

The Research Progress of Gene for Resistance Blast and Blast Resistance Breeding

Yongwei Liu*, Honggang Tian, Chunguang Li, Zhaohe Meng, Fangyan Cheng, Yixuan Sun

Institute of Rice Research, Heilongjiang Academy of Land Reclamation Sciences, Kiamusze Heilongjiang
Email: [*nksdslyw@sohu.com](mailto:nksdslyw@sohu.com)

Received: Mar. 29th, 2015; accepted: Apr. 21st, 2015; published: Apr. 27th, 2015

Copyright © 2015 by authors and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

Abstract

Rice blast is one of the main diseases in rice production. The paper reviewed the research progress of the excavation, research and utilization of disease resistant germplasm resources, gene mapping, cloning and blast resistance breeding. It affords the interrelated theoretical basis for blast resistance breeding.

Keywords

Rice, Rice Blast, Gene with Resistance to Rice Blast, Breeding for Disease Resistance

抗稻瘟病基因与抗病育种研究进展

刘永巍*, 田红刚, 李春光, 孟昭河, 程芳艳, 孙翊轩

黑龙江省农垦科学院水稻研究所, 黑龙江 佳木斯

Email: [*nksdslyw@sohu.com](mailto:nksdslyw@sohu.com)

收稿日期: 2015年3月29日; 录用日期: 2015年4月21日; 发布日期: 2015年4月27日

*通讯作者。

摘要

稻瘟病是影响水稻生产的主要病害之一，本文简要概述了抗稻瘟病种质资源的发掘、研究与利用，抗稻瘟基因的定位和克隆及抗稻瘟病育种等方面的研究进展，以期水稻抗稻瘟病育种提供相关理论依据。

关键词

水稻，稻瘟病，抗稻瘟病基因，抗病育种

1. 前言

稻瘟病是由子囊菌 *Magnaporthe grisea* (Hebert) Barr (无性世代: *Pyricularia grisea* (cooke) Sacc)引起的[1]。是水稻的主要病害之一，对水稻生产危害极大[2]。在病害爆发年份里，一般可造成产量损失10%~50%，少数田块甚至绝收，同时严重影响稻米品质[3]。在水稻整个生育期内稻瘟病都可能发生，而现阶段控制稻瘟病最常用的两种途径分别是化学防治和培育新的抗稻瘟病品种。化学防治主要是通过使用农药控制稻瘟病发生，其一方面增加农业生产成本，同时对环境也会造成一定程度的污染。

实践证明，在众多防治措施中抗病品种的培育和种植是控制该病害最为经济、安全和有效的方法[4]。但由于稻瘟病菌小种的遗传复杂性及易变性，普通抗病品种往往种植3~5年后就易丧失抗性[5]，推广品种稻瘟病抗性周期短已成为水稻生产的主要障碍之一[6]。随着抗病资源的发掘，抗病基因的克隆及功能的进一步研究，已发现了68个抗稻瘟病位点共83个主效基因[10]，并且越来越多的抗病基因通过分子标记选择技术及转基因技术被引入到栽培品种中，为抗稻瘟病育种的发展起到了及大的推动作用[24]-[34][36]-[39]。

2. 抗病资源发掘

种质资源是育种工作的物质基础。发掘抗谱广、抗性强而持久的抗稻瘟病资源是育种工作者的研究热点。迄今为止，国际上已鉴定出大量的广谱抗源，并已对部分抗源进行了抗稻瘟病基因的定位，如国际公认的非洲持久抗瘟品种 Moroberekan, 其对30个具有中国代表性稻瘟病菌株中的29个均表现出高抗，在西非地区种植多年仍表现为高抗。目前，认为 Moroberekan 含有3个主效抗瘟基因与10个QTLs。此外，Tetep、LAC23和Pai-Kan-Tao (PKT)等都是非常优良的广谱抗瘟品种，其中Tetep已在国际水稻研究所的育种计划中，广泛应用于高产、高抗稻瘟病水稻品种的培育，已有研究表明，Tetep中至少含有4个抗瘟基因、LAC23则至少含2个抗瘟基因、Pai-Kan-Tao (PKT)至少含有3个抗瘟基因。国内沈瑛等[7]利用具有广谱毒性的稻瘟病菌株，对我国很多杂交稻以及籼、粳品种进行了抗病性的鉴定、筛选，选出了春江25、春江68、品969和源珍116等4个品系具有广谱的抗瘟性，能抗所有的参试菌株，但其抗性基因尚不明确。此外，谷梅2号和地谷对多个稻瘟病菌系均表现出高度抗性，是我国抗性育种中的重要抗源材料。谷梅2号第6染色体上定位有 *Pi-25*、*Pi-26* 两个抗性基因[8]，地谷第2染色体上定位有 *Pi-d(t)1* 和 *Pi-d2* [9]。上述研究表明，持久抗性品种的抗瘟性由垂直抗性和水平抗性组成，广谱的质量抗性和高水平的数量抗性相结合，保证了它们持久而稳定的稻瘟病抗性。

3. 抗稻瘟病基因研究

20世纪60年代中期，日本率先开展了水稻品种抗稻瘟病基因分析的研究工作，鉴定了最初的8个

抗性位点上的 14 个基因, 并建立了一套抗稻瘟病基因分析用的鉴别体系(JDCs, Japanese differential cultivars), 随后, 国际水稻研究所和中国等产稻国也逐渐开展了水稻稻瘟病抗性遗传的系统性研究。截至 2013 年 8 月, 已至少报道了 68 个抗稻瘟病位点共 83 个主效基因。这些基因成簇地分布于除第 3 染色体外的所有水稻染色体上(2 个隐性, 其它显性), 其中, *Pb1*, *Pia*, *Pib*, *Pid2*, *Pid3*, *Pik*, *Pik-h/Pi54*, *Pik-m*, *Pik-p*, *Pish*, *Pit*, *Pita*, *Piz-t*, *Pi1*, *Pi2*, *Pi5*, *Pi9*, *pi21*, *Pi25*, *Pi36*, *Pi37*, *Pi56*, *PiCO39* 等 23 个基因已被成功克隆(*Pi2*、*Pi9*、*Piz-t* 同为 *Piz* 位点上的复等位基因; *Pi1*、*Pik-h/Pi54*、*Pik-m*、*Pik-p* 同为 *Pik* 位点上的复等位基因; *Pid3* 与 *Pi25* 等位; *Pia* 与 *PiCO39* 等位) [10]。

据研究表明, 绝大多数抗稻瘟病基因都属于 NBS-LRR 家族基因, 水稻 NBS-LRR 蛋白质在防御稻瘟病菌侵染时, 激活下游级联反应并构成调控网络, 在水稻天然免疫反应中起关键性的作用。NBS-LR 蛋白质含有 2 个特殊的结构域: 核苷酸结合位点(NBS)及富亮氨酸重复序列(LRR)。NBS 含有 3 个高度保守的关键基序: 激酶 1a (或磷酸结合环 P-loop)、激酶 2a 和激酶 3a。该结构域具有 ATP 或 GTP 结合水解功能, 通过获得能量来抵御病原菌入侵并能够改 ATP 的构象从而传递信号分子[11]。

NBS-LRR 类抗病基因在染色体区段常成簇分布, 稻瘟病抗性基因多集中出现在第 2、6、8、11、12 等染色体上。水稻主效抗稻瘟病基因中除 *Pi-21* 和 *Pi-d2* 外, 其余基因都编码氨基端含有 CC 结构域的 NBS-LRR 类蛋白质。*Pi-21* 的产物富含脯氨酸及重金属和蛋白质相互作用结构域, 它介导水稻产生一种持久且慢速的抗病反应[12]。*Pi-d2* 编码跨膜受体激酶(Receptor like kinase, RLK), 氨基端含有特殊的膜外凝集素(B-lectin)结构, 羧基端为丝氨酸/苏氨酸激酶结构域(Ser/Thr kinase, STK) [13]。*Pi-k* 是现阶段被发现并克隆的等位基因最多的抗性位点, 该位点主要包括 *Pi-1*、*Pi-7*、*Pik-m*、*Pik-p*、*Pik-s*、*Pik-h* /*Pi54* [14]。Das 等[15]从野生稻中克隆了与 *Pi-54* 同源并携带特殊 C3H 锌指蛋白质结构的 *Pi54rh* 基因, 该基因对印度多个稻瘟病菌生理小种表现为高抗。*Pi-ta* 是最早发现的能与效应蛋白质 AVR-*Pita* 直接识别的抗病基因; Jia 等[16]鉴定了与之共分离的 *Ptr(t)* 基因, 发现 *Ptr(t)* 基因对含有 AVR-*Pita* 基因的生理小种同样具有抗性, 这表明 NBS-LRR 蛋白质之间可能通过相互作用形成特殊的复合体以应对稻瘟病菌侵染。*Piz-t* 位点也含有多个复等位基因包括: *Pi-2*、*Pi-9*、*Pi-z*、*Pi50* 及 *Pi-gm*。*Piz-t* 编码 1 个 NBS 和 3 个 LRR, 与 *Pi-z* 在 LRR 区有 8 个氨基酸的差异, 该变异决定了植株的特异性抗性[17]。*Pi-a* 与 *Pi-k* 基因相似, 由 2 个相邻的基因构成[18]。*Pi-b* 的表达易受温度和光照等环境因素的诱导, 其编码产物的 NBS 区含有 3 个保守结构, 17 个 LRR 区有 8 个成簇分布的半胱氨酸残基[19]。*Pi-d3* 和 *Pi-25* 等位, 其产物含有 NBS-LRR 与 MHD 基序[20]。*Pb1* 基因对穗瘟表现为高抗, *Pb1* 蛋白质的某些结构出现了高度退化, 如 NBS 区不包含高度保守的 p-loop 结构, 而且 *Pb1* 蛋白质会随着水稻的不断生长而逐渐增加积累, 这也是 *Pb1* 在水稻成熟时期对穗瘟表现为高抗的关键原因[21]。*Pi-t* 上游存在 *Renovator* 的长末端重复(LTR)反转录转座子, 该结构是 *Pi-t* 应对生理小种所必须的[22]。*Pi-36* 与 *Pi-37* 均为氨基酸置换使植株获得抗性, *Pi-36* 为单拷贝基因, 与小麦抗白粉病基因 *Mla* 相似, *Mla* 的 CC 结构可作为功能亚基与下游信号产生相互作用, *Pi-36* 可能也存在类似功能[23]。

4. 分子标记选择育种

近年来, 水稻稻瘟病抗病分子育种取得了一定的进展。Hittalmani 等[24]利用紧密连锁进行 *Pi-z5* 基因的选择, 纯合抗病 F₂ 植株的选择准确率达 100%。李仕贵等[25]用与稻瘟病抗性基因 *Pi-d(t)* 紧密连锁的微卫星标记 RM262, 对含有该抗病基因的地方品种地谷与感病品种江南香糯、8987 的 F₂ 群体进行分子标记辅助选择, 发现应用该标记所选择纯合和杂合带型的抗性植株的准确率达 98% 以上。刘士平等[26]利用位于第 11 染色体上的与 *Pi-1* 紧密连锁的 SSR 标记 RZ536 和 RM144 对保持系珍汕 97 进行改良, 在 BC₃F₁ 代进行筛选, 得到 17 株含 *Pi-1* 的纯合株系。Hittalmani 等[27]利用 MAS 技术将抗稻瘟病基因 *Pi-1*、

Pi-z5 和 *Pi-ta* 聚合到同一个水稻品系 BL124 中。王忠华等[28]应用与 *Pi-ta* 连锁的共显性标记对 350 个杂交 F₃ 代株系进行早期筛选, 得到 118 个含 *Pi-ta* 的抗病纯合株系。陈学伟等[29]分别将地谷、BL-1 和 *Pi-4* 号 3 个水稻品种中的 *Pi-d(t)*、*Pi-b* 和 *Pi-ta* 抗性基因聚合到保持系杂交品种 G46B 中, 其稻瘟病抗性得到明显提高。金素娟等[30]将 *Pi-1* 基因导入 GD-8S 中。杨杰等[31]利用 *Pita* 和 *Pib* 基因的功能标记, 检测和分析了我国 115 份水稻地方品种的 *Pita* 和 *Pib* 基因型。靳春鹏等[32]利用与 6 个抗病基因连锁的分子标记检测了吉林省水稻品种中抗性基因的分布情况。王金明等[33]利用分子标记获得 *Pi40* 和 *Pib* 的聚合材料。与传统抗病育种相结合, 这些利用分子标记辅助选择技术育成的改良株系的稻瘟病抗性均有明显的提高。孙大元等[34]通过回交及自交, 并结合分子标记辅助选择, 将广谱抗源 H4 的一个主效抗稻瘟病基因 *Pi46* 导入到优良恢复系航恢 173 中, 并在 BC₂F₄ 群体中选育到一个株叶形态较好的株系, 暂命名为航恢 1173。分析结果表明, 航恢 1173 比航恢 173 的抗谱得以明显拓宽, 并无显著的农艺性状差异, 且所配杂交组合的抗性也得到显著的提高。田大刚等[35]利用杂交水稻恢复系闽恢 3189、闽恢 3229 和闽恢 6118 为受体亲本, 以携带抗稻瘟病主基因 *Pi9* 的 C750 和抗白叶枯病主基因 *Xa23* 的 C682 为供体亲本, 利用分子标记辅助选择和田间鉴定选择相结合方法, 经过多代回交、自交, 获得 8 个导入 *Pi9* 或 *Xa23* 或 *Pi9 + Xa23* 的水稻恢复系分子改良系。以 19 个福建近年稻瘟菌优势菌株和一个白叶枯病强致病菌株 P6 进行人工接种, 结果表明, *Pi9* 或 *Xa23* 的导入明显提高了水稻恢复系分子改良系的稻瘟病或白叶枯病抗性。分子改良系及其杂交组合的有效穗数、千粒重和单株产量等与受体亲本及其杂交组合的相关农艺性状无明显差异。通过对抗稻瘟病基因的定位、克隆及分子标记的开发与利用, 大大加快了抗病基因的聚合, 在生产中育成了一大批稻瘟病抗优良品种, 有效的提高了水稻产量。

5. 转基因技术育种

通过转基因手段导入 *R* 基因, 可以克服常规和 MAS 育种中连锁累赘障碍, 是改良水稻品种抗病性的最有效措施之一。S. Qu 等[36]将自身启动子驱动的 *Pi9* 基因转入感病品种 TP309, 在其 T₂ 选育出转基因纯合株系, 且保持了 *Pi9* 原有的广谱高抗特性。另外, 通过转基因手段可以打破等位基因的局限, 聚合同一 *Pi9/2* 位点的广谱抗性基因 *Pi9*、*Pi2*、*Piz-t* 等[37]或 *Pk* 位点的 *R* 基因 *Pi1*、*Pik*、*Pikp*、*Pikm* 等[38]。通过转基因实施 *R* 基因的聚合, 最好是选择那些不需要借助配体蛋白(partner protein)即可识别无毒基因产物的 *R* 基因, 以期快速、高效地培育广谱抗病新品种。近年来, 伴随我国转基因生物新品种培育重大专项的实施, 一些重要的 *R* 基因, 如 *Pi9*、*Pi2*、*Piz-t*、*Pigm*、*Pid2*、*Pid3*、*Pi1*、*Pik-p* 等已开始应用于转基因抗稻瘟病育种[39]。

6. 结语

中国水稻品种资源十分丰富, 蕴藏着各种性状的遗传基因。分子生物学的发展极大地推进了稻瘟病抗性遗传研究的进程, 使进一步发掘、克隆、利用抗稻瘟病基因, 拓宽品种抗性成为可能, 并且通过育种家的努力, 育成了很多抗稻瘟病性优良的品种, 然而在利用抗稻瘟病基因的同时, 同样应该加强稻瘟病菌生理小种变化的研究, 通过对不同生理小种致病性变化的研究, 合理的对含有不同抗病基因的品种进行轮换与布局, 使抗病品种不会对稻瘟病菌生理小种产生过大选择压力, 造成生理小种的变化过快, 使抗病品种短期丧失抗性。

参考文献 (References)

- [1] Couch, B.C. and Hohn, L.M. (2002) A multilocus gene genealogy concordant with host preference indicates segregation of a new species, *Magnaporthe oryzae*, from *M. grisea*. *Mycologia*, **94**, 683-693.
- [2] Zeigler, R.S., Leong, S. and Teng, P.S. (1994) Rice blast disease. CAB International, Wallingford, UK, 267-292.

- [3] Baker, B., Zambryski, P., Staskawicz, B., et al. (1997) Signaling in plant-microbe interactions. *Science*, **276**, 726-733.
- [4] 张锦文, 谭亚玲, 洪汝科, 等 (2009) 高原粳稻子预 44 抗稻瘟病基因遗传分析和定位. *中国水稻科学*, **1**, 31-35.
- [5] Dean, R.A., Talbot, N.J., Ebbole, D.J., et al. (2005) The genome sequence of the rice blast fungus *Magnaporthe grisea*. *Nature*, **434**, 980-986.
- [6] 伍尚忠, 朱小源, 刘斌, 等 (2004) 籼稻品种三黄占 2 号的稻瘟病持久抗性评价与遗传分析. *中国农业科学*, **4**, 528-534.
- [7] 沈瑛, 朱培良, 袁筱萍 (2004) 中国部分杂交稻和常规早稻、晚粳品种(系)的抗瘟性. *中国农业科学*, **3**, 362-369.
- [8] Wu, J.-L., Fan, Y.-Y., Li, D.-B., et al. (2005) Genetic control of rice blast resistance in the durably resistant cultivar Gumei 2 against multiple isolates. *Theoretical and Applied Genetics*, **111**, 50-56.
- [9] Chen, H.L., Wang, S.P. and Zhang, Q.F. (2002) New gene for bacterial blight resistance in rice located on chromosome 12 identified from Minghui 63, an elite restorer line. *Phytopathology*, **92**, 750-754.
- [10] 国家水稻数据中心 (2012) 稻瘟病主效抗性基因列表. http://www.ricedata.cn/gene/gene_pi.htm
- [11] McHale, L., Tan, X.P., Koehl, P. and Michelmore, R.W. (2006) Plant NBS-LRR protein: Adaptable guards. *Genome Biology*, **7**, 212-223.
- [12] Fukuoka, S., Saka, N., Koga, H., Ono, K., Shimizu, T., Ebana, K., et al. (2009) Loss of function of a proline-containing protein confers durable disease resistance in rice. *Science*, **325**, 998-1001.
- [13] Chen, D.X., Chen, X.W., Ma, B.T., Wang, Y.P., Zhu, L.H. and Li, S.G. (2010) Genetic transformation of rice with Pi-d2 gene enhance resistance to rice blast fungus *Magnaporthe oryzae*. *Rice Science*, **17**, 19-27.
- [14] Ashikawa, I., Hayashi, N., Abe, F., Wu, J.Z. and Matsumoto, T. (2012) Characterization of the rice blast resistance gene *Pik* cloned from Kanto51. *Molecular Breeding*, **30**, 485-494.
- [15] Das, A., Soubam, D., Singh, P.K., Thakur, S., Singh, N.K. and Sharma, T.R. (2012) A novel blast resistance gene, Pi54rh cloned from wild species of rice, *Oryza rhizomatis* confers broad spectrum resistance to *Magnaporthe oryzae*. *Functional & Integrative Genomics*, **12**, 215-228.
- [16] Jia, Y. and Martin, R. (2008) Identification of a new locus, Ptr(t), required for rice blast resistance gene Pi-ta mediated resistance. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, **21**, 396-403.
- [17] Zhou, B., Qu, S.H., Liu, G.F., Dolan, M., Sakai, H., Lu, G.D., et al. (2006) The eight amino-acid differences within three leucine-rich repeat between Pi2 and Piz-t resistance proteins determine the resistance specificity to *Magnaporthe grisea*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, **19**, 1216-1228.
- [18] Okuyama, Y., Kanzaki, H., Abe, A., Yoshida, K., Tamiru, M., Saitoh, H., et al. (2011) A multifaceted genomics approach allow the isolation of the rice Pia-blast resistance gene consisting of two adjacent NBS-LRR protein genes. *The Plant Journal*, **66**, 467-479.
- [19] Koide, Y., Kawasaki, A., Telebanco-Yanoria, M.J., Hairmansis, A., Nguyet, N.T.M., Bigirimana, J., et al. (2010) Development of pyramided lines with two resistance genes, Pish and Pib, for blast disease (*Magnaporthe oryzae* B. Couch) in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Breeding*, **129**, 670-675.
- [20] Chen, J., Shi, Y.F., Liu, W.Z., Chai, R.Y., Fu, Y.P., Zhuang, J.Y. and Wu, J.L. (2011) A Pid3 allele from rice cultivar Gumei2 confers resistance to *Magnaporthe oryzae*. *Journal of Genetics and Genomics*, **38**, 209-216.
- [21] Hayashi, N., Inoue, H., Kato, T., Funao, T., Shiota, M., Shimizu, T., et al. (2010) Durable panicle blast-resistance gene Pb1 encodes an atypical CC-NBS-LRR protein and was generated by acquiring a promoter through local genome duplication. *The Plant Journal*, **64**, 498-510.
- [22] Hayashi, K., Yashda, N., Fujita, Y., Koizumi, S. and Yoshida, H. (2010) Identification of the blast resistance gene Pit in rice cultivars using functional markers. *Theoretical and Applied Genetics*, **121**, 1357-1367.
- [23] Liu, X.Q., Zhang, D., Zhang, X.M., Wang, C.T., Liu, X.Q., Tan, Y.P. and Wu, Y.H. (2011) Study on the interaction between methyl jasmonate and the coiled-coil domain of the rice blast resistance protein Pi36 by spectroscopic methods. *Spectrochimica Acta Part A: Molecular and Biomolecular Spectroscopy*, **88**, 72-76.
- [24] Hittalmani, S., Foolad, M.R., Mew, T., Rodriguez, R.L. and Huang, N. (1995) Development of PCR-based markers to identify rice blast resistance gene pi-2(t) in a segregating population. *Theoretical and Applied Genetics*, **91**, 9-14.
- [25] 李仕贵, 王玉平, 朱立煌, 等 (2000) 利用微卫星标记鉴定水稻的稻瘟病抗性. *生物工程学报*, **3**, 324-327.
- [26] 刘士平, 李信, 汪朝阳, 李香花, 何予卿 (2003) 利用分子标记辅助选择改良珍汕 97 的稻瘟病抗性(英文). *植物学报*, **11**, 1346-1350.
- [27] Hittalmani, S., Parco, A., Mew, T.V., Zeigler, R.S. and Huang, N. (2000) Fine mapping and DNA marker-assisted pyramiding of the three major genes for blast resistance in rice. *Theoretical and Applied Genetics*, **100**, 1121-1128.

- [28] 王忠华, 贾育林, 吴殿星, 夏英武 (2004) 水稻抗稻瘟病基因 *Pi-ta* 的分子标记辅助选择. *作物学报*, **12**, 1259-1265.
- [29] 陈学伟, 李仕贵, 马玉清, 等 (2004) 水稻抗稻瘟病基因 *Pi-d(t)1*、*Pi-b*、*Pi-ta2* 的聚合及分子标记选择. *生物工程学报*, **5**, 708-714.
- [30] 金素娟, 柳武革, 朱小源, 王丰, 李金华, 刘振荣, 等 (2007) 利用分子标记辅助选择改良温敏核不育系 GD-8S 的稻瘟病抗性. *中国水稻科学*, **6**, 599-604.
- [31] 杨杰, 杨金欢, 王军, 范方军, 朱金燕, 曹卿, 等 (2011) 稻瘟病抗病基因 *Pita* 和 *Pib* 在中国水稻地方品种中的分布. *华北农学报*, **3**, 1-6.
- [32] 靳春鹏, 孙庚, 刘金亮, 李桂华, 张世宏, 潘洪玉 (2011) 吉林省水稻品种对稻瘟病的抗性分析. *华北农学报*, **3**, 214-218.
- [33] 王金明, 林秀云, 刘晓梅, 孙强, 李鹏志, 张三元 (2012) 分子标记选择水稻抗稻瘟病基因 *Pi40* 和 *Pib* 聚合体. *华北农学报*, **2**, 218-221.
- [34] 孙大元, 周丹华, 肖武名, 等 (2014) 利用 MAS 技术培育高抗稻瘟病的杂交水稻恢复系航恢 1173. *华北农学报*, **6**, 121-125.
- [35] 田大刚, 陈在杰, 陈子强, 林艳, 周元昌, 陈松彪, 等 (2014) 分子标记辅助选育聚合抗稻瘟病基因和抗白叶枯病基因的水稻改良新恢复系. *分子植物育种*, **5**, 843-852.
- [36] Qu, S., Liu, G., Zhou, B., Bellizzi, M., Zeng, L., Dai, L.Y., et al. (2006) The broad-spectrum blast resistance gene *Pi9* encodes a nucleotide-binding site-leucine-rich repeat protein and is a member of a multigene family in rice. *Genetics*, **172**, 1901-1914.
- [37] Liu, J., Wang, X., Mitchell, T., Hu, Y.J., Liu, X.L., Dai, L.Y., et al. (2010) Recent progress and understanding of the molecular mechanisms of the rice-*Magnaporthe oryzae* interaction. *Molecular Plant Pathology*, **11**, 419-427.
- [38] Hua, L., Wu, J., Chen, C., Wu, W., He, X.Y., Lin, F., et al. (2012) The isolation of *Pi1*, an allele at the *Pik* locus which confers broad spectrum resistance to rice blast. *Theoretical and Applied Genetics*, **125**, 1047-1055.
- [39] 郝鲲, 马建, 程治军, 王帅, 赵沙沙, 王久林, 等 (2013) 水稻抗稻瘟病基因资源与分子育种策略. *植物遗传资源学报*, **3**, 479-485.