Y, Li C G, Meng Z H, Liu H Z, Liu Y W, Meng Q X, Zhang J L, Song D M. Distribution of blast resistance genes *Pi-b* in cold rice cultivars in Heilongjiang Province [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2010, 25(S): 266-269 (in Chinese)
- [29] Bonman J M, Vergel D D T, Khin M M. Physiologic specialization of *Pyricularia oryzae* in Philippines[J]. *Plant Disease*, 1986, 70(8): 767-769
- [30] Flor H H. Identification of flas rust by lines with single rust conditioning genes[J]. *Technical Bulletins*, 1954, 108(7): 1-25
- [31] 潘国君. 寒地粳稻育种[M]. 北京: 中国农业出版社, 2014
- Pan G J. *Japonica Rice Breeding in Cold Region*[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2014 (in Chinese)
- [32] 宋成艳, 李桦. 寒地水稻新品种(系)抗稻瘟病性鉴定及利用[J]. 植物保护, 1999(4): 7-9
- Song C Y, Li H. Appraisal and utilization of the resistance of cold-region-bred rice varieties (lines) to rice blast[J]. *Plant Protection*, 1999(4): 7-9 (in Chinese)
- [33] 张国民, 辛爱华, 马军韬, 肖佳雷, 刘迎雪. 黑龙江省水稻稻瘟病研究的回顾与展望[J]. 黑龙江农业科学, 2008(6): 156-158
- Zhang G M, Xin A H, Ma J T, Xiao J L, Liu Y X. The retrospect and prospect of investigation of rice blast in Heilongjiang Province [J]. *Heilongjiang Agricultural Sciences*, 2008(6): 156-158 (in Chinese)
- [34] 周海鹏. 抗稻瘟病和白叶枯病杂交水稻分子标记辅助选择研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2006
- Zhou H P. Molecular marker-assisted selection of blast and bacterial blight resistance in hybrid rice[D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2006 (in Chinese)
- [35] 刘洋, 徐培洲, 张红宇, 徐建第, 吴发强, 吴先军. 水稻抗稻瘟病 *Pib* 基因的分子标记辅助选择与应用[J]. 中国农业科学, 2008, 41(1): 9-14
- Liu Y, Xu P Z, Zhang H Y, Xu J D, Wu F Q, Wu X J. Marker-assisted selection and application of blast resistant gene *Pib* in rice[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2008, 41(1): 9-14 (in Chinese)
- [36] 陈峰, 张士永, 朱文银, 曾生元, 杨亚春, 袁守江, 杨连群. 分子标记辅助选择改良圣稻 13 和圣稻 14 的条纹叶枯病抗性[J]. 中国农业科学, 2010, 43(16): 3271-3279
- Chen F, Zhang S Y, Zhu W Y, Zeng S Y, Yang Y C, Yuan S J, Yang L Q. Improving resistance of *Japonica* varieties Shengdao13 and Shengdao14 to rice stripe virus disease by molecular marker-assisted selection[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2010, 43(16): 3271-3279 (in Chinese)
- [37] 文婷. 利用 *Pi9* 基因序列标记辅助选择改良籼稻品种稻瘟病抗性[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2012
- Wen T. Improving blast resistance of *Indica* rice lines based on marker-assisted selection strategy using the *Pi9* gene sequence [D]. Changsha: Hunan Agricultural University, 2012 (in Chinese)
- [38] 康海燕. 水稻抗褐飞虱基因的定位和分子标记辅助选择育种利用[D]. 南京: 南京农业大学, 2013
- Kang H Y. Molecular mapping of brown planthopper resistance gene and marker-assisted selection breeding in rice [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2013 (in Chinese)
- [39] 周元飞. 水稻白叶枯病和稻瘟病抗性分子标记辅助选择研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2013
- Zhou Y F. Molecular marker-assisted selection of bacterial blight and blast resistance in rice [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2013 (in Chinese)
- [40] 朱玉君. 应用分子标记辅助选择培育兼抗稻瘟病和白叶枯病的水稻恢复系[D]. 北京: 中国农业科学院, 2013
- Zhu Y J. Marker-assisted selection for hybrid rice restorer lines conferring resistance to blast and bacterial blight[D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2013 (in Chinese)
- [41] http://www.ricedata.cn/gene/gene_pi.htm
- [42] Zeng X S, Yang X F, Zhao Z H, Lin F, Wang L, Pan Q H. Characterization and fine mapping of the rice blast resistance gene *Pia*[J]. *Science China Life Sciences*, 2011, 54(4): 372-378
- [43] Okuyama Y, Kanzaki H, Abe A, Yoshida K, Tamiru M, Saitoh H, Fujibe T, Matsumura H, Shenton M, Galam D C, Undan J, Ito A, Sone T, Terauchi R. A multifaceted genomics approach allows the isolation of the rice *Pia*-blast resistance gene consisting of two adjacent NBS-LRR protein genes[J]. *The Plant Journal*, 2011, 66(3): 467-479
- [44] Cesari S, Thilliez G, Ribot C, Chalvon V, Michel C, Jauneau A, Rivas S, Alaux L, Kanzaki H, Okuyama Y, Morel J B, Fournier E, Tharreau D, Terauchi R, Kroj T. The rice resistance protein pair RGA4/RGA5 recognizes the *Magnaporthe oryzae* effectors AVR-Pia and AVR1-CO39 by direct binding[J]. *The Plant Cell*, 2013, 25(4): 1463-1481
- [45] Chao C T, Moldenhauer K A K, Ellingboe A H. Genetic

- analysis of resistance/susceptibility in individual F_3 families of rice against strains of *Magnaporthe grisea* containing different genes for avirulence[J]. *Euphytica*, 1999, 109(3): 183-190
- [46] Fjellstrom R, Conaway Bormans C A, McClung A M, Marchetti M A, Shank A R, Park W D. Development of DNA markers suitable for marker assisted selection of three *Pi* genes conferring resistance to multiple *Pyricularia grisea* pathotypes [J]. *Crop Science*, 2004, 44(5): 1790-1798
- [47] Zhai C, Lin F, Dong Z Q, He X, Yuan B, Zeng X, Wang L, Pan Q. The isolation and characterization of *Pik*, a rice blast resistance gene which emerged after rice domestication [J]. *New Phytologist*, 2011, 189(1): 321-334
- [48] Ashikawa I, Hayashi N, Abe F, Wu J Z, Matsumoto T. Characterization of the rice blast resistance gene *Pik* cloned from Kanto51[J]. *Molecular Breeding*, 2012, 30(1): 485-494
- [49] Yu Z H, Mackill D J, Bonman J M, Tanksley S D. Tagging genes for blast resistance in rice via linkage to RFLP markers [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1991, 81(4): 471-476
- [50] Mackill D J, Bonman J M. Inheritance of blast resistance in near-isogenic lines of rice [J]. *Phytopathology*, 1992, 82(7): 746-749
- [51] Inukai T, Mackill D J, Bonman J M, Sarkarung S, Zeigler R, Nelson R J. Blast resistance genes *Pi-2(t)* and *Pi-z* may be allelic [J]. *Rice Genetics Newsletters*, 1992(9): 90-92
- [52] Mew T V, Parco A S, Hittalmani S, Inukai T, Nelson R, Zeigler R S, Huang N. Fine-mapping of major genes for blast resistance in rice [J]. *Rice Genetics Newsletters*, 1994(11): 126-128
- [53] Inukai T, Nelson R J, Zeigler R S, Sarkarung S, Mackill D J, Bonman J M, Takamure I, Kinoshita T. Allelism of blast resistance genes in near-isogenic lines of rice [J]. *Phytopathology*, 1994, 84(11): 1278-1283
- [54] Hittalmani S, Parco A, Mew T V, Zeigler R S, Huang N. Fine mapping and DNA marker-assisted pyramiding of the three major genes for blast resistance in rice [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2000, 100(7): 1121-1128
- [55] 谭明辉. 无患子及其组方抗稻瘟病菌活性皂苷的提取分离及田间药效[D]. 南昌: 江西农业大学, 2014
Tan M H. Extraction, separation and field efficacy of active saponins for resisting *Magnaporthe oryzae* from *Sapindus mukorossi* and its prescription [D]. Nanchang: Jiangxi Agricultural University, 2014 (in Chinese)
- [56] 靳西彪. 海洋中稻瘟病拮抗菌的分离、发酵优化及其活性成分分析[D]. 成都: 四川农业大学, 2012
Jin X B. The isolation and ferment optimization of antifungal bacterium from marine samples and analysis of its active compounds [D]. Chengdu: Sichuan Agricultural University,
- 2012 (in Chinese)
- [57] 李莉, 刘振蛟, 郭晓莉, 刘晓梅, 温嘉伟, 张金花, 王晓琳, 孙辉, 任金平. β -氨基丁酸诱导水稻抗稻瘟病与植株防御酶活性的变化 [J]. 江苏农业科学, 2011, 39(2): 185-186
Li L, Liu Z J, Guo X L, Liu X M, Wen J W, Zhang J H, Wang X L, Sun H, Ren J P. β -Amino butyric acid induced rice blast resistance and variation of defensive-related enzyme activities [J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2011, 39(2): 185-186 (in Chinese)
- [58] 叶慧丽, 王平, 姚琳, 毛建辉, 卢代华, 胡容平, 吴江, 龚学书, 肖兰英. 四川不同生态条件下水稻杂糯间栽技术对稻瘟病的控制作用 [J]. 西南农业学报, 2010, 23(5): 1510-1514
Ye H L, Wang P, Yao L, Mao J H, Lu D H, Hu R P, Wu J, Gong X S, Xiao L Y. Study on control effects of rice mixture on rice blast in different ecological zones [J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2010, 23(5): 1510-1514 (in Chinese)
- [59] 胡汉升, 宁万光, 徐畅, 余开会, 史洪中, 刘红敏. 水稻杂糯间作栽培防治稻瘟病的效果 [J]. 江苏农业科学, 2015, 43(4): 127-128
Hu H S, Ning W G, Xu C, Yu K H, Shi H Z, Liu H M. Effect of intercropping of hybrid rice and glutinous rice for rice blast control [J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2015, 43(4): 127-128 (in Chinese)
- [60] 梁开明, 章家恩, 杨滔, 罗明珠, 傅玲. 水稻与慈姑间作栽培对水稻病虫害和产量的影响 [J]. 中国生态农业学报, 2014, 22(7): 757-765
Liang K M, Zhang J E, Yang T, Luo M Z, Fu L. Effect of rice/arrowhead (*Sagittaria sagittifolia*) intercropping on diseases, pests and yield of rice [J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2014, 22(7): 757-765 (in Chinese)
- [61] 刘玲玲, 彭显龙, 刘元英, 王诺. 不同氮肥管理条件下钾对寒地水稻抗病性及产量的影响 [J]. 中国农业科学, 2008, 41(8): 2258-2262
Liu L L, Peng X L, Liu Y Y, Wang N. Effects of K on rice blast and yield under different nitrogen managements in cold area of China [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2008, 41(8): 2258-2262 (in Chinese)
- [62] 雷恩, 黄晓惠, 马太芳, 刘艳红, 郭建伟, 鲁海菊. 氮素对哈尼梯田水稻冠层温、光生态因子及稻瘟病的影响 [J]. 植物农学通报, 2015, 31(9): 44-50
Lei E, Huang X H, Ma T F, Liu Y H, Guo J W, Lu H J. Effects of different nitrogen application amounts on canopy temperature, solar radiation and blast of rice in Yunnan Hani terrace [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2015, 31(9): 44-50 (in Chinese)