

程新杰,岳洪亮,张梦龙,等. 水稻抗稻瘟病分子机制研究进展[J/OL]. 大麦与谷类科学, 2021, 38(6): 12-16. <https://doi.org/10.14069/j.cnki.32-1769/s.2021.06.003>.

水稻抗稻瘟病分子机制研究进展

程新杰,岳洪亮,张梦龙,施伟,朱国永,代金英*
(江苏沿海地区农业科学研究所,江苏盐城224000)

摘要:水稻稻瘟病一直是国内外水稻研究工作者希望攻克的难题。由于稻瘟病菌具有高变异性,一般抗病品种的抗性不能长期维持。近年来,关于稻瘟病抗性基因的挖掘、抗性机制的研究取得了一定的进展,这也为选育抗性持久、抗性谱广的抗稻瘟病品种提供了资源基础。本文对目前水稻稻瘟病抗病基因和抗稻瘟病分子机制研究进展进行综述,并对目前急需解决的问题和挑战进行探讨和展望。

关键词:水稻;稻瘟病;抗病基因;分子机制

中图分类号:S511

文献标志码:A

文章编号:1673-6486-20210056

稻瘟病被称为水稻“癌症”^[1],是由稻瘟病菌(*Magnaporthe oryzae*)引起的真菌性病害,是最为严重的水稻病害之一,且稻瘟病的危害面积和危害程度较大,发病时会影响粮食产量甚至造成绝收^[2]。全球每年由稻瘟病导致的经济损失约为660亿美元^[3]。因发病时期和部位不同,稻瘟病被分为苗瘟、叶瘟、节瘟和穗颈瘟等,其中尤以穗颈瘟对水稻生产的危害最大^[4]。根据稻瘟病的发病条件,主要有以下防治方法:掌握防治适期,喷施相应的药剂;处理带病稻草和种子消毒,减少菌源;稀疏播种,培育无病壮秧苗;种植不过于密集;合理施肥、灌水,适时烤田;选用抗病良种等。在稻瘟病发病时,化学防治是最为快速有效的方法,但该方法对于环境危害巨大,不符合当今生态农业的发展目标。

目前在水稻新品种审定中,稻瘟病抗性是不可或缺的评定标准。由于稻瘟病的生理小种具有高度变异的潜力,其新基因型的产生不可避免地降低对水稻中抗性基因的敏感度^[5],同时,稻瘟病菌会产生抗药性,进而使得化学农药的防治效果不断降低,这也是优良抗性品种在种植3~5年后抗性会逐渐丧失的原因^[6]。因此,目前防治稻瘟病最安全有效且对环境友好的措施是挖掘新的抗稻瘟病基因,用来选育新的抗稻瘟病品种^[7]。基于水稻稻瘟病的研究

现状与成果,本文主要总结了近年来水稻稻瘟病抗病机制的研究进展,对该领域的研究热点和难点进行讨论,并对未来的防控方向提供一定的思路,为今后的抗病育种工作提供一定的理论基础。

1 水稻稻瘟病菌的侵染与防御机制

1.1 水稻稻瘟病菌侵染机制

随着科技的进步,科研人员对稻瘟病菌侵染过程的了解更为深入,侵染路径也已被解析^[8]。稻瘟病菌是半活体的营养型真菌,其侵染过程有2个阶段:在侵染水稻的初期处于活体营养阶段,在这一时期主要是抑制寄主的免疫反应,进而定植在寄主细胞内;接着进入死体营养阶段,在这一时期会导致寄主细胞坏死。

1.2 水稻稻瘟病防御机制

在协同进化过程中,水稻也同样进化出复杂的防卫机制来应对稻瘟病菌的侵染,其主要有2层先天免疫系统,分别是病原菌相关模式分子诱发的免疫机制(PAMP-triggered immunity, PTI)与病原菌效应分子诱发的免疫机制(effector-triggered immunity, ETI)^[9]。这2种免疫系统均能够诱导水稻产生稻瘟病抗病性,且这一免疫过程又被细分为3个步骤:首先是信号感知,病原菌中的PAMPs(pathogen-associated molecular patterns)或效应分子被各种受体识别;第2阶段是通过G蛋白、Ca²⁺流等将信号传递并放大之后,能够进一步激活丝裂原活化蛋白激酶和NADPH(还原性辅酶)氧化酶,进而释放

收稿日期:2021-07-12

作者简介:程新杰(1995—),女,硕士,研究实习员,主要从事水稻育种与栽培技术研究。E-mail: chengxj_1234@163.com。

*通信作者:代金英(1986—),女,博士,助理研究员,主要从事水稻育种与栽培技术研究。E-mail: daijinying@126.com。

活性氧,第3阶段是诱导防卫基因表达,并且积累抗病病原物的次级代谢产物,使得细胞壁加厚,最终导致侵入位点的细胞程序性死亡等^[10-12]。

1.2.1 稻瘟病 PTI 天然免疫系统。PTI 天然免疫系统又被称为基础抗性^[13],稻瘟病菌分泌的 PAMPs 主要是被水稻细胞表面的模式识别受体(pattern-recognition receptors, PRRs)识别。目前在拟南芥中,对于 PTI 防御机制已经有了较为系统的研究。近年来研究人员对于水稻 PTI 机制的研究也取得了极大的突破。如 flg22 与 flg22 的受体 OsFLS2,包括其介导的内部信号通路等方面的研究均有所突破。flg22 是一种细菌鞭毛蛋白,它的蛋白终端是由 22 个氨基酸组成的保守多肽,这一肽段具有很强的抗菌性,是鞭毛蛋白诱导植物产生抗性的重要结构^[14]。flg22 与其受体 OsFLS2 结合之后,能够有效地激活抗病结构,这不仅提高了水稻的抗病性,同样也能够从根本上减少水稻稻瘟病的发生^[15]。

1.2.2 稻瘟病 ETI 天然免疫系统。这一系统被分为 2 个部分,一部分是稻瘟病抗性基因的有效克隆,另一部分是抗性基因 R 与无毒蛋白 Avr 作为介质的

ETI 激活机制。将已克隆的抗性基因与无毒基因组合在一起后,能够不断调整 ETI 防御机制^[16],不仅能够使得水稻稻瘟病防御机制更好地发生,还能有效减少病虫害的发生,提高稻米产量。阐述稻瘟病抗性基因与其对应的无毒基因间的互作关系,是解析稻瘟病 ETI 防御机制的关键。

2 水稻稻瘟病抗性基因

近年来,国内外研究人员通过对水稻稻瘟病抗性基因进行大量系统化的研究,使用分子标记等方法定位了 100 余个稻瘟病主效抗性基因,目前已经被克隆的基因有 36 个,如表 1 所示。其中已克隆的稻瘟病抗性基因大部分位于第 6 和第 11 号染色体上,少量位于第 1、第 9、第 12 号染色体上,同时第 2、第 4、第 8 号染色体上还各有 1 个抗性基因。第 6 号染色体上的抗性基因主要有 *Piz*、*Pi2*、*Pi9*、*Pizt*、*Pid2*、*Pid3*、*pigm*、*Pi5*、*Pi26* 等^[17],第 11 号染色体上的抗性基因主要有 *Pia*、*Pik*、*Pil*、*Pikm*、*Pikp*、*Pb1* 等。

这些抗性基因不仅表型特征不同,其来源与抗

表 1 已克隆的抗稻瘟病基因信息

基因	无毒菌株(小种)	供体品种	染色体	参考文献
<i>Pigm</i>	PO6-6 等	谷梅 4 号	6	[24]
<i>Pi-2</i>	PO6-6 等	Fukunishiki	6	[25]
<i>Pi-9</i>	PO6-6 等	小粒野生稻	6	[26]
<i>Pi-d2</i>	ZB15	地谷	6	[27]
<i>Pi-d3</i>	Zhong-10-8-14	地谷	6	[28]
<i>Pi-25</i>	92-183(ZC15)	谷梅 2 号	6	[29]
<i>Pi-a</i>	B90002	Aichi Asahi	11	[30]
<i>Pi-k</i>	PO6-6,Ca89 等	Kusahue	11	[31]
<i>Pi-1</i>	IK81-3,PO6-6 等	LAC	11	[32]
<i>Pik-h/Pi-54</i>	H05-56-1 等	K3	11	[33]
<i>Pik-m</i>	Ina 86-137 等	Tsuyuake	11	[34]
<i>Pik-p</i>	—	K60	11	[35]
<i>Pb1</i>	—	Modan	11	[22]
<i>Pi-sh</i>	Kyu77-07A	Shin-2	1	[36]
<i>Pi-t</i>	V86010	K59	1	[37]
<i>Pi-37</i>	CHL1405 等	St. No. 1	1	[38]
<i>Pi-b</i>	BN209	IR24, BL1	2	[39]
<i>Pi-21</i>	—	Owarihatamochi	4	[40]
<i>Pi-63</i>	—	Kahei	4	[41]
<i>Pi5/Pi3/Pi-1</i>	PO6-6 等	Tetep	9	[42]
<i>Pi-56</i>	PO6-6 等	三黄占 2 号	9	[43]
<i>Pi-ta</i>	IK81-3,K81-25 等	Pai-kan-tao 等	12	[44]

病地区也不同,不同的抗性基因抗性谱也不同。而稻瘟病菌的高度多样性和变异性等特点,也是抗性基因多样性的原因。*Pigm*是一个位于第6号染色体的广谱性稻瘟病抗性基因,供体亲本为谷梅4号,其与*Pi2*、*Pi9*、*Piz-t*、*Pi26*等基因同属于一个基因家族或是互为复等位基因,但彼此之间的抗谱具有明显差异。*Pigm*基因在粳稻中基本不存在,但对江苏、安徽、湖北、广东等地区的代表性稻瘟病菌种均有较好的抗性,统计表明,其对于来自世界各地的50余种菌株均表现出抗性^[18]。*Pi2*抗菌谱也相当广,对来自我国13个地区的790余种菌株均表现出抗性^[19]。*Pi9*同样也是一个稻瘟病广谱抗性基因,对21个稻瘟病小种具有抗性^[20]。

穗颈瘟对于水稻危害最为严重,而*Pb1*所介导的抗性是持久性的,并且是成株期抗性和穗颈瘟抗性^[21],这种抗性已被用于许多优良品种中^[22]。研究表明,在育种工作当中,可通过选择合适的基因组合来更好地达到对稻瘟病的抗性作用,如*Pita+Pia*或*Pita+Pi3/5/i*双基因聚合的水稻品种均有高抗病的特性^[4]。

目前已克隆的36个稻瘟病抗性基因对于稻瘟病产生抗性的生物学过程各有不同,根据蛋白结构的不同被细分为4类:一是NBS-LRR(nucleotide-binding site and leucin-rich repeat)类蛋白,如*Pi1*、*Pib*、*Pi9*等29个抗性基因;二是RLK(receptor like kinases)类蛋白,如*Pid2*,主要通过单个氨基酸差异来区别抗感病基因;三是富含脯氨酸结构域蛋白,如*Pi21*,主要通过蛋白功能的失活来产生抗性;四是富含ARM重复序列蛋白,如*Ptr*,其抗性与*Pita*相关,且是单子叶植物所特有的基因^[23]。

3 水稻抗性蛋白与稻瘟病菌无毒蛋白间的互作机制

无毒基因作为一类能够诱导植物产生抗病性的病原物遗传因子,在稻瘟病菌与水稻植株产生相互作用的过程中,能够转录翻译成无毒蛋白,接着水稻中的R基因能够识别相对应的无毒蛋白,进而产生抗性^[45]。目前从稻瘟病菌中鉴定并克隆的无毒基因有12个,分别是*AvrPita*、*PWL1*、*PWL2*、*ACE1*、*AvrPiz-t*、*Avr-Pik/km/kp*、*Avrpi9*、*Avr-Pii*、*Avr-Pia*、*Avr-Pib*、*AvrPi54*、*AvrPi-CO39*。已被克隆的无毒基因中,除*ACE1*外都编码分泌蛋白,而*ACE1*不分泌但编码聚酮合成酶^[46]。

目前已成对的抗性基因和无毒基因有*Pi-ta/AVR-Pita*^[47]、*Piz-t/AvrPiz-t*、*Pi9/Avrpi9*、*Pi-33/ACE1*、*Pia/Avr-Pia*、*Pib/Avr-Pib*、*Pii/Avr-Pii*、*Pik/km/kp/Avr-Pik/km/kp*、*Pi-CO39/AvrPi-CO39*、*Pi54/AvrPi54*。除*Pi9/Avrpi9*、*Pi-33/ACE1*、*Pib/Avr-Pib*互作关系未知外,绝大部分水稻稻瘟病抗性蛋白与无毒蛋白间的互作关系已被解析,可分为直接互作与间接互作。*Piz-t/AvrPiz-t*、*Pii/Avr-Pii*属于间接互作,*Pi-ta/AVR-Pita*、*Pia/Avr-Pia*、*Pik/km/kp/Avr-Pik/km/kp*、*Pi-CO39/AvrPi-CO39*、*Pi54/AvrPi54*则属于直接互作。

抗性蛋白与无毒蛋白直接互作有3种方式:一是符合经典“基因对基因学说”的一个抗病蛋白对应一种无毒蛋白,*Pi-ta*与*AVR-Pita*^[48]对应这种互作关系;二是2种抗病蛋白成对出现,且只对应一种无毒蛋白,*Pik-1*和*Pik-2*与*AVR-Pik*之间对应这一互作关系;三是2种抗病蛋白成对出现,与多个无毒蛋白互作,如*Os11gRGA4*和*Os11gRGA5*对*Pia*的抗性都是必需的^[49],但在防御反应的过程中,仅*RGAS-A*与*AVR-Pia*或*AVR1-CO39*互作,并起到重要作用。

4 展望

近些年来,由于分子生物学与生物信息学这2个学科的急速发展,水稻抗性基因的发掘鉴定、克隆及互作机制等方面的研究得到巨大进步。通过分子标记育种技术育成的抗病品种已经成功应用于农业生产当中。但是,随着病原菌生理小种的不断变异和种植环境的变化,单一稻瘟病抗性品种不足以应对这些问题,因此需要不断培育新的水稻稻瘟病抗性品种。基于以上问题,稻瘟病新基因的挖掘仍是水稻稻瘟病抗性分子研究的重要基础。基于目前的研究和育种现状,笔者认为还存在5个方面需要更深入的研究。1)分子育种缺乏广泛的有效抵抗多种稻瘟病菌的抗性基因。虽然近年来分子育种发展迅速,已经发现并克隆了大量的抗性基因,但这些基因在田间的抗性作用难以预测,导致在育种过程中,难以将这些抗性基因运用到相对应的致病菌株上。2)还需要开发创制更高效、且能够与抗性基因紧密连锁的分子标记,这对于育种工作中进行抗性基因的应用具有极大的帮助,能够将分子育种真正运用到实际育种工作当中。3)进一步开展抗性基因与无毒基因互作的分子机理研究,挖掘新的抗稻

瘟病基因,并通过转基因技术、基因编辑技术、单倍体技术等作物育种技术,培育具有广谱抗性的水稻新品种。4)对调控水稻稻瘟病抗性的不同路径进行深入研究,寻找更多安全有效的防治方法。5)在育种工作当中,可尝试选择合适的基因组合进行应用,以达到事半功倍的效果,但对其抗病的广谱性与持久性仍需要进一步研究。

参考文献:

- [1] 王军,杨杰,杨金欢,等. *Pi-ta*、*Pi-b* 基因在江苏粳稻穗颈瘟抗性育种中的价值分析[J]. 华北农学报,2012,27(6): 141-145.
- [2] DENG Y W,ZHAI K R,XIE Z,et al. Epigenetic regulation of antagonistic receptors confers rice blast resistance with yield balance[J]. Science,2017,355(6328):962-965.
- [3] PENNISI E. Armed and dangerous[J]. Science,2010,327(5967): 804-805.
- [4] 王小秋,杜海波,陈夕军,等. 江苏近年育成粳稻新品种 / 系的稻瘟病抗性基因及穗颈瘟抗性分析[J]. 中国水稻科学, 2020,34(5):413-424.
- [5] BORRELLI V M,BRAMBILLA V,ROGOWSKY P,et al. The enhancement of plant disease resistance using CRISPR/Cas9 technology[J]. Frontiers in Plant Science,2018,9:1245.
- [6] WILSON R A,TALBOT N J. Under pressure:investigating the biology of plant infection by *Magnaporthe oryzae*[J]. Nature Reviews Microbiology,2009,7:185-195.
- [7] 曹妮,陈渊,季芝娟,等. 水稻抗稻瘟病分子机制研究进展[J]. 中国水稻科学,2019,33(6):489-498.
- [8] 刘昕宇,刘木星,尹梓屹,等. 稻瘟病菌与水稻互作早期侵染机制研究进展[J]. 中国科学基金,2020,34(4):411-422.
- [9] 陈其国,韦淑亚,章萍. 水稻与稻瘟病菌互作的分子机制研究进展[J]. 中国稻米,2018,24(3):62-65.
- [10] 张红生,吴云雨,鲍永美. 水稻与稻瘟病菌互作机制研究进展[J]. 南京农业大学学报,2012,35(5):1-8.
- [11] JONES J D G,DANGL J L. The plant immune system[J]. Nature,2006,444(7117):323-329.
- [12] COLL N S,EPPLE P,DANGL J L. Programmed cell death in the plant immune system[J]. Cell Death and Differentiation, 2011,18(8):1247-1256.
- [13] 杨德卫,王莫,韩利波,等. 水稻稻瘟病抗性基因的克隆、育种利用及稻瘟菌无毒基因研究进展[J]. 植物学报,2019, 54(2):265-276.
- [14] FELIX G,DURAN J D,VOLKO S,et al. Plants have a sensitive perception system for the most conserved domain of bacterial flagellin[J]. The Plant Journal,1999,18(3):265-276.
- [15] 梁慧明. 论水稻抗稻瘟病天然免疫机制及抗病育种新策略[J]. 科技创新导报,2017,14(26):251,253.
- [16] 郝鲲,马建,程治军,等. 水稻抗稻瘟病基因资源与分子育种策略[J]. 植物遗传资源学报,2013,14(3):479-485.
- [17] WU Y Y,YU L,PAN C H,et al. Development of near-isogenic lines with different alleles of *Piz* locus and analysis of their breeding effect under Yangdao 6 background[J]. Molecular Breeding,2016,36:12.
- [18] DENG Y W,ZHU X D,SHEN Y,et al. Genetic characterization and fine mapping of the blast resistance locus *Pigm(t)* tightly linked to *Pi2* and *Pi9* in a broad-spectrum resistant Chinese variety[J]. Theoretical and Applied Genetics,2006,113(4):705-713.
- [19] CHEN H L,CHEN B T,ZHANG D P,et al. Pathotypes of *Pyricularia grisea* in rice fields of central and southern China[J]. Plant Disease,2001,85(8):843-850.
- [20] LIU G,LU G,ZENG L,et al. Two broad-spectrum blast resistance genes,*Pi9(t)* and *Pi2(t)*,are physically linked on rice chromosome 6[J]. Molecular Genetics and Genomics,2002,267(4):472-480.
- [21] FUJII K,HAYANO-SAITO Y,SAITO K,et al. Identification of a RFLP marker tightly linked to the panicle blast resistance gene,*Pb1*, in rice[J]. Breeding Science,2000,50(3):183-188.
- [22] NAGAO H,HARUHIKO I,TAKAHIRO K,et al. Durable panicle blast-resistance gene *Pb1* encodes an atypical CC-NBS-LRR protein and was generated by acquiring a promoter through local genome duplication[J]. The Plant Journal,2010,64(3):498-510.
- [23] ZHAO H J,WANG X Y,JIA Y L,et al. The rice blast resistance gene *Ptr* encodes an atypical protein required for broad-spectrum disease resistance[J]. Nature Communications,2018,9:2039.
- [24] DENG Y W,ZHU X D,SHEN Y,et al. Genetic characterization and fine mapping of the blast resistance locus *Pigm(t)* tightly linked to *Pi2* and *Pi9* in a broad-spectrum resistant Chinese variety[J]. Theoretical and Applied Genetics,2006,113(4):705-713.
- [25] 吴金红,蒋江松,陈惠兰,等. 水稻稻瘟病抗性基因 *Pi-2(t)* 的精细定位[J]. 作物学报,2002,28(4):505-509.
- [26] QU S H,LIU G F,ZHOU B,et al. 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[J]. Genetics,2006,172(3):1901-1914.
- [27] CHEN D X,CHEN X W,LEI C L,et al. Rice blast resistance of transgenic rice plants with *Pi-d2* gene[J]. Rice Science, 2010,17(3):179-184.
- [28] SHANG J J,TAO Y,CHEN X W,et al. Identification of a new rice blast resistance gene,*Pid3*,by genomewide comparison of paired nucleotide-binding site-leucine-rich repeat genes and their pseudogene alleles between the two sequenced rice genomes[J]. Genetics,2009,182(4):1303-1311.
- [29] 吴建利,庄杰云,柴荣耀,等. 水稻抗穗瘟基因的分子定位[J]. 植物病理学报,2000,30(2):111-115.

- [30] 曾晓珊,杨先锋,赵正洪,等. 稻瘟病抗病基因 *Pia* 的抗性分析及精细定位[J]. 中国科学:生命科学,2011,41(1):70-77.
- [31] ZHAI C,LIN F,DONG Z Q,et al. The isolation and characterization of *Pik*,a rice blast resistance gene which emerged after rice domestication[J]. New Phytologist,2011,189(1):321-334.
- [32] LI J B,LI D,SUN Y D,et al. Rice blast resistance gene *Pil* identified by MRG4766 marker in 173 Yunnan rice landraces[J]. Rice Genomics and Genetics,2012,3(3):13-18.
- [33] SHARMA T R,MADHAV M S,SINGH B K,et al. High-resolution mapping,cloning and molecular characterization of the *Pi-k^h* gene of rice, which confers resistance to *Magnaporthe grisea* [J]. Molecular Genetics and Genomics,2005,274(6):569-578.
- [34] LI L Y,WANG L,JING J X,et al. The *Pik^m* gene,conferring stable resistance to isolates of *Magnaporthe oryzae*,was finely mapped in a crossover- cold region on rice chromosome 11[J]. Molecular Breeding,2007,20(2):179-188.
- [35] WANG L,XU X K,LIN F,et al. Characterization of rice blast resistance genes in the *Pik* cluster and fine mapping of the *Pik-p* locus[J]. Phytopathology,2009,99(8):900-905.
- [36] TAKAHASHI A,HAYASHI N,MIYAO A,et al. Unique features of the rice blast resistance *Pish* locus revealed by large scale retrotransposon- tagging[J]. BMC Plant Biology,2010,10:175.
- [37] LI J B,SUN Y D,LIU H,et al. Genetic variation and evolution of the *Pit* blast resistance locus in rice[J]. Genetic Resources and Crop Evolution,2014,61(2):473-489.
- [38] CHEN S,WANG L,QUE Z Q,et al. Genetic and physical mapping of *Pi37(t)*,a new gene conferring resistance to rice blast in the famous cultivar St. No.1[J]. Theoretical and Applied Genetics,2005,111:1563-1570.
- [39] 刘洋,徐培洲,张红宇,等. 水稻抗稻瘟病 *Pib* 基因分子标记辅助选择与应用[J]. 中国农业科学,2008,41(1):9-14.
- [40] FUKUOKA S,OKUNO K. QTL analysis and mapping of *pi21*, a recessive gene for field resistance to rice blast in Japanese upland rice[J]. Theoretical and Applied Genetics,2001,103:185-190.
- [41] XU X,HAYASHI N,WANG C T,et al. Rice blast resistance gene *Pikahei-1(t)*,a member of a resistance gene cluster on chromosome 4,encodes a nucleotide-binding site and leucine-rich repeat protein[J]. Molecular Breeding,2014,34(2):691-700.
- [42] JEON J S,CHEN D,YI G H,et al. Genetic and physical mapping of *Pi5(t)*,a locus associated with broad-spectrum resistance to rice blast[J]. Molecular Genetics and Genomics,2003,269:280-289.
- [43] LIU Y,LIU B,ZHU X Y,et al. Fine-mapping and molecular marker development for *Pi56(t)*,a NBS-LRR gene conferring broad-spectrum resistance to *Magnaporthe oryzae* in rice [J]. Theoretical and Applied Genetics,2013,126(4):985-998.
- [44] BRYAN G T,WU K S,FARRALL L,et al. A single amino acid difference distinguishes resistant and susceptible alleles of the rice blast resistance gene *Pi-ta*[J]. The Plant Cell,2000,12(11):2033-2045.
- [45] DE WIT P J G M,MEHRABI R,VAN DEN BURG H A,et al. Fungal effector proteins:past,present and future[J]. Molecular Plant Pathology,2009,10(6):735-747.
- [46] JIA Y L,WANG Z H,SINGH P. Development of dominant rice blast *Pi-ta* resistance gene markers[J]. Crop Science,2002,42:2145-2149.
- [47] COLLEMARE J,PIANFETTI M,HOULLE A E,et al. *Magnaporthe grisea* avirulence gene *ACE1* belongs to an infection-specific gene cluster involved in secondary metabolism[J]. New Phytologist,2008,179:196-208.
- [48] OKUYAMA Y,KANZAKI H,ABE A,et al. 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.
- [49] RAY S,SINGH P K,GUPTA D K,et al. Analysis of *Magnaporthe oryzae* genome reveals a fungal effector, which is able to induce resistance response in transgenic rice line containing resistance gene,*Pi54*[J]. Frontiers in Plant Science,2016,7:1140.

Research Progress in Molecular Mechanisms of Rice Blast Resistance

CHENG Xin-jie, YUE Hong-liang, ZHANG Meng-long, SHI Wei, ZHU Guo-yong, DAI Jin-ying
(Jiangsu Coastal Area Institute of Agricultural Sciences, Yancheng 224002, China)

Abstract: Blast is a serious rice disease, and both domestic and overseas rice researchers wish to resolve the problem. Because of the high variability of *Magnaporthe grisea*, the causal agent of this disease, the general resistant varieties can not remain resistant to it for a long time. In recent years, some progress has been made in the research of rice blast resistance genes and resistance mechanisms, which provides a resource basis for breeding rice blast resistant varieties with lasting resistance and wide resistance spectrum. This paper reviews the research progress in rice blast resistance genes and molecular mechanisms of rice blast resistance, and also discusses and envisions the problems and challenges urgently needed to be resolved.

Key Words: Rice; Blast; Anti-disease gene; Molecular mechanism