

张善磊, 孙旭超, 陈 涛, 等. *Pi-ta*、*Pi-5*、*Pi-km* 和 *Pi-b* 基因在粳稻品种(系)中的分布及对穗颈瘟的抗性[J]. 江苏农业学报, 2018, 34(5): 961-971.

doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2018.05.001

Pi-ta、*Pi-5*、*Pi-km* 和 *Pi-b* 基因在粳稻品种(系)中的分布及对穗颈瘟的抗性

张善磊, 孙旭超, 陈 涛, 赵春芳, 朱 镇, 赵庆勇, 周丽慧, 赵 凌, 姚 姝, 王才林

(江苏省农业科学院粮食作物研究所/江苏省优质水稻工程技术研究中心/国家水稻改良中心南京分中心, 江苏 南京 210014)

摘要: 利用稻瘟病抗性基因 *Pi-ta*、*Pi-5*、*Pi-km*、*Pi-b* 的功能标记, 对国内外 238 份粳稻品种(系)进行基因检测, 结合穗颈瘟鉴定结果, 明确 4 个抗性基因的区域分布特点, 评估其对穗颈瘟的抗性效果。*Pi-ta* 和 *Pi-b* 主要分布在东北、长江中下游及西南地区品种(系)中, *Pi-5* 和 *Pi-km* 在西南地区品种中的分布高于其他地区。238 份粳稻品种(系)中含 *Pi-ta*、*Pi-5*、*Pi-km*、*Pi-b* 单个抗性基因的品种(系)分别有 33、30、29 和 38 份; 含 2 个抗性基因的品种(系)共有 66 份, 其中含 *Pi-ta*/*Pi-b* 的品种(系)最多, 有 28 份; 同时含 3 个抗性基因的品种(系)有 12 份; 4 个基因均不含有的品种(系)有 30 份。*Pi-ta* 对穗颈瘟的抗性效果最好, 感病率为 0, 病情指数为 22.73; 其次是 *Pi-5* 和 *Pi-km* 基因, 病情指数分别为 59.17 和 70.69; *Pi-b* 对穗颈瘟的抗性效果最差, 感病率为 86.84%, 病情指数为 83.55。双基因组合对穗颈瘟的抗性效果依次为: *Pi-ta*/*Pi-5* > *Pi-ta*/*Pi-km* > *Pi-ta*/*Pi-b* > *Pi-5*/*Pi-km*; 3 份同时含有 *Pi-ta*、*Pi-5*、*Pi-km* 3 基因的品种表现出最强的穗颈瘟抗性。

关键词: 粳稻; 穗颈瘟; 抗性基因; 分子标记

中图分类号: S511.2⁺20.34

文献标识码: A

文章编号: 1000-4440(2018)05-0961-11

Distribution of *Pi-ta*, *Pi-5*, *Pi-km* and *Pi-b* genes in japonica rice varieties (lines) and their relationship with neck blast resistance

ZHANG Shan-lei, SUN Xu-chao, CHEN Tao, ZHAO Chun-fang, ZHU Zhen, ZHAO Qing-yong, ZHOU Li-hui, ZHAO Ling, YAO Shu, WANG Cai-lin

(Institute of Food Crops, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences/Jiangsu High Quality Rice R&D Center/Nanjing Branch of China National Center for Rice Improvement, Nanjing 210014, China)

Abstract: To state the region distribution of *Pi-ta*, *Pi-5*, *Pi-km*, *Pi-b* genes and their relationship with neck blast resistance, 238 japonica rice varieties (lines) from different regions of China and abroad were genotyped using the functional

收稿日期: 2018-02-02

基金项目: 国家科技支撑计划项目(2015BAD01B02); 江苏省重点研发项目(BF2016370); 江苏省农业科技自主创新基金项目[SCX(17)1063]; 现代农业产业技术体系项目(CARS-01-62)

作者简介: 张善磊(1990-), 男, 安徽六安人, 硕士研究生, 主要从事水稻遗传育种研究。(Tel) 18801586930; (E-mail) 415407262@qq.com

通讯作者: 王才林, (Tel) 025-84390317; (E-mail) clwang@jaas.ac.cn

markers of the four genes and their disease reactions were detected to evaluate the effects of these genes on the resistance of neck blast. *Pi-ta* and *Pi-b* distributed in the Northeast, the middle and lower reaches of the Yangtze River and Southwest of China, while *Pi-5* and *Pi-km* were more inclined to the Southwest China than other regions. Moreover, 33, 30, 29 and 38 varieties (lines) were detected to carry the single gene of *Pi-ta*, *Pi-5*, *Pi-km* and *Pi-b*, respectively. A total of 66 varieties (lines) carried

two resistance genes and there were 28 varieties (lines) harboring *Pi-ta*/*Pi-b* which was much higher than other gene combinations. There were 12 varieties (lines) carrying three resistance genes *Pi-ta*, *Pi-5* and *Pi-km*. Thirty varieties (lines) were detected with no resistance gene. *Pi-ta* gene had the best effects to neck blast resistance with a prevalence of 0 and a disease index of 22.73, followed by *Pi-5* and *Pi-km* genes with a disease index of 59.17 and 70.69, respectively. The resistance of *Pi-b* gene was the lowest among them with a prevalence of 86.84 and a disease index of 83.55. The effects of double genes to neck blast resistance showed that *Pi-ta*/*Pi-5*>*Pi-ta*/*Pi-km*>*Pi-ta*/*Pi-b*>*Pi-5*/*Pi-km*. Three varieties containing *Pi-ta*/*Pi-5*/*Pi-km* genes were detected and showed the strongest effects to neck blast resistance.

Key words: japonica rice; neck blast; resistance genes; molecular marker

稻瘟病是由子囊菌 [*Magnaporthe grisea* (Herbert) Barr, 无性态 *Pyricularia grisea* (Cooke) Sacc.] 引起的强流行性农作物病害之一,如遇高温、高湿的适宜环境条件,短期即可爆发流行^[1-3]。近年来,中国局部地区在 2006 年、2014 年和 2015 年出现稻瘟病的大爆发和大流行,据统计,3 年发病面积均超出 $5.0 \times 10^6 \text{ hm}^2$,造成的实际产量损失均超过 $5.0 \times 10^5 \text{ t}$ ^[4]。稻瘟病一直是水稻生产的重要病害,尤以穗颈瘟威胁最大。水稻穗期病菌侵入穗部形成暗褐色小点,后逐渐扩展到整个穗颈,使穗颈坏死,阻断养分输送,从而造成白穗,轻则减产 10%~20%,重则减产 40%~50%以上,个别重发田块甚至绝收^[5]。

生产上依赖喷施化学药剂防治稻瘟病,不仅会增加种植成本,还会带来环境污染和食品安全等问题^[6-7]。并且稻瘟病菌生理小种不断演化,抗药性逐渐增强^[8]。实践表明,选育和推广抗病品种是防治该病流行最经济、有效的手段^[9-10]。随着分子生物学和基因组学研究的深入,迄今为止,至少有 350 个微效 QTL 和 86 个主效抗病基因被报道^[11],这些基因成簇地分布于水稻染色体上,其中有 24 个基因已被成功克隆^[12],且 *Pi-ta*^[13]、*Pi-5*^[14]、*Pi-km*^[15] 和 *Pi-b*^[16] 等至少 16 个抗性基因均已开发出功能标记。

Pi-ta 与 *Pi-b* 是最早克隆的稻瘟病抗性基因,被认为具有广谱、持久抗性,已报道对江苏省粳稻穗颈瘟具有明显抗性^[17-18]。*Pi-km* 由 2 个独立功能紧密连锁的 NBS-LRR 类基因 (*Pi-km1-TS* 和 *Pi-km2-TS*) 组成,是 *Pi* 位点上的一个主效抗病等位基因^[19]。王军等^[20] 研究发现,*Pi-ta*、*Pi-b* 和 *Pi-km* 与江苏省穗颈瘟抗性呈正相关,相关系数分别为 0.81、0.11 和 0.15。范方军等^[21] 研究发现含 *Pi-ta* 或 *Pi-b*、*Pi-km* 和 *Pi54* 的 3 个基因组合材料的穗颈瘟抗性无 4 级高感,而其他抗性基因组合一般都存在 4 级高感。*Pi-5* 与 *Pi-km* 类似,是含 2 个独立的 NBS-LRR 类抗性基因。杨小林等^[22] 研究发现 *Pi-5* 对湖北地区穗

颈瘟具有很好的抗性表现。郑文静等^[23] 研究发现 *Pi-5* 单基因系对辽宁地区 15 个生理小种中的 12 个小种表现为中抗或抗病,抗谱较宽,是一个在辽宁地区可广为利用的广谱稻瘟病抗性基因,但其与江苏省穗颈瘟抗性关系还不是很清楚。因此,进一步明确 *Pi-ta*、*Pi-b*、*Pi-5*、*Pi-km* 抗性基因在粳稻栽培品种中的分布及与穗颈瘟的抗性关系,对粳稻稻瘟病抗性育种中亲本材料的选择具有重要意义。

本研究利用稻瘟病抗性基因 *Pi-ta*、*Pi-5*、*Pi-km*、*Pi-b* 的功能标记,对国内外 238 份粳稻品种(系)进行基因型检测,分析这些抗性基因在供试材料中的区域分布和利用状况;通过穗颈瘟田间抗性鉴定,评价单基因及不同基因组合对穗颈瘟的抗性效果。本研究旨在分析稻瘟病抗性基因在粳稻栽培品种穗颈瘟抗性改良中的利用价值,为稻瘟病抗性育种提供可靠的种质资源。

1 材料与方法

1.1 供试材料

供试材料为 238 份粳稻,包括:国内粳稻品种(系)222 份,其中,东北地区粳稻品种 21 份、华北地区粳稻品种 13 份、长江中下游地区粳稻品种(系)167 份、西北地区粳稻品种 11 份、西南地区粳稻品种 10 份;国外粳稻品种 16 份,含 14 份日本粳稻、2 份韩国粳稻。以丽江新团黑谷及其携带 *Pi-ta*、*Pi-5*、*Pi-km*、*Pi-b* 的近等基因系为抗性基因对照材料,编号分别为 IRBL32(丽江黑谷)、IRBL13(*Pi-ta*)、IRBL20(*Pi-5*)、IRBL25(*Pi-km*)、IRBL14(*Pi-b*)。供试材料均种植于江苏省农业科学院粮食作物研究所试验田。5 月 13 日播种,6 月 13 日移栽,每个品种(系)种植 4 行,每行 12 株,株行距 13.3 cm×26.7 cm,常规栽培方式管理。

1.2 穗颈瘟接种及抗性统计

稻瘟病菌供试菌株由江苏省农业科学院植物保

护研究所提供,包括 6 个生理小种,分别为 ZB₇、ZC₁₁、ZD₇、ZE₃、ZF₁ 和 ZG₁,菌株均来自江苏省苏州市、连云港市等地。穗颈瘟抗性鉴定方法参照江苏省水稻品种(系)抗稻瘟病鉴定方法与抗性评价技术规程(DB32/T1123 2007)。在水稻孕穗破口前,用注射器将 6 个小种菌株的混合菌液注入穗苞,每个品种接种 5 个稻穗,稻成熟后期按穗颈瘟调查标准进行调查记载。分级标准为:0 级(免疫),无病斑;1 级(抗病),1/4 以下支梗发病或穗颈有斑点;2 级(中抗),1/4 以上支梗发病或主轴中部发病,或颈部有病,但对产量影响不大;3 级(感病),主轴中部或颈部发病,对产量有显著影响;4 级(高感),穗颈发病造成白穗。

病情指数 = Σ (各级品种数 × 各级代表值) / (总

品种数 × 最高级代表值),感病率 = (3~4 级品种数/总品种数) × 100%。

1.3 DNA 提取和稻瘟病抗性基因鉴定

水稻分蘖盛期采集各品种(系)幼嫩的新鲜叶片,采用卢扬江等^[24]的 CTAB 法并略作修改提取基因组 DNA。*Pi-ta* 基因鉴定:由 2 对引物 Pita 和 NPita 分别扩增抗病基因型和感病基因型;*Pi-5* 基因鉴定:由 3 对引物 JJ113-T3、JJ80-T3、JJ81-T3 分别进行基因型鉴定;*Pi-km* 基因鉴定:由 2 对引物 Pi-km1 和 Pikm2 分别进行基因型鉴定;*Pi-b* 基因鉴定:由 2 对引物 Pib 和 NPib 分别扩增抗病基因型和感病基因型。4 个稻瘟病抗性基因功能标记的引物名称、序列和扩增片段大小见表 1。引物由上海英潍捷基贸易有限公司合成。

表 1 用于稻瘟病抗性基因检测的引物

Table 1 The primers used for genotypic testing of resistance genes of rice blast disease

基因	引物名称	引物序列(5'→3')	片段长度 (bp)	参考文献
<i>Pi-ta</i>	Pita-F	AGCAGGTTATAAGCTAGGCC	1 042	[8]
	Pita-R	CTACCAACAAGTTCATCAAA		
<i>pi-ta</i>	NPita-F	AGCAGGTTATAAGCTAGCTAT	1 042	[8]
	NPita-R	CTACCAACAAGTTCATCAAA		
<i>Pi-5</i>	JJ80-T3F	TTATGAGATTAGGACTGTAT	442	[9]
	JJ80-T3R	ATGTAAAGGCAAAAGCTGAT		
	JJ81-T3F	TCTACAAACTCAGTTAAACT	343	
	JJ81-T3R	AGCGAAAATCATTTATCACA		[9]
	JJ113-T3F	CTCTTGCTGATCTTTGTTAC	484	
	JJ113-T3R	GGATGATGTGATCTGCAGAG		
<i>Pi-km</i>	Pikm1-F	TGAGCTCAAGGCAAGACTTGAGGA	174/213	[10]
	Pikm1-R	TGTTCCAGCAACTCGATGAG		
	Pikm2-F	CAGTAGCTGTGTCTCAGAACTATG	290/332	[10]
	Pikm2-R	AAGGTACCTCTTTTCGGCCAG		
<i>Pi-b</i>	Pib-F	GAACAATGCCCAAACCTTGAG	365	[11]
	Pib-R	GGGTCCACATGTCAGTGAGC		
<i>pi-b</i>	NPib-F	TCGGTGCCTCGGTAGTCAGT	803	[11]
	NPib-R	GGGAAGCGGATCCTAGGTCT		

1.4 PCR 扩增和电泳检测

20 μ l 的 PCR 反应总体系包含:ddH₂O 14.2 μ l, 模板 DNA (20 ng/ μ l) 2.0 μ l, 10 × Buffer (25.0 mmol/L) 2.0 μ l, dNTP (2.5 mmol/L) 0.4 μ l, 正、反向引物 (10 μ mol/L) 0.5 μ l, *Taq* DNA 聚合酶 (2

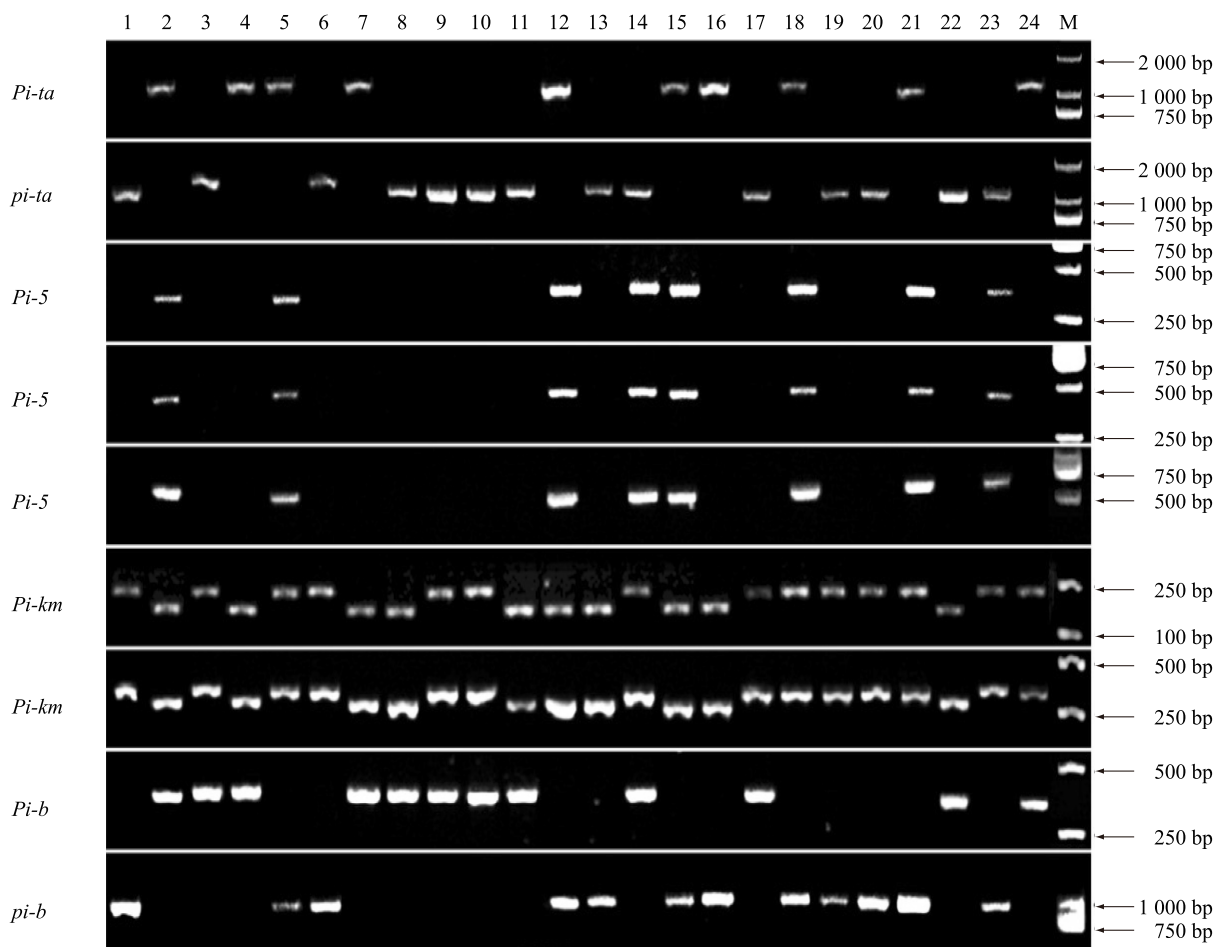
U/ μ l) 0.4 μ l。PCR 扩增反应条件:95 $^{\circ}$ C 预变性 4 min;95 $^{\circ}$ C 变性 30 s,46~58 $^{\circ}$ C 复性 30 s,72 $^{\circ}$ C 延伸 90 s,35 个循环;72 $^{\circ}$ C 延伸 10 min。反应产物在 2% 琼脂糖凝胶上电泳分离,DuRed 核酸染料染色后,在紫外凝胶成像仪上观察记载。

2 结果与分析

2.1 *Pi-ta*、*Pi-5*、*Pi-km* 和 *Pi-b* 功能标记的验证及检测

利用稻瘟病抗性基因 *Pi-ta*、*Pi-5*、*Pi-km* 和 *Pi-b* 的功能标记对 238 份粳稻品种(系)进行基因型检测。*Pita* 引物检测出 1 042 bp 的预期条带,同时 NPita 引物不能检测出 1 042 bp 的预期条带,则该品种(系)含有 *Pi-ta* 抗病基因,反之,*Pita* 引物不能检测出 1 042 bp 的预期条带, NPita 引物能检测出 1 042 bp 的预期条带,则该品种(系)含有 *pi-ta* 感病基因(图 1-A、图 1-B、表 2);*Pi-5* 由 3 对引物进行检测,在含有该抗性基因的品种(系)中,引物 JJ80、

JJ81、JJ113 分别检测出 442 bp、343 bp、484 bp 的预期条带(图 1-C、图 1-D、图 1-E、表 2);*Pi-km* 基因需 *Pi-km1* 和 *Pi-km2* 进行检测,*Pi-km1* 检测出 174 bp 的预期条带,同时 *Pi-km2* 检测出 290 bp 的预期条带,说明该品种(系)含有 *Pi-km* 抗病基因(图 1-F、图 1-G、表 2);*Pib* 引物检测出 365 bp 的预期条带,同时 NPib 引物不能检测出 803 bp 的预期条带,则该品种(系)含有 *Pi-b* 抗病基因,反之,*Pib* 引物不能检测出 365 bp 的预期条带, NPib 引物能检测出 803 bp 的预期条带,则该品种(系)含有 *pi-b* 感病基因(图 1-H、图 1-I、表 2)。



1:IRBL32(丽江黑谷);2:携带 *Pi-ta*、*Pi-5*、*Pi-km*、*Pi-b* 的近等基因系对照材料,从上到下依次为 IRBL13、IRBL13、IRBL20、IRBL20、IRBL20、IRBL25、IRBL25、IRBL14、IRBL14;3:南梗 46;4:武梗 15;5:龙梗 18;6:日本晴;7:浙梗 97;8:浙梗 98;9:南梗 5055;10:南梗 9108;11:嘉 58;12:泗稻 12 号;13:宁梗 6 号;14:宁梗 4 号;15:中丹 2 号;16:常农梗 5 号;17:苏秀 867;18:沈农 265;19:农林 24;20:连梗 7 号;21:淮稻 12 号;22:秀水 09;23:华梗 6 号;24:南梗 44;M:分子标记 Marker。

图 1 部分粳稻品种中 *Pi-ta*、*Pi-5*、*Pi-km*、*Pi-b* 基因检测结果

Fig.1 Detection results of *Pi-ta*, *Pi-5*, *Pi-km*, *Pi-b* gene in a part of japonica varieties

表 2 *Pi-ta*、*Pi-5*、*Pi-km*、*Pi-b* 基因在粳稻品种(系)中的分布Table 2 The distribution of *Pi-ta*, *Pi-5*, *Pi-km* and *Pi-b* genes in japonica rice varieties (lines)

材料名称	<i>Pi-ta</i>	<i>Pi-b</i>	<i>Pi-5</i>	<i>Pi-km</i>	材料名称	<i>Pi-ta</i>	<i>Pi-b</i>	<i>Pi-5</i>	<i>Pi-km</i>
泗稻 12 号	+	-	+	+	盐稻 12 号	-	+	-	-
南粳 2728	+	+	-	+	南粳 52	-	-	-	-
南粳 38	+	+	-	-	扬辐粳 7 号	-	-	-	-
武运粳 21 号	+	+	-	-	华粳 7 号	-	-	-	-
盐丰稻 2 号	+	+	-	-	盐粳 11 号	-	-	-	-
宁 4204	+	+	-	-	香血糯	-	-	-	-
苏沪香粳	+	-	-	-	宁 64125	-	-	-	-
淮优粳 2 号	+	-	-	-	科辐粳 7 号	+	+	-	-
淮稻 8 号	+	-	-	-	晚垦糯 1 号	-	+	-	-
泗稻 785	+	-	-	-	中作稻 2 号	+	+	-	-
淮稻 14 号	+	-	-	-	京稻 2 号	-	-	-	+
武运粳 27 号	+	-	-	-	京越 1 号	-	-	-	-
盐稻 11 号	+	-	-	-	中花 11 号	-	-	-	-
盐稻 3873	+	-	-	-	毕粳 44 号	+	-	+	+
扬育粳 3 号	+	-	-	-	毕粳 37 号	+	-	-	+
华粳 5 号	+	-	-	-	毕粳 43 号	-	-	-	+
TD70	+	-	-	-	一品	-	-	+	-
苏香粳 3 号	+	-	-	-	珍富	-	-	-	+
扬粳 113	-	+	+	+	垦育 16 号	-	-	+	-
泗稻 11 号	-	-	+	+	郑稻 18 号	+	-	-	-
苏稻 5 号	-	+	-	+	新丰 5 号	+	-	-	-
南粳 505	-	+	-	+	花粳 2 号	-	-	-	+
南粳 35	-	-	-	+	豫粳 5 号	-	-	-	+
盐糯 12	-	-	-	+	新稻 90261	-	-	-	+
大华香糯	-	-	-	+	新稻 18 号	-	-	+	-
镇稻 88	-	-	+	-	水晶 3 号	-	-	+	-
连粳 6 号	-	-	+	-	京粳 1 号	-	+	-	-
连粳 9 号	-	-	+	-	豫粳 6 号	-	-	-	-
连粳 11 号	-	-	+	-	龙粳 18 号	+	-	+	-
徐稻 4 号	-	-	+	-	龙粳 28 号	+	-	-	-
徐 80179	-	-	+	-	松粳 9 号	-	+	-	-
徐稻 7 号	-	-	+	-	松粳 12	-	+	-	-
华粳 6 号	-	-	+	-	沈农 9816	+	-	+	-
宁粳 4 号	-	-	+	-	沈农 265	+	-	+	-
华瑞稻 1 号	-	-	+	-	沈农 9903	-	+	-	+
徐稻 3 号	-	-	+	-	吉粳 88 号	-	+	-	-
徐稻 8 号	-	-	+	-	通院 9 号	-	+	-	-
连粳 13	-	-	+	-	吉粳 806	-	-	-	+
连粳 12 号	-	+	-	-	吉粳 83 号	-	-	-	+
镇稻 15 号	-	+	-	-	辽星 9 号	+	+	-	-

续表 2 Continued 2

材料名称	<i>Pi-ta</i>	<i>Pi-b</i>	<i>Pi-5</i>	<i>Pi-km</i>	材料名称	<i>Pi-ta</i>	<i>Pi-b</i>	<i>Pi-5</i>	<i>Pi-km</i>
武 2903	-	+	-	-	中丹 2 号	+	-	+	+
连粳 7 号	-	-	-	-	铁粳 7 号	+	-	-	+
连粳 10	-	-	-	-	辽星 2 号	+	-	-	-
徐稻 5 号	-	-	-	-	盐丰 47	-	+	-	+
连粳 4 号	-	-	-	-	盐粳 456	-	+	-	+
镇稻 9424	-	-	-	-	辽星 15	-	+	-	+
金陵香糯	-	-	-	-	辽粳 294	-	+	-	-
徐稻 9 号	-	-	-	-	盐粳 48 号	-	-	+	+
南粳 50	+	+	-	-	盐粳 31	-	-	-	+
武育粳 20 号	+	+	-	-	宁粳 4 号	-	-	-	+
宁粳 3 号	+	+	-	-	宁粳 6 号	-	-	-	+
宁粳 1 号	+	-	-	-	宁粳 12 号	-	-	-	+
南粳 49	+	-	-	-	宁粳 24 号	-	-	-	+
常农粳 6 号	-	+	+	-	宁粳 40 号	-	+	+	-
苏香粳 1 号	-	-	+	-	宁粳 38	-	-	+	-
常农粳 3 号	-	-	+	-	临稻 13	+	-	-	+
南粳 46	-	+	-	-	精华 2 号	+	+	-	-
南粳 47	-	+	-	-	圣稻 20	-	+	+	-
镇稻 12 号	-	+	-	-	圣稻 15	-	-	+	-
镇稻 17 号	-	+	-	-	圣稻 16	-	-	+	-
苏粳 8 号	-	+	-	-	临稻 11 号	-	-	+	-
镇稻 13 号	-	-	-	-	临稻 15	-	-	+	-
常农粳 1 号	-	-	-	-	临稻 17	-	-	+	-
武运粳 29 号	+	+	-	+	大粮 203	-	-	+	-
武运粳 31 号	+	+	-	+	圣稻 14	-	+	-	-
武粳 15 号	+	+	-	+	圣稻 17	-	+	-	-
常农粳 5 号	+	-	-	+	圣稻 18	-	+	-	-
南粳 44	+	+	-	-	圣稻 19	-	+	-	-
镇稻 16 号	+	+	-	-	圣稻 740	-	+	-	-
镇稻 19	+	+	-	-	圣武糯 0146	-	+	-	-
武香粳 14 号	+	+	-	-	临稻 16	-	-	-	-
常农粳 7 号	+	+	-	-	阳光 200	-	-	-	-
宁粳 2 号	+	+	-	-	晋稻 4 号	-	-	+	+
武运粳 7 号	+	+	-	-	西粳 2 号	-	-	-	+
扬粳 806	+	-	-	-	宝农 34	-	-	-	+
常农粳 4 号	+	-	-	-	津原 E28	+	-	-	+
香粳 8313	+	-	-	-	金粳 818	+	+	-	-
武香粳 19	-	+	+	+	金粳 18	-	-	+	+
武运粳 30 号	-	-	-	+	津原 45	-	-	+	+
扬粳 4227	-	-	-	+	津川 1 号	-	-	+	+
南粳 5055	-	+	-	-	津星 4 号	-	-	-	+

续表 2 Continued 2

材料名称	<i>Pi-ta</i>	<i>Pi-b</i>	<i>Pi-5</i>	<i>Pi-km</i>	材料名称	<i>Pi-ta</i>	<i>Pi-b</i>	<i>Pi-5</i>	<i>Pi-km</i>
镇稻 11 号	-	+	-	-	津稻 1007	-	-	-	-
宁稻 1 号	-	+	-	-	津稻 263	-	-	-	-
镇稻 18 号	-	+	-	-	新稻 28 号	+	-	-	+
武运粳 19 号	-	+	-	-	新稻 27 号	-	-	-	+
武运粳 23 号	-	+	-	-	新稻 11 号	-	-	-	-
武粳 13 号	-	+	-	-	楚粳 31	+	-	-	+
南粳 42	-	-	-	-	楚粳 32	-	-	+	+
淮稻 12 号	+	-	+	-	合系 2 号	-	-	+	+
南粳 45	+	+	-	-	楚粳 28	-	+	-	+
南粳 51	+	+	-	-	楚粳 29	-	+	-	+
镇稻 14 号	+	+	-	-	合系 4 号	-	-	+	-
淮稻 7 号	+	+	-	-	楚粳 27	-	+	-	-
盐稻 9 号	+	+	-	-	浙粳 22	+	+	-	+
扬育粳 2 号	+	+	-	-	浙粳 59	+	+	-	+
苏粳 815	+	+	-	-	浙粳 97	+	+	-	+
淮粳 1006	+	+	-	-	嘉花 1 号	+	+	-	-
淮稻 5 号	+	-	-	-	浙粳 98	-	+	-	+
淮稻 10 号	+	-	-	-	嘉 58	-	+	-	+
武育粳 3 号	+	-	-	-	秀水 09	-	+	-	+
扬粳 805	+	-	-	-	苏秀 10 号	-	-	+	-
盐粳 9 号	+	-	-	-	浙粳 60	-	+	-	-
华粳 3 号	+	-	-	-	浙粳 88	-	+	-	-
华粳 4 号	+	-	-	-	苏秀 867	-	+	-	-
宁粳 5 号	+	-	-	-	中稻 1 号	-	-	-	-
武陵粳 1 号	+	-	-	-	下北	+	-	-	+
香粳 49	+	-	-	-	滨旭	-	+	-	+
香粳 111	+	-	-	-	中国 91	-	+	-	+
扬粳 9538	+	-	-	-	关东 192	-	-	+	+
淮稻 11 号	-	+	-	+	黄金晴	-	-	+	-
南粳 33	-	-	-	+	越光	-	-	-	+
淮稻 9 号	-	-	-	+	越富	-	-	-	+
淮稻 13 号	-	-	-	+	奥羽 331	-	-	-	+
盐稻 10 号	-	-	+	-	关东 194	-	-	-	+
南粳 9108	-	+	-	-	日本晴	-	-	-	-
淮香粳 15 号	-	+	-	-	野地黄金	-	-	-	-
武运粳 24 号	-	+	-	-	山彦	-	-	-	-
扬辐粳 8 号	-	+	-	-	农林 24	-	-	-	-
盐粳 10 号	-	+	-	-	农林 8 号	-	-	-	-

+: 含有抗病基因; -: 不含有抗病基因。

2.2 *Pi-ta*、*Pi-5*、*Pi-km* 和 *Pi-b* 在 238 份粳稻品种(系)中的区域分布

根据基因检测结果,统计 4 个稻瘟病抗性基因在 238 份粳稻品种(系)中的分布。*Pi-ta*、*Pi-km* 和 *Pi-b* 的分布频率较高,分别为 34.87%、30.25% 和

38.66%,而 *Pi-5* 较低,为 21.43%。在区域分布上,*Pi-ta* 和 *Pi-b* 集中于东北、长江中下游及西南地区粳稻品种(系)中,而在西北地区粳稻品种(系)、日韩粳稻品种中的含有率较低。*Pi-5* 和 *Pi-km* 在西南地区粳稻品种(系)中的分布频率较高,分别为

40.00%和 80.00%,均高于其他地区粳稻品种(系) (表 3)。

表 3 4 个稻瘟病抗性基因在粳稻品种(系)中的区域分布

Table 3 The distribution of four rice blast resistant genes in japonica rice varieties (lines) of different regions

来源	地区	份数	<i>Pi-ta</i>		<i>Pi-5</i>		<i>Pi-km</i>		<i>Pi-b</i>	
			品种数量	比例(%)	品种数量	比例(%)	品种数量	比例(%)	品种数量	比例(%)
国内	东北	21	8	38.10	5	23.81	10	47.62	10	47.62
	华北	13	3	23.08	4	30.77	6	46.15	2	15.38
	长江中下游	167	67	40.12	32	19.16	31	18.56	74	44.31
	西北	11	1	9.09	3	27.27	8	72.73	1	9.09
	西南	10	3	30.00	4	40.00	8	80.00	3	30.00
国外	日韩	16	1	6.25	3	18.75	9	56.25	2	12.50

2.3 不同抗性单基因及基因组合在粳稻品种(系)中的分布频率

根据基因鉴定结果,238 份粳稻品种(系)中仅含单个抗性基因的品种(系)有 130 份,所占比例为 54.62%,包括 33、30、29 和 38 份分别含 *Pi-ta*、*Pi-5*、*Pi-km* 和 *Pi-b* 基因的品种(系),所占比例分别为 13.87%、12.61%、12.18%和 15.97%。含 2 个抗性基因的品种(系)有 66 份,所占比例为 27.73%。其中,含 *Pi-ta*/*Pi-b* 基因的品种(系)数最多,为 28 份,所占比例为 11.76%;含 *Pi-km*/*Pi-b* 基因的品种(系)次之,有 14 份,所占比例为 5.88%;其他双基因组合 *Pi-ta*/*Pi-5*、*Pi-ta*/*Pi-km*、*Pi-5*/*Pi-km*、*Pi-5*/*Pi-b* 的出现频率较低,分别为 1.68%、3.36%、3.78%和 1.26%。含 3 个抗性基因的品种(系)有 12 份,所占比例为 5.04%。其中,含 *Pi-ta*/*Pi-5*/*Pi-km* 基因的品种有 3 份,含 *Pi-ta*/*Pi-km*/*Pi-b* 基因的品种(系)有 7 份,含 *Pi-5*/*Pi-km*/*Pi-b* 基因的品种(系)有 2 份。没有检测到同时含 4 个抗性基因的品种(系)。4 个抗性基因均不含的品种(系)有 30 份,所占比例为 12.61%(表 4)。

根据上述对粳稻品种(系)的 6 个区域划分,分别统计了 4 个单基因及不同基因组合在不同地域的分布特点。长江中下游地区 167 份粳稻品种(系)中仅含单基因的品种(系)有 100 份,所占比例为 59.88%,其中单基因频率由高到低依次为 *Pi-b*、*Pi-ta*、*Pi-5*、*Pi-km*,远高于含 2 个及以上抗性基因品种(系)的所占比例(28.14%);47 份含 2 个及以上基因的品种(系)中,频率最高的是含 *Pi-ta*/*Pi-b* 双基因的品种(系),高达 25 份,远高于含其他基因组合

的品种(系),这可能与江苏省粳稻育种中侧重于 *Pi-ta* 和 *Pi-b* 组合的倾斜有关。与长江中下游地区类似,西北和日韩地区粳稻品种(系)大多只含单个抗性基因,抗性基因主要为 *Pi-km*,东北、华北和西南地区品种(系)大多同时含 2 个抗性基因。*Pi-ta*/*Pi-5* 基因组合的品种(系)在东北地区的分布频率最高,为 14.29%,而在其他地区的品种(系)中几乎无分布;*Pi-ta*/*Pi-km* 在西南地区的品种(系)中分布频率最高,为 20.00%,远高于其他地区;*Pi-5*/*Pi-km* 在华北和西南地区的品种(系)中分布频率较其他地区高,分别为 23.08%和 20.00%。此外,*Pi-km*/*Pi-b* 在东北、西南和日韩地区的品种(系)中也具有较高的分布频率,三基因组合 *Pi-ta*/*Pi-5*/*Pi-km* 在贵州的毕粳 44 号、辽宁的中丹 2 号和江苏的泗稻 12 号中检测到(表 4)。

2.4 不同抗性单基因及基因组合对穗颈瘟的抗性效果

利用江苏省具有代表性的 6 个稻瘟病生理小种的混合菌液对 238 份粳稻品种(系)进行穗颈瘟抗性的田间接种鉴定。33 份仅含 *Pi-ta* 单基因的品种(系)均表现为抗病,且抗病水平显著优于其他抗病基因,感病率为 0,病情指数 22.73。30 份仅含 *Pi-5* 单基因的品种(系)中,有 11 份表现为抗病,19 份表现为感病,感病率为 63.33%,病情指数 59.17。29 份只含 *Pi-km* 的品种(系)中,有 10 份表现为抗病,11 份为感病,8 份为高感,感病率为 65.52%,病情指数为 70.69。38 份只含 *Pi-b* 的品种(系)中,有 5 份表现为抗病,13 份表现为感病,20 份表现为高感,感病率为 86.84%,病情指数为 83.55。

表 4 不同抗性单基因及基因组合在粳稻品种(系)中的分布频率

Table 4 The distribution of different gene combinations in japonica rice varieties (lines)

单基因及基因组合	238 份粳稻		东北地区 粳稻(21 份)		华北地区 粳稻(13 份)		长江中下游 地区粳稻(167 份)		西北地区 粳稻(11 份)		西南地区 粳稻(10 份)		日韩地区 粳稻(16 份)	
	数量	比例(%)	数量	比例(%)	数量	比例(%)	数量	比例(%)	数量	比例(%)	数量	比例(%)	数量	比例(%)
<i>Pi-ta</i>	33	13.87	2	9.52	0	0	31	18.56	0	0	0	0	0	0
<i>Pi-b</i>	38	15.97	5	23.81	0	0	32	19.16	0	0	1	10.00	0	0
<i>Pi-5</i>	30	12.61	0	0	1	7.69	25	14.97	1	9.09	1	10.00	2	12.50
<i>Pi-km</i>	29	12.18	3	14.29	2	15.38	12	7.19	6	54.55	1	10.00	5	31.25
<i>Pi-ta/Pi-b</i>	28	11.76	1	4.76	2	15.38	25	14.97	0	0	0	0	0	0
<i>Pi-ta/Pi-5</i>	4	1.68	3	14.29	0	0	1	0.60	0	0	0	0	0	0
<i>Pi-ta/Pi-km</i>	8	3.36	1	4.76	1	7.69	2	1.20	1	9.09	2	20.00	1	6.25
<i>Pi-5/Pi-km</i>	9	3.78	1	4.76	3	23.08	1	0.60	1	9.09	2	20.00	1	6.25
<i>Pi-5/Pi-b</i>	3	1.26	0	0	0	0	2	1.20	1	9.09	0	0	0	0
<i>Pi-km/Pi-b</i>	14	5.88	4	19.05	0	0	6	3.59	0	0	2	20.00	2	12.50
<i>Pi-ta/Pi-5/Pi-km</i>	3	1.26	1	4.76	0	0	1	0.60	0	0	1	10.00	0	0
<i>Pi-ta/Pi-km/Pi-b</i>	7	2.94	0	0	0	0	7	4.19	0	0	0	0	0	0
<i>Pi-5/Pi-km/Pi-b</i>	2	0.84	0	0	0	0	2	1.20	0	0	0	0	0	0
<i>pi-ta/pi-b/pi-5/pi-km</i>	30	12.61	0	0	4	30.77	20	11.98	1	9.09	0	0	5	31.25

双基因组合中,含 *Pi-ta/Pi-5* 和 *Pi-ta/Pi-km* 的品种(系)抗性效果最好,感病率均为 0,病情指数分别为 6.25 和 12.50,低于只含 *Pi-ta* 抗病基因品种(系)的病情指数;其次为含 *Pi-ta/Pi-b* 和 *Pi-5/Pi-km* 抗病基因的品种(系),感病率分别为 0 和 11.11%,病情指数分别为 27.68 和 27.78,远低于含 *Pi-b/Pi-5* 和

Pi-b/Pi-km 的品种。三基因组合中,含 *Pi-ta/Pi-5/Pi-km* 的品种(系)抗性效果最好,其感病率和病情指数均为 0,但品种数目较少,仅 3 份,后期仍需进一步验证(表 5)。另外,发现在 30 份不含上述 4 个抗性基因的品种(系)中,有 4 份表现出抗病性,说明这些品种中可能还有其他的抗病基因。

表 5 含不同抗性单基因及基因组合的粳稻品种(系)对穗颈瘟的抗性反应

Table 5 The disease reactions of neck blast in japonica rice varieties (lines) with different resistant genes and combinations

单基因及基因组合	感病率 (%)	病情指数	穗颈瘟抗性					合计
			0 级	1 级	2 级	3 级	4 级	
<i>Pi-ta</i>	0	22.73	9	18	6	0	0	33
<i>Pi-5</i>	63.33	59.17	1	3	7	19	0	30
<i>Pi-km</i>	65.52	70.69	0	3	7	11	8	29
<i>Pi-b</i>	86.84	83.55	0	2	3	13	20	38
<i>Pi-ta/Pi-b</i>	0	27.68	5	15	8	0	0	28
<i>Pi-ta/Pi-5</i>	0	6.25	3	1	0	0	0	4
<i>Pi-ta/Pi-km</i>	0	12.50	4	4	0	0	0	8
<i>Pi-5/Pi-km</i>	11.11	27.78	2	5	1	1	0	9
<i>Pi-b/Pi-5</i>	66.67	66.67	0	0	1	2	0	3
<i>Pi-b/Pi-km</i>	57.14	64.29	0	3	3	5	3	14
<i>Pi-ta/Pi-5/Pi-km</i>	0	0	3	0	0	0	0	3
<i>Pi-ta/Pi-km/Pi-b</i>	14.29	21.43	3	3	0	1	0	7
<i>Pi-5/Pi-km/Pi-b</i>	50.00	62.50	0	0	1	1	0	2
<i>pi-ta/pi-5/pi-km/pi-b</i>	86.67	79.17	0	1	3	16	10	30

3 讨论

穗颈瘟一直是粳稻生产中的重要病害,在水稻孕穗期,病菌侵入穗部,阻碍养分输送,形成枯枝、白穗,从而造成产量严重损失^[25-26]。目前,选育和推广抗病品种是防止该病流行的有效手段。由于克隆的稻瘟病抗性基因数量较多且不同地区稻瘟病菌存在致病性的差异,因此,明确不同稻区具有针对性的基因或基因组合是决定抗病育种成败的重要工作。*Pi-ta*、*Pi-5*、*Pi-km* 和 *Pi-b* 基因具有广谱稻瘟病抗性,且近年来,*Pi-ta*/*Pi-b* 作为江苏省粳稻抗穗颈瘟育种的优势组合,在育种中被广泛运用^[27]。王军等^[28]研究发现抗性基因 *Pi-ta*、*Pi-b* 与江苏省粳稻穗颈瘟抗性呈正相关,同时携带这 2 个基因可大大提高品种的穗颈瘟抗性。然而,宋兆强等^[29]研究发现 *Pi-b*/*Pi54*、*Pi-b* 的抗性逐年丧失,且 *Pi-ta*、*Pi-ta*/*Pi-b* 的抗性有减弱趋势。由此可见,加强挖掘 *Pi-ta*/*Pi-b* 的优势替代组合,扩大有利抗性基因的渗入和聚合,避免抗性基因组合单一化,有利于江苏省粳稻穗颈瘟抗性的维持和提高。

本研究利用稻瘟病抗性基因 *Pi-ta*、*Pi-5*、*Pi-km*、*Pi-b* 的功能标记,对 238 份粳稻品种(系)的基因进行检测,结合穗颈瘟抗性接种鉴定结果,明确这些抗性基因及基因组合在粳稻栽培品种(系)中的分布特点,以及对江苏省粳稻穗颈瘟的抗性效果。238 份粳稻品种(系)中 4 个抗性基因的分布存在明显差异,其中,*Pi-b* 的分布频率最高,占供试总材料的 38.66%,38 份仅含有该基因的品种(系)中有 33 份表现感病,其中高感品种多达 20 份。而相对于 *Pi-b*,仅含 *Pi-ta* 的 33 份品种(系)均表现为抗病性,其中 9 份的抗性等级为 0 级;含 *Pi-ta*/*Pi-b* 双基因组合的品种(系)具有与仅含 *Pi-ta* 单基因品种(系)相同的抗病性。以前的研究者认为,同时含 *Pi-ta*、*Pi-b* 基因的品种对穗颈瘟抗性优于含单个基因的品种^[30],这与本研究结果不一致,本研究中 *Pi-b* 基因表现出对穗颈瘟抗性的明显丧失,可能与稻瘟病菌生理小种的变异有关。本研究中 *Pi-ta* 的抗性效果与前人报道类似,具有极好的穗颈瘟抗性的效果,该基因主要分布于长江中下游省份特别是江苏省的栽培粳稻中,而在其他地区则极少存在,说明该基因可以进一步的扩大使用,特别是在稻瘟病高发的四川等地。可以利用将携带 *Pi-ta* 基因的品种通过杂交

和标记辅助选择方式,将目标基因定向导入到感病品种中,改良品种的抗性效果。

Pi-5 与 *Pi-km* 同属于含 2 个独立的 NBS-LRR 类抗性基因,在抗性育种中亦具有较高的利用价值^[31-32]。王丽丽等^[33]研究发现,粳稻品种中聚合 *Pi-ta* 与 *Pi-5* 对辽宁稻区的稻瘟病抗性贡献最大。阎勇等^[34]研究发现,含有 *Pi-ta*/*Pi-km* 双基因的稻株较仅含 *Pi-ta* 基因的稻株表现更强的稻瘟病抗性。本研究中检测到仅含 *Pi-5* 或 *Pi-km* 基因的粳稻品种(系)分别为 30 份和 29 份,病情指数分别为 59.17 和 70.69,明显优于 *Pi-b* 基因的抗性水平(病情指数 83.55)。含 *Pi-5*/*Pi-km* 双基因组合的 9 份品种中,仅有 1 份表现为感病,其抗病性明显高于含其中任一个单基因的品种(系)。4 份含 *Pi-ta*/*Pi-5* 和 8 份含 *Pi-ta*/*Pi-km* 双基因的品种(系)均较含 *Pi-ta*/*Pi-b* 和 *Pi-ta* 基因的品种(系)具有更强的穗颈瘟抗性。3 份含 *Pi-ta*/*Pi-5*/*Pi-km* 三基因组合的品种(系)均表现免疫,病情指数为 0。这些结果说明 *Pi-5* 和 *Pi-km* 可能是穗颈瘟抗性的微效基因,且抗性效果具有累加作用。因此,在粳稻穗颈瘟抗性育种中,我们应该使用多种抗性基因聚合的方式改良品种的抗性。根据本研究结果,可以将 *Pi-ta*、*Pi-5* 和 *Pi-km* 进行同时聚合,培育出如毕粳 44 号(贵州)、中丹 2 号(辽宁)和泗稻 12 号(江苏)对稻瘟病菌高度免疫的高抗品种,从而避免稻瘟病菌生理小种变异而带来的潜在风险。

参考文献:

- [1] 何重,陈涛,张亚东,等.江苏部分粳稻品种和品系中稻瘟病抗性基因 *Pi-ta* 和 *Pi-b* 的基因型分析[J].江苏农业学报,2014,30(5):921-927.
- [2] 任义方,高苹,朱凤.江苏省稻瘟病发生程度的气象等级预报[J].江苏农业科学,2016,44(8):151-154,161.
- [3] 张银霞,田蕾,李培富,等.宁夏自育水稻品种及部分引进品种的稻瘟病抗性基因分子标记检测[J].西北农业学报,2015,7(25):989-996.
- [4] 刘万才,刘振东,黄冲,等.近 10 年农作物主要病虫害发生危害情况的统计和分析[J].植物保护,2016,42(5):1-9.
- [5] 王玲,左示敏,张亚芳,等.四川省稻瘟病菌群体遗传结构分析[J].中国水稻科学,2015,3(29):327-334.
- [6] 朱凤,田子华,邵德良,等.从 2014 年稻瘟病重发谈今后防控对策的改进[J].江苏农业科学,2016,44(8):155-158.
- [7] 刘怀阿,许义彬,禹登凤,等.36%丙环唑·咪鲜胺悬浮剂对稻瘟病的防治效果[J].江苏农业科学,2014,42(12):160-162.

- [8] 王伟舵,刘永峰.中国稻瘟病菌遗传多样性研究进展[J].江苏农业科学,2016,44(6):196-198.
- [9] 姜少芸,郑露,朱畎,等.湖北省主栽水稻品种对稻瘟病的田间抗性鉴定[J].南方农业学报,2016,47(8):1303-1312.
- [10] 杨永义,张华,宣宁,等.利用分子标记辅助选择培育抗稻瘟病粳稻新品系[J].山东农业科学,2016,48(11):18-20,25.
- [11] 朱亚军,孙强,王金明,等.粳稻品种吉粳809的稻瘟病抗性基因分析[J].作物学报,2016,42(11):1638-1646.
- [12] 国家水稻数据中心.稻瘟病主效抗性基因列表[DB/OL].(2012-06-20)[2017-03-01].http://www.ricedata.cn/gene/gene_pi.htm.
- [13] 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.
- [14] YI G, LEE S K, HONG Y K, et al. Use of *Pi5(t)* markers in marker-assisted selection to screen for cultivars with resistance to *Magnaporthe grisea*[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2004, 109(5): 978-985.
- [15] COSTANZO S, JIA Y L. Sequence variation at the rice blast resistance gene *Pi-km* locus: implications for the development of allele specific markers[J]. Plant Science, 2010, 178(6):523-530.
- [16] CONCETTA A, ANNA M, MARCO A, et al. Development of DNA markers suitable for marker assisted selection of three *Pi* genes conferring resistance to multiple *Pyricularia grisea* pathotypes[J]. Crop Science, 2004, 44:1790-1798.
- [17] 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): 2033-2046.
- [18] WANG Z X, YANO M, YAMANOUCI U, et al. The *Pib* gene for rice blast resistance belongs to the nucleotide binding and leucine rich repeat class of plant disease resistance genes[J]. The Plant Journal, 1999, 19(1):55-64.
- [19] ASHIKAWA I, HAYASHI N, YAMANE H, et al. Two adjacent nucleotide-binding site-leucine-rich repeat class genes are required to confer *Pikm* specific rice blast resistance [J]. Genetics, 2008, 180(4):2267-2276.
- [20] 王军,宫丹妮,杨杰,等.江苏省粳稻品种抗稻瘟病基因型与穗颈瘟抗性分析[J].江苏农业学报,2016,32(2):250-256.
- [21] 范方军,王芳权,刘永峰,等. *Pi-b*、*Pi-ta*、*Pikm* 和 *Pi54* 对水稻穗颈瘟的抗性评价[J].华北农学报,2014,29(3):221-226.
- [22] 杨小林,曾凡松,张舒,等.20个稻瘟病抗性基因在湖北省的利用价值分析[J].湖北农业科学,2014,53(16):3798-3801.
- [23] 郑文静,丛玲,王妍,等.抗稻瘟病基因 *pi5* 检测标签的设计及验证[J].西南大学学报(自然科学版),2014,36(9):15-22.
- [24] 卢扬江,郑康.提取水稻DNA的一种简易方法[J].中国水稻科学,1992,6(1):47-48.
- [25] 王才林,张亚东,朱镇,等.抗病优质高产粳稻新品种选育研究[J].华北农学报,2011,26(增刊):118-123.
- [26] 陈利锋,徐敬友.农业植物病理学(南方本)[M].北京:中国农业出版社,2001:100.
- [27] 杨杰,杨金欢,王军,等.稻瘟病抗病基因 *Pi-ta* 和 *Pi-b* 在中国水稻地方品种中的分布[J].华北农学报,2011,26(3):1-6.
- [28] 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.
- [29] 宋兆强,刘艳,王宝祥,等.稻瘟病抗性基因 *Pi-ta*、*Pi-b*、*Pi54* 和 *Pi-km* 的育种利用价值评价[J].江苏农业学报,2017,33(5):968-974.
- [30] 陈涛,张亚东,朱镇,等. *Pi-b* 和 *Pi-ta* 基因在江苏省粳稻中的分布以及与穗颈瘟抗性的关系[J].江苏农业学报,2016,32(1):1-8.
- [31] LEE S K, SONG M Y, SEO Y S, et al. Rice *Pi5*-mediated resistance to *Magnaporthe oryzae* requires the presence of two coiled-coil-nucleotide-binding-leucine-rich repeat genes [J]. Genetics, 2009, 181(4):1627-1638.
- [32] 张羽.区试水稻品种的 *Pi-km* 基因的分析[J].陕西理工学院学报,2013,29(4):61-65.
- [33] 王丽丽,赵家铭,马作斌,等.辽宁地区水稻资源抗稻瘟病基因的检测分析[J].植物遗传资源学报,2017,18(2):325-339.
- [34] 阎勇,马增凤,秦钢,等.华南常用籼稻亲本稻瘟病抗性评价及抗性基因鉴定[J].南方农业学报,2017,48(4):587-593.

(责任编辑:张震林)