

江苏水稻主导品种的稻瘟病抗性及抗性基因遗传多样性

李刚¹, 王健¹, 曹奎荣², 李军², 孙祥良², 程保山¹, 罗伯祥¹,
杨子博¹, 徐卫军¹, 唐久友^{3,4}, 储成才^{3,4}, 袁彩勇^{1*}

(1.江苏徐淮地区淮阴农业科学研究所/淮安市农业生物技术重点实验室, 江苏 淮安 223001; 2.嘉兴市农业科学研究院, 浙江 嘉兴 314016; 3.中国科学院遗传与发育生物学研究所, 北京 100101; 4.植物基因组学国家重点实验室, 北京 100101)

摘 要: 采用苗期喷雾接种和孕穗期注射接种法, 鉴定江苏省 49 个水稻主导品种的稻瘟病抗性, 利用 14 个抗性基因相关分子标记进行基因型鉴定和遗传多样性分析。结果表明: 江苏省水稻主导品种中, 未鉴定出高抗苗叶瘟和穗颈瘟的品种, 抗、中抗、中感、感和高感苗叶瘟的品种分别有 5、7、14、12 和 11 个, 抗、中抗、中感、感和高感穗颈瘟的品种分别有 2、8、6、9 和 24 个; 仅有 4 个品种对苗叶瘟和穗颈瘟的抗性均达到中抗及以上水平, 占 8.2%。14 对引物共检测出 35 个等位变异, 多态性信息含量变幅为 0.000 0~0.537 5, 平均为 0.339 8; 不同品种出现抗性基因的标记为 2~8 个, 39 个品种出现 5 个以上抗性基因标记(占 79.6%)。聚类结果显示, 49 个品种被聚为 3 个大类, 品种间的相似距离变幅为 0.000 0~0.857 1, 平均为 0.403 9, 聚类较为分散, 表明种质资源交流频繁, 有利基因的共享率较高。

关 键 词: 水稻; 主导品种; 稻瘟病; 抗性鉴定; 遗传多样性; 江苏

中图分类号: S511.2⁺2; S432.2⁺1 文献标志码: A 文章编号: 1007-1032(2017)03-0238-06

Blast resistance of the main rice cultivars in Jiangsu and genetic diversity of blast resistance genes

LI Gang¹, WANG Jian¹, CAO Kuirong², LI Jun², SUN Xiangliang², CHENG Baoshan¹, LUO Boxiang¹,

YANG Zibo¹, XU Weijun¹, TANG Jiuyou^{3,4}, CHU Chengcai^{3,4}, YUAN Caiyong^{1*}

(1.Huaiyin Institute of Agricultural Sciences in Xuhuai Region of Jiangsu/Huaian Key Laboratory of Agricultural Biotechnology, Huai'an 223001, China; 2.Jiaxing Academy of Agricultural Sciences, Jiaxing, 314016, China; 3.Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; 4.State Key Laboratory of Plant Genomics, Beijing 100101, China)

Abstract: Forty-nine main rice cultivars of Jiangsu were tested for resistance to rice blasts by inoculating through spraying in seedling stage and by inoculating through injection in booting stage. And 14 molecular markers were used to analyze the genotype and genetic diversity of blast resistance gene. The results showed that no rice cultivar tested exhibited high resistance to leaf blast and neck blast. Among the 49 materials, 5 cultivars exhibited resistance, 7 exhibited moderate resistance, 14 exhibited moderate susceptibility, 12 exhibited susceptibility and 11 exhibited high susceptibility to neck blast; 2 cultivars exhibited resistance, 8 exhibited moderate resistance, 6 exhibited moderate susceptibility, 9 exhibited susceptibility and 24 exhibited high susceptibility to leaf blast. Only 4 cultivars simultaneously exhibited resistance and moderate resistance to leaf blast and neck blast (8.2%). Thirty-five alleles had been tested by 14 molecular markers, variation range of polymorphism information content was 0.000 0~0.537 5, with an average of 0.339 8. Two to

收稿日期: 2016-01-07

修回日期: 2017-03-08

基金项目: 中国科学院战略性先导科技专项(XDA08010401); 浙江省科学技术厅项目(2016C32104); 淮安市应用研究与科技攻关(农业)计划(HAN2015008, HAN201613)

作者简介: 李刚(1984—), 男, 甘肃天水人, 硕士, 助理研究员, 主要从事水稻遗传育种与高效栽培研究, gansuligang@126.com; *通信作者, 袁彩勇, 研究员, 主要从事水稻遗传育种研究, hysdycy@163.com

eight resistance genes were found for each cultivar, at least five resistance genes were found in 39 materials (79.6 %). The cluster analysis result showed that the 49 cultivars were clustered into 3 groups, and the similarity distance variation range was 0.000 0–0.857 1, with an average of 0.403 9. And 49 rice cultivars dispersed in the clustering figure, indicating frequent exchanges between germplasm resources and high sharing rate of valuable genes.

Keywords: rice; cultivars; rice blast; resistance evaluation; genetic diversity; Jiangsu

稻瘟病造成水稻年产量损失 10%~30%^[1-2]。近些年, 稻瘟病在全国各稻区持续发生, 且有逐渐加重趋势。江苏省水稻种植面积稳定在 220 万 hm^2 以上, 是稻瘟病发病的高危地区^[3]。2015 年, 全省稻瘟病发生面积达 98 万 hm^2 , 是 2013 年的 5.3 倍, 危害程度为近 30 年之最^[4]。

长期以来, 稻瘟病的防治主要以化学防治为主, 不仅增加生产成本、破坏农田水体环境, 而且稻米中的农药残留对人体健康产生严重危害^[6]。发掘新的广谱抗病基因, 拓宽育种材料的遗传基础, 育成具有主效抗病基因或多基因聚合的水稻品种, 不仅经济有效, 而且对水稻高产、稳产、降低环境污染均起到重要作用^[7]。同时, 对抗病品种基因型鉴定及遗传多样性分析, 对于育种家合理选择配组亲本、解析品种抗病机理具有重要价值。水稻主导品种是由农技推广部门遴选、应用于生产实践的新品种, 必须具有高产、优质、抗病、适应性广等特点, 尤其应对稻瘟病抗性强。新审定品种在推广种植 3~5 年后, 抗性会逐渐丧失, 究其原因是稻瘟病生理小种多、变化速度快、致病力差异大^[5], 因此, 必须定期对主导品种进行稻瘟病抗性评估。笔者采用苗期喷雾接种和孕穗期注射接种法, 对江苏省近年来审定的 49 个水稻主导品种进行苗叶瘟和穗颈瘟的抗性鉴定, 利用与抗病基因紧密连锁的分子标记分析了主导品种抗稻瘟病基因的突变状况和遗传背景, 了解江苏省水稻主导品种的稻瘟病抗性水平和抗病基因分布状况, 以期为主导品种遴选提供参考, 为抗病新品种选育提供有利的种质资源。

1 材料与方法

1.1 材料

选取 2010—2015 年《江苏省主要农作物推介名录》的 49 个水稻主导品种。在全省采集并分离 6

个稻瘟病优势菌株(ZB₉、ZC₁₁、ZD₅、ZE₃、ZF、ZG₁), 连续 2 年进行人工接种鉴定, 以丽江黑谷新团(LTH)为感病对照。

1.2 方法

1.2.1 水稻品种的稻瘟病抗性鉴定

试验于 2015、2016 年正季在江苏省淮安市清江浦区盐河镇国家稻麦科研育种创新基地进行。稻瘟病菌孢子培养采用张磊等^[3]的方法, 稻瘟病菌产生大量孢子后, 先配制单个菌株的孢子悬液(120 倍显微镜视野下有 20 个左右孢子), 再将 6 种孢子悬液按相同比例混合。苗叶瘟接种采用沈瑛等^[6]的方法, 接种后 10 d, 参照国际统一标准调查发病情况: 0~2 级为高抗(HR)、抗(R)和中抗(MR), 3~5 级为中感(MS)、感(S)和高感(HS)。穗茎瘟接种和调查采用张锦文^[8]的方法: 0 级为无病(HR); 1 级枝梗瘟较少(R); 3 级枝梗瘟较多(MR); 5 级穗颈或主轴发病、谷粒相对饱满(MS); 7 级穗颈发病、谷粒不饱满、秕粒较多(S); 9 级穗颈发病、损失率 80%以上(HS)。综合抗性水平=(苗叶瘟病级×25%+穗颈瘟病级×25%+穗颈瘟损失指数病级×50%)。

1.2.2 水稻品种抗稻瘟病基因型鉴定及聚类分析

采用改良的 CTAB 法^[9], 选用与 14 个抗病基因(*Pi1*^[10]、*Pi2*^[11]、*Pi5*^[12]、*Pi9*^[13]、*Pi33*^[14]、*Pi36*^[15]、*Pia*^[16]、*Pib*^[17]、*Pita*^[18]、*Pid2*^[19]、*Pik*^[20]、*Pikm*^[21]、*Pigm*^[22]、*Pish*^[23])紧密连锁的分子标记进行 PCR 扩增反应, 引物由上海生工生物工程技术有限公司合成。PCR 反应体系总体积 20 μL , 包括 10 μL 2×*Taq* PCR MasterMix, 1 μL 模板 DNA, 正、反向引物各 1 μL , 7 μL ddH₂O。PCR 反应程序为: 94 $^{\circ}\text{C}$ 预变性 5 min; 94 $^{\circ}\text{C}$ 变性 45 s, 45~60 $^{\circ}\text{C}$ (视不同引物而定)退火 45 s, 72 $^{\circ}\text{C}$ 延伸 1 min, 34 个循环; 72 $^{\circ}\text{C}$ 延伸 8 min, 4 $^{\circ}\text{C}$

保存。8 μ L 扩增产物与 1 μ L Loading buffer 混合后，在 3 %琼脂糖凝胶上电泳，在凝胶成像系统中拍照。依据标记对应抗性基因片段的大小，参照 Marker 对扩增条带赋值，判断每个品种中 14 个基因的有无。采用软件 NTSYSpc 2.10e 非加权算术平均组对方法(UPGMA)进行聚类分析。

2 结果与分析

2.1 供试水稻品种的稻瘟病抗性

水稻品种苗叶瘟和穗颈瘟人工接种鉴定结果

(表 1)表明，连粳 10 号、盐稻 10 号、南粳 44、宁粳 5 号、常农粳 5 号对苗叶瘟和穗茎瘟的抗性反应差异较大。未鉴定出对苗叶瘟和穗颈瘟均达高抗水平的品种。对苗叶瘟表现为抗、中抗、中感、感及高感的品种分别有 5、7、14、12 和 11 个；对穗颈瘟表现为 1 级、3 级、5 级、7 级和 9 级的品种分别有 2、8、6、9 和 24 个；仅有 4 个品种(淮稻 5 号、淮稻 14 号、泗稻 12 号、南粳 5055)对苗叶瘟和穗颈瘟均达到中抗及以上水平(占 8.2 %)；综合抗性水平达到中感以上(5 级)品种 19 个，占 38.8 %。

表 1 江苏省水稻主导品种的稻瘟病抗性

Table 1 The blast resistance of the main rice cultivars in Jiangsu

序号	品种	推广区域	苗叶瘟 抗性	穗颈瘟 病级	综合抗性 水平	序号	品种	推广区域	苗叶瘟 抗性	穗颈瘟 病级	综合抗性 水平
1	徐稻 3 号	中熟中粳区	MS	5	4.00	26	南粳 5055	迟熟中粳区	R	1	0.50
2	徐稻 4 号	中熟中粳区	S	9	5.50	27	南粳 9108	迟熟中粳区	MS	9	7.00
3	徐稻 5 号	中熟中粳区	MS	9	6.00	28	宁粳 5 号	迟熟中粳区	HS	3	3.50
4	连粳 6 号	中熟中粳区	S	9	6.50	29	扬辐粳 8 号	迟熟中粳区	S	9	7.50
5	连粳 7 号	中熟中粳区	MR	7	5.00	30	扬粳 113	中熟中粳区	MR	5	3.50
6	连粳 9 号	中熟中粳区	HS	9	8.00	31	扬粳 4038	早熟晚粳区	MS	7	4.50
7	连粳 10 号	中熟中粳区	MR	9	6.50	32	扬粳 4227	早熟晚粳区	S	9	8.50
8	连粳 11 号	中熟中粳区	MS	9	7.00	33	扬育粳 2 号	迟熟中粳区	MS	7	4.50
9	泗稻 12 号	中熟中粳区	R	3	1.50	34	镇稻 10 号	早熟晚粳区	MS	9	6.00
10	泗稻 785	中熟中粳区	S	9	7.50	35	镇稻 11 号	早熟晚粳区	MS	9	6.00
11	淮稻 5 号	迟熟中粳区	R	1	0.50	36	镇稻 14 号	迟熟中粳区	S	7	6.00
12	淮稻 7 号	迟熟中粳区	MS	3	3.50	37	镇稻 16 号	早熟晚粳区	MR	5	3.50
13	淮稻 8 号	中熟中粳区	HS	9	8.00	38	武陵粳 1 号	迟熟中粳区	MR	9	5.50
14	淮稻 11 号	中熟中粳区	HS	9	8.00	39	武香粳 14 号	早熟晚粳区	S	7	6.00
15	淮稻 13 号	迟熟中粳区	HS	9	7.00	40	武运粳 21 号	中熟中粳区	S	5	5.50
16	淮稻 14 号	中熟中粳区	R	3	1.50	41	武运粳 23 号	早熟晚粳区	HS	9	9.00
17	淮稻 18 号	迟熟中粳区	MR	5	3.50	42	武运粳 24 号	迟熟中粳区	HS	9	9.00
18	盐稻 10 号	迟熟中粳区	R	9	6.00	43	武运粳 27 号	中熟中粳区	MS	3	2.50
19	盐粳 11 号	中熟中粳区	S	9	6.50	44	武运粳 30 号	早熟晚粳区	S	7	6.00
20	盐粳 12 号	中熟中粳区	S	7	6.00	45	常农粳 5 号	早熟晚粳区	HS	3	4.50
21	盐粳 13 号	迟熟中粳区	MS	7	4.50	46	苏香粳 3 号	中熟中粳区	S	7	6.00
22	盐丰稻 2 号	中熟中粳区	MS	9	7.00	47	华粳 5 号	中熟中粳区	HS	9	9.00
23	南粳 44	早熟晚粳区	HS	3	3.50	48	华瑞稻 1 号	中熟中粳区	MS	9	7.00
24	南粳 45	迟熟中粳区	MS	3	2.00	49	苏秀 10 号	中熟中粳区	MR	5	3.50
25	南粳 46	中熟晚粳区	HS	9	8.00	CK	丽江黑谷新团	云南粳型	HS	9	9.00

2.2 水稻品种抗稻瘟病基因的分布

对供试品种的 14 个抗稻瘟病基因进行分子检

测，结果(图 1)表明，供试品种包含了 12 个分子标记对应的抗性基因，均检测到 *Pid2* 基因，未检测到 *Pigm* 和 *Pish* 基因。携带有 *Pia*、*Pik*、*Pi33*、*Pib*、

Pita、*Pi9*、*Pi5*、*Pi36*、*Pi1*、*Pikm*、*Pi2* 基因的品种依次为 44 个(89.8 %)、43 个(87.8 %)、22 个(44.9 %)、18 个(36.7 %)、17 个(34.7 %)、15 个(30.6 %)、14 个(28.6 %)、14 个(28.6 %)、8 个(16.3 %)、7 个(14.3 %)和 2 个(4.1 %)。39 个品种含有 5 个以上抗性基因，占总数的 79.6 %，其中泗稻 785、南粳 5055、武运粳 30 和苏秀 10 号含有 7 个抗性基因，淮稻 18 号和南粳 46 携带 8 个抗性基因(表 2)。

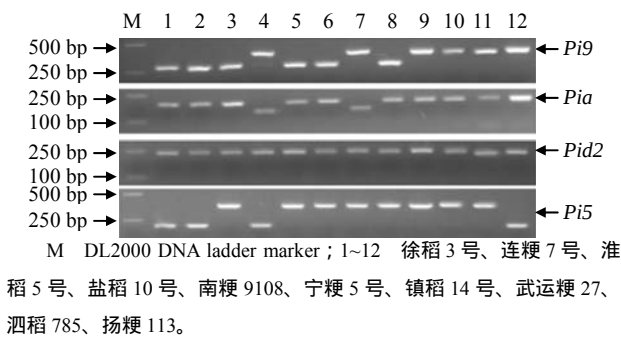


图 1 部分品种抗病基因的 PCR 扩增结果

Fig.1 PCR result for partial cultivars with molecular markers of resistant genes

表 2 江苏省水稻主导品种含有的标记选择抗性基因数

Table 2 The number of resistant gene harbored in different rice cultivars in Jiangsu

水稻品种	抗性基因数
扬辐粳 8 号	2
盐粳 11 号, 镇稻 10 号, 武运粳 23 号	3
连粳 10 号, 盐粳 12 号, 南粳 9108, 扬粳 4227, 镇稻 11 号, 华粳 5 号	4
徐稻 3 号, 徐稻 4 号, 徐稻 5 号, 连粳 6 号, 连粳 11 号, 泗稻 12 号, 淮稻 5 号, 淮稻 7 号, 淮稻 8 号, 淮稻 11 号, 淮稻 13 号, 淮稻 14 号, 盐丰 2 号, 宁粳 5 号, 扬育粳 2 号, 镇稻 14 号, 镇稻 16 号, 武陵粳 1 号, 武香粳 14 号, 武运粳 21 号, 武运粳 24 号, 武运粳 27 号, 常农粳 5 号, 苏香粳 3 号	5
连粳 7 号, 连粳 9 号, 盐稻 10 号, 盐粳 13 号, 南粳 44, 南粳 45, 扬粳 113, 扬粳 4038, 华瑞稻 1 号	6
泗稻 785, 南粳 5055, 武运粳 30, 苏秀 10 号	7
淮稻 18 号, 南粳 46	8

2.3 基于抗性标记的水稻品种的聚类

抗性基因的分子标记检测结果(表 3)表明,14 对引物在水稻品种中共检测出 35 个等位变异,每对引物所检测到的等位变异数为 1~4 个,平均为 2.5 个。引物位点的多态性信息含量变幅为 0.000 0~0.537 5,平均为 0.339 8,表明引物的多态性较小。品种间的相似距离变幅为 0.000 0~0.857 1,平均为 0.403 9,有 3 对品种之间相似距离较近(徐稻 3 号与连粳 6 号、连粳 9 号与华瑞稻 1 号、淮稻 5 号与淮稻 14 号)。

聚类分析将 49 个水稻品种分为 3 个大类(图 2)。镇稻 10 号、扬粳 4227 及扬辐粳 8 号为第 I 大类,连粳 10 号、武陵粳 1 号及南粳 9108 为第 III 大类,其余 43 个品种集中为第 II 大类,占供试品种总数的 87.8 %。水稻品种在聚类图中较为分散,表明种质资源交流频繁,有利基因的共享率较高。

表 3 抗性基因检测结果

Table 3 The molecular result information of resistant genes

抗性基因	扩增多态性	多态性信息含量	标记预测抗性基因频率	扩增产物片段长度/bp
<i>Pi1</i>	4	0.418 6	0.714 3	237
<i>Pi2</i>	2	0.301 5	0.755 1	143
<i>Pi5</i>	2	0.313 9	0.734 7	484
<i>Pi9</i>	2	0.334 6	0.693 9	291
<i>Pi33</i>	3	0.430 0	0.510 2	166
<i>Pi36</i>	3	0.423 6	0.632 7	119
<i>Pia</i>	2	0.191 8	0.877 6	189
<i>Pib</i>	2	0.356 8	0.632 7	350
<i>Pita</i>	2	0.350 5	0.653 1	1 042
<i>Pid2</i>	1	0.000 0	1.000 0	233
<i>Pik</i>	2	0.191 8	0.877 6	176
<i>Pikm</i>	4	0.436 7	0.693 9	156
<i>Pigm</i>	3	0.537 5	0.530 6	236
<i>Pish</i>	3	0.470 7	0.591 8	207

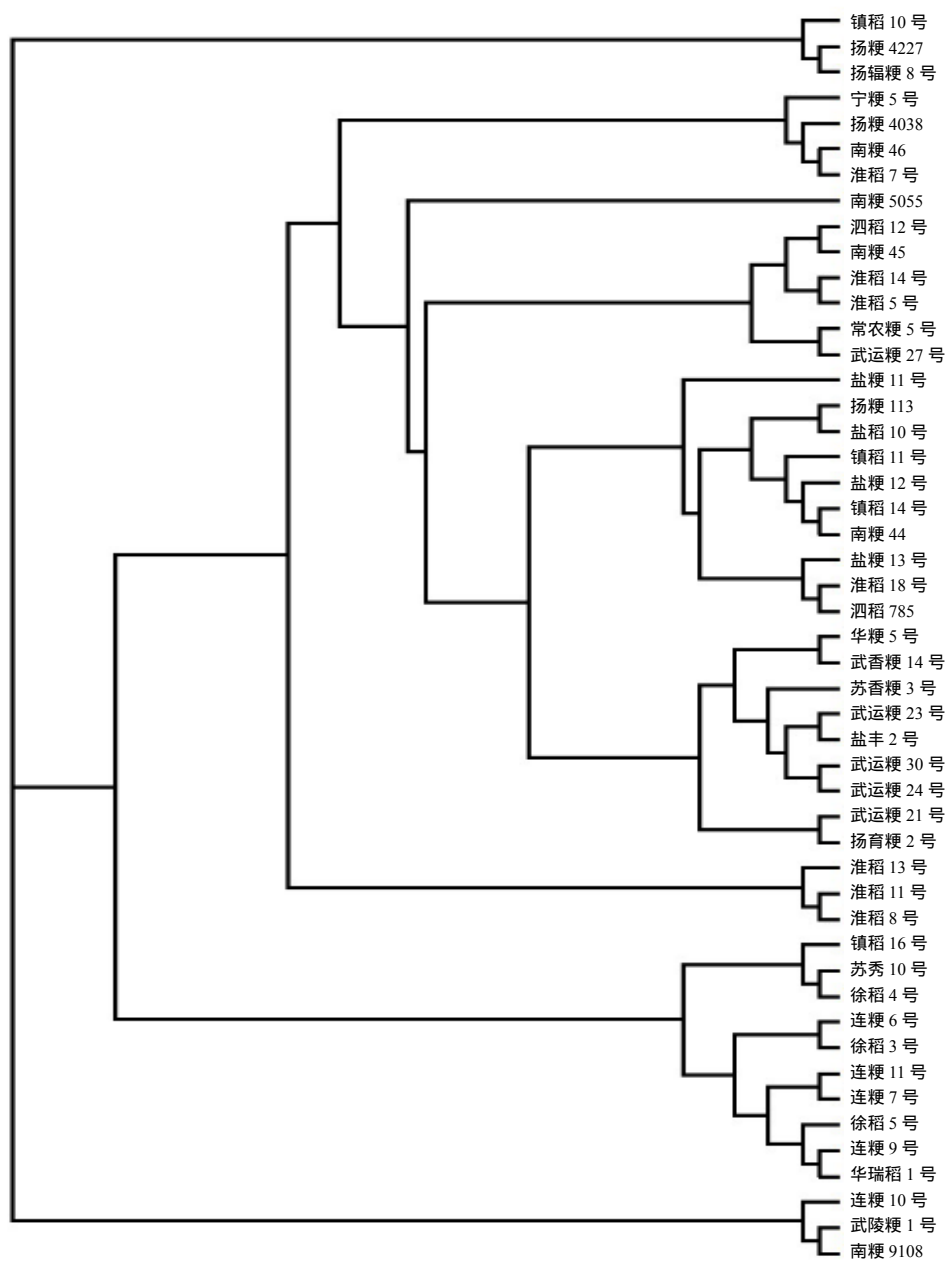


图 2 基于抗稻瘟病基因多态性的水稻品种聚类

Fig.2 Dendrogram of rice cultivars based on polymorphism of blast resistance genes

3 讨论

采用田间自然鉴定和苗期接种鉴定的方法，对不同稻区的种质资源和品种进行的抗性鉴定，已有多次报道^[3,5-8,10-20]。在抗性基因定位与克隆时，研究者主要依据水稻品种的苗叶瘟抗性水平，而在选育抗病品种时，主要依据品种的穗颈瘟抗性表现。学者们对于苗叶瘟和穗颈瘟之间的相关性存在较大争议。张磊等^[3]试验发现，同一主效基因对苗叶瘟和穗颈瘟的抗性呈极显著正相关，而 ZHUANG 等^[24]研究认为，二者之间存在较大差异。鉴于稻瘟病生理小种多及环境因素对鉴定结果的影响，笔者选用稻瘟

病严重发生年份采集的强致病菌，用温室喷雾接种和田间注射接种法同时进行苗叶瘟和穗颈瘟抗性鉴定。结果表明，苗叶瘟发病较重的品种，穗颈瘟发病一般较重；苗叶瘟抗性较好的品种，其穗颈瘟抗性存在抗感分离现象，如连粳 10 号、盐稻 10 号、南粳 44、宁粳 5 号、常农粳 5 号几个品种的苗叶瘟和穗颈瘟抗性差异较大。49 个水稻主导品种中，仅有 4 个品种(淮稻 5 号、淮稻 14 号、泗稻 12 号、南粳 5055)对苗叶瘟和穗颈瘟均能达到中高抗水平，可直接作为育种亲本。

利用关联分子标记对江苏水稻主导品种中的抗性基因分布和遗传背景进行分析，结果表明，携

带抗病基因较少的品种,其抗病性较差;含有 5 个以上抗病基因的品种,其抗性较好。抗病基因 *Pita* 对于江苏的生理小种抗性表现较好,其余基因表现不明显。聚类分析表明,江苏水稻主导品种间的相似距离较近,遗传多样性较差,育种种质资源交流频繁,资源共享率较高,但这种基因的同质化现象,易导致病害在各稻区快速扩散传播,因此,水稻新品种培育应注重遗传背景多样性,引进不同稻区的基因资源,同时聚合多个抗病基因,培育和推广具有垂直抗性的水稻新品种。

参考文献:

- [1] TALBOT N J .On the trail of a cereal killer :exploring the biology of *Magnaporthe grisea*[J] . Annu Rev Microbiol , 2003 , 57 : 177–202 .
- [2] DEAN R A , TALBOT N J , EBBOLE D J , et al . The genome sequence of the rice blast fungus *Magnaporthe grisea*[J] . Nature , 2005 , 434(4) : 980–986 .
- [3] 张磊,张启军,程兆榜,等 . 4 套水稻稻瘟病鉴别品种对江苏地区主要稻瘟病菌株的抗性分析[J] . 江苏农业学报, 2010 , 26(5) : 948–953 .
- [4] 田子华 . 2014 年江苏省主要农作物病虫害发生与防治及 2015 年发生趋势分析[EB/OL] . <http://www.agroinfo.com.cn>2015–01–20 .
- [5] 肖佳雷,张国民,辛爱华,等 . 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 .
- [6] 沈瑛,朱培良,袁筱萍,等 . 中国稻瘟病菌的遗传多样性[J] . 植物病理学报, 1993 , 23(4) : 309–313 .
- [7] 吴建利,庄杰云,李德葆,等 . 水稻对稻瘟病抗性的分子生物学研究进展[J] . 中国水稻科学, 1999 , 13(2) : 123–128 .
- [8] 张锦文,谭亚玲,洪汝科,等 . 高原粳稻子预 44 抗稻瘟病基因遗传分析和定位[J] . 中国水稻科学, 2009 , 23(1) : 31–35 .
- [9] 邱福林,王和和,陈洁,等 . 利用水稻突变体大量筛选的 DNA 微量快速提取法[J] . 中国水稻科学, 2006 , 20 (3) : 329–332 .
- [10] 刘士平,李信,汪朝阳,等 . 利用分子标记辅助选择改良珍汕 97 的稻瘟病抗性[J] . 植物学报, 2003 , 45(11) : 1346–1350 .
- [11] JIANG J S , WANG S P . Identification of a 118 kb DNA fragment containing the locus of blast resistance gene *Pi-2(t)* in rice[J] . Mol Genet Genomics , 2002 , 268(2) : 249–252 .
- [12] 王宁 . *Pi5* 基因的分子标记辅助选育及转甘薯储藏蛋白基因的抗稻瘟病水稻新材料培育[D] . 杭州 : 浙江大学, 2012 .
- [13] 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 .
- [14] BERRUYER R , ADREIT H , MILAZZO J , et al . Identification and fine mapping of *Pi33* , the rice resistance gene corresponding to the *magnaporthe grisea* avirulence gene *ACE1*[J] . Theor Appl Genet , 2003 , 107(6) : 1139–1147 .
- [15] LIU K , MUSE S V . PowerMarker : an integrated analysis environment for genetic marker analysis[J] . Bioinformatics , 2005 , 21(9) : 2128–2129 .
- [16] 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 .
- [17] 时克,雷财林,程治军,等 . 稻瘟病抗性基因 *Pita* 和 *Pib* 在我国水稻主栽品种中的分布[J] . 植物遗传资源学报, 2009 , 10(1) : 21–26 .
- [18] 王忠华,贾育林,吴殿星,等 . 水稻抗稻瘟病基因 *Pi-ta* 的分子标记辅助选择[J] . 作物学报, 2004 , 30(12) : 1259–1265 .
- [19] CHEN X W , LI S G , XU J C , et al . Identification of two blast resistance genes in a rice variety Digu[J] . Journal of Phytopathology , 2004 , 152(2) : 77–85 .
- [20] 杨小林 . 湖北省稻瘟病重发区病菌群体致病性分化性及水稻抗稻瘟基因的分析[D] . 武汉 : 华中农业大学, 2012 .
- [21] LI L Y , WANG L , JING J X , et al . The *Pi-km* 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 .
- [22] 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] . Theor Appl Genet , 2006 , 113(4) : 705–713 .
- [23] AKIRA T , NAGAO H , AKIO M , et al . Unique features of the rice blast resistance *Pish* locus revealed by large scale retrotransposon-tagging[J] . BMC Plant Biology , 2010 , 10 : 175 .
- [24] ZHUANG J Y , MA W B , WU J L , et al . Mapping of leaf and neck blast resistance genes with resistance gene analog , RAPD and RFLP in rice[J] . Euphytica , 2002 , 128(3) : 363–370 .

责任编辑: 罗慧敏

英文编辑: 罗 维