

华南籼稻骨干亲本稻瘟病基因检测与抗性评价

陈睿, 陈子强, 凌波, 农雯, 田大刚, 陈建民

(福建省农业科学院生物技术研究所 / 福建省农业遗传工程重点实验室, 福州 350003)

摘要: 选用 *Pi2*、*Piz-t*、*Pi9*、*Pi25*、*Pi5*、*Pita*、*Pia*、*Ptr*、*Pi1*、*Pikm*、*Pi54* 等 11 个抗稻瘟病基因的功能性分子标记, 对华南稻区近年育成的 90 个籼稻亲本进行抗性基因鉴定与稻瘟病抗性评价。结果表明, 亲本综合抗性等级达到高抗、抗、中抗、中感、感及高感的分别为 0 份、3 份、35 份、38 份、14 份和 0 份, 且年度间表现较为一致。不同鉴定时期的稻瘟病抗性级别相关性分析进一步显示, 苗瘟抗性级别与叶瘟抗性级别 ($r=0.765$, $P<0.01$)、苗瘟抗性级别与穗颈瘟抗性级别 ($r=0.571$, $P<0.01$)、以及叶瘟抗性级别与穗颈瘟抗性级别 ($r=0.535$, $P<0.01$) 均呈极显著正相关。随后对上述 11 个抗性基因在 90 个亲本中的分布进行检测, 发现除 *Pi9* 基因以外, 其它 10 个抗性基因在亲本中的分布频率分别为 75.56% (*Pi54*)、70.0% (*Pi5*)、47.78% (*Pi2*)、31.11% (*Pi25* 和 *Pia*)、20% (*Ptr*)、15.56% (*Pi1*)、13.32% (*Pita*)、4.44% (*Pikm*) 和 1.11% (*Piz-t*)。本研究为华南稻区新育成籼型常规水稻品种的合理布局及抗稻瘟病基因的育种应用提供有益的参考。

关键词: 籼稻; 稻瘟病; 基因; 抗性

Detection and Evaluation of Blast Resistance Genes in Backbone *Indica* Rice Parents from South China

CHEN Rui, CHEN Ziqiang, LING Bo, NONG Wen, TIAN Dagang, CHEN Jianmin

(Biotechnology Institute of Fujian Academy of Agricultural Sciences/Fujian Provincial Key Laboratory of Genetic Engineering for Agriculture, Fuzhou 350003)

Abstract: By deployment of the functional markers of 11 rice blast resistance genes, including *Pi2*, *Piz-t*, *Pi9*, *Pi25*, *Pi5*, *Pita*, *Pia*, *Ptr*, *Pi1*, *Pikm*, and *Pi54*, this study analyzed the resistance gene diversity in the newly-developed 90 *indica* rice varieties from south China. The results showed that 0, 3, 35, 38, 14, and 0 varieties exhibited high-resistance, resistance, moderate resistance, moderate susceptibility, susceptibility, and high-susceptibility, respectively. The results tested for blast resistance were highly correlated in years. By analyzing the correlation among different detection stages, significant positive correlations in seedling blast and leaf blast ($r=0.765$, $P<0.01$), seedling blast and neck blast ($r=0.571$, $P<0.01$), as well as leaf blast and neck blast ($r=0.535$, $P<0.01$) were observed. Except *Pi9*, the frequency of other 10 resistance genes in population were 75.56% (*Pi54*), 70.0% (*Pi5*), 47.78% (*Pi2*), 31.11% (*Pi25* and *Pia*), 20% (*Ptr*), 15.56% (*Pi1*), 13.32% (*Pita*), 4.44% (*Pikm*) and 1.11% (*Piz-t*), respectively. The current study provided a basis for the rational distribution of resistant conventional *indica* rice varieties with different genotypes in South China.

Key words: *indica* rice; blast; gene; resistance

稻瘟病是水稻的三大病害之一, 由子囊菌 (*Magnaporthe oryzae*) 引起, 发病时导致水稻减产达 10-35%^[1]。本世纪以来, 中国每年稻瘟病发病面积在 480 万公顷左右, 稻瘟病造成粮食重大损失, 严重威胁着粮食安全^[2-3]。近年来, 随着华南稻区优质水稻品种的大面积推广种植, 感病品种随之增多, 稻瘟病已成为福建及华南稻区水稻生产最主要的病害。稻瘟病防治的方法主要包括化学防治和培育抗性品种, 以喷施农药为主

第一作者研究方向为水稻遗传育种, E-mail: candy_chenrui@163.com

通信作者: 陈建民, 研究方向为水稻遗传育种, E-mail: cjm@fjage.org

基金项目: 福建省属公益类科研院所基本科研专项 (2021R1027009, 2022R1027003)

Foundation project: Fujian Province Public Welfare Scientific Research Program (2021R1027009, 2022R1027003)

的化学防治会导致水稻品质退化、生态环境破坏, 发掘抗性基因以培育抗性品种是目前防治稻瘟病最经济有效的途径^[4-6]。

自上世纪 60 年代日本开启稻瘟病基因遗传研究以来, 水稻抗稻瘟病分子机制的研究逐渐深入, 迄今已鉴定出 100 多个稻瘟病相关 R 基因, 其中 20 多个已被克隆并进行功能研究^[1,4]。基于基因功能序列开发的分子标记, 汪文娟等^[7]分析了 8 个抗稻瘟病基因在华南 328 个籼型杂交水稻组合的分布, 结果显示含有不同抗稻瘟基因的组合表现出不同水平的抗瘟性, *Pi2* 与 *Pi1* 对华南稻区稻瘟病的抗病性贡献最大, 其他抗病基因的贡献大小依次是 *Pik-h*、*Pik-p*、*Pita*、*Pii* 与 *Piz-t*。陆展华等^[8]利用 5 个主效稻瘟病抗病基因的分子标记鉴定 70 份广东省主栽水稻品种和骨干亲本的综合抗性, 表明 *Pi2* 基因的抗性贡献率最高, *Pib* 和 *Pita* 对主栽品种的贡献极低。王晓玲等^[9]分析了 11 个主效抗性基因在江西省 82 个籼粳稻骨干亲本的稻瘟病抗性, 鉴定发现 *Pia* 基因可能是粳稻强抗性所必须的, *Pi9* 基因可能对籼稻强抗性是必需的。黎玲等^[10]利用 11 个主效稻瘟病抗性基因的分子标记对 48 个常规稻、15 个不育系和 129 个杂交稻进行了检测, 结果显示 *Pita* 在各个品系中均广泛存在, 广谱抗性基因分布较少, 抗性基因聚合可以有效提高稻瘟病田间抗性。上述研究表明抗稻瘟病水稻品种具有一定的地域性, 携带多个抗性基因的水稻品种是培育抗病材料的重要措施^[11]。

本研究选用 *Pi2*、*Piz-t*、*Pi9*、*Pi25*、*Pi5*、*Pita*、*Pia*、*Ptr*、*Pi1*、*Pikm*、*Pi54* 等 11 个抗稻瘟病基因的功能性分子标记, 对华南稻区近年育成的 90 份籼稻骨干亲本进行抗性基因鉴定与稻瘟病抗性评价, 试图探明上述基因在华南籼稻亲本中的分布以及与抗病性之间的相关性, 以期为合理利用抗性基因的聚合育种提供理论依据和有益的抗源亲本。

1 材料与方法

1.1 材料与菌株

1.1.1 试验材料 供试的 90 份优质籼稻亲本分别来源于华南地区福建 (40 份)、广东 (24 份) 和广西 (26 份) 等地, 这些籼稻亲本安排在福建省农业科学院生物技术研究所基地 (福建泰宁县) 种植, 经过株型、生育期、品质、产量及抗性等农艺性状指标评价, 适宜在福建稻作区种植, 因此选取作为育种骨干亲本进行本研究。亲本详细信息见表 1。

1.1.2 菌株来源 稻瘟病室内抗谱测定选用 ZA₆₃、ZB₉、ZC₁₅、ZG₁、ZB₃₁、EC₁₃、ZB₁、EC₉ 和 EZ₁₅ 等 9 个生理小种, 均为单孢分离菌株, 来源于福建建阳、上杭、将乐和泰宁等地, 主要为根据上一年稻瘟病菌生理小种的致病性测定情况挑选出的代表性菌株, 对稻瘟病单基因系的致病性上具有丰富的多样性, 所有菌株均保存于福建省农业科学院生物技术研究所。

表 1 供试水稻种质亲本

Table 1 Rice germplasm resources in this study

编号 Number	水稻亲本 Rice Germplasm	亲本来源 Germplasm Origin	编号 Number	水稻亲本 Rice Germplasm	亲本来源 Germplasm Origin	编号 Number	水稻亲本 Rice Germplasm	亲本来源 Germplasm Origin
XR01	福泰 8522	福建	XR31	青阳 1 号	福建	XR61	南油丝苗	广东
XR02	福泰 736	福建	XR32	青阳 2 号	福建	XR62	固广油占	广东
XR03	福泰 738	福建	XR33	青阳 3 号	福建	XR63	玉晶油占	广东
XR04	福泰 768	福建	XR34	青阳 5 号	福建	XR64	粤泰油占	广东
XR05	田黄 101	福建	XR35	青阳 7 号	福建	XR65	和丰香雅丝	广西
XR06	东联早 2 号	福建	XR36	闽诚稻 3 号	福建	XR66	桂野丰	广西
XR07	东联红	福建	XR37	博稻 339	福建	XR67	力拓 5 号	广西
XR08	东联红 2 号	福建	XR38	泉香丝 20	福建	XR68	力拓 6 号	广西
XR09	福香占	福建	XR39	泰香丝 20	福建	XR69	万川香占	广西
XR10	福占 1 号	福建	XR40	金香丝 20	福建	XR70	万香九九	广西
XR11	金油占	福建	XR41	美香新占	广东	XR71	万香占 1 号	广西
XR12	玉华占	福建	XR42	五粤占 3 号	广东	XR72	万香红	广西
XR13	闽诚稻 7 号	福建	XR43	十九香	广东	XR73	万香 696	广西
XR14	泉珍 12 号	福建	XR44	南晶香占	广东	XR74	桂农丰	广西
XR15	佳禾 165	福建	XR45	粤香 430	广东	XR75	桂丰 9 号	广西
XR16	佳福香占	福建	XR46	粤农丝苗	广东	XR76	桂育 11 号	广西
XR17	福泰 2582	福建	XR47	粤禾丝苗	广东	XR77	桂育 12 号	广西
XR18	福泰 3233	福建	XR48	华航 51 号	广东	XR78	桂育 15 号	广西
XR19	福泰 3622	福建	XR49	美巴香占	广东	XR79	桂育 17 号	广西
XR20	金泰占	福建	XR50	粤银软占	广东	XR80	桂丰 30	广西
XR21	福泰占	福建	XR51	广晶软占	广东	XR81	桂丰香占	广西
XR22	金玉油占	福建	XR52	广晶油占	广东	XR82	桂野香占	广西
XR23	黄莉油占	福建	XR53	黄广晶占	广东	XR83	阌香 463	广西
XR24	茉莉油占	福建	XR54	广晶美占	广东	XR84	广粮香 2 号	广西
XR25	金泰油占	福建	XR55	广晶莉占	广东	XR85	广粮香占	广西
XR26	金泰香丝	福建	XR56	广晶丝苗	广东	XR86	广粮香丝	广西
XR27	金玉香丝	福建	XR57	广软占	广东	XR87	粮发香丝	广西
XR28	福泰香丝	福建	XR58	五山软占	广东	XR88	粮发香油占	广西
XR29	福泰晶占	福建	XR59	五粤华占	广东	XR89	那谷香	广西
XR30	金泰晶占	福建	XR60	广黄占	广东	XR90	珍香 9 号	广西

1.2 抗性鉴定

1.2.1 室内苗瘟鉴定 室内接菌菌株均为单孢分离菌株, 接种菌株数为 9 个。参照赵沙沙等^[12]稻瘟病菌孢子的分离方法和李刚等^[13]提供的室内稻瘟病抗性的检测方法, 对供试材料进行苗瘟鉴定。病级调查按照国际水稻研究所稻瘟病圃苗瘟分级标准进行: 0 级为高抗, 1~2 级为抗, 3 级为中抗, 4~5 级为中感, 6~7 级为感, 8~9 级为高感。

1.2.2 自然诱发鉴定 优质籼稻亲本在病区的调查与评价方法参照福建省区试品种稻瘟性抗性调查与鉴定方法进行^[14]。叶瘟抗性级别分 0、1、2、3、4、5、6、7、8、9 共 10 级，0 级为高抗，1~2 为抗，3 级为中抗，4~5 级为中感，6~7 级为感，8~9 级为高感；穗颈瘟级别和综合抗性等级分别根据穗瘟发病率和综合抗性指数划分为 0、1、3、5、7、9 共 6 级；综合指数=叶瘟病级×0.25+穗瘟发病率计算值×0.25+穗瘟损失率计算值×0.5。0 级（综合抗性指数<0.1）为高抗，1 级（综合抗性指数 0.1~2.0）为抗，3 级（综合抗性指数 2.1~4.0）为中抗，5 级（综合抗性指数 4.1~6.0）为中感，7 级（综合抗性指数 6.1~7.5）为感，9 级（综合抗性指数≥7.6）为高感。

1.2.3 稻瘟病抗性的综合评价 根据室内抗谱测定与自然诱发鉴定结果，综合抗性评判水稻亲本稻瘟病抗性级别，由高至低排序为：高抗、抗、中抗、中感、感、高感等 6 个级别。最终稻瘟病抗性等级取 2 年抗性鉴定结果表现较差者，即第 1 年稻瘟病抗性鉴定表现为中抗，第 2 年稻瘟病抗性鉴定表现为中感，则最终鉴定结果为中感。为了便于分析稻瘟病抗性基因与稻瘟病抗性关系，将高抗~中抗（0~3 级，综合抗性指数≤4.0）均统计为抗病，中感~高感（4~9 级，综合抗性指数>4.0）均统计为感病。

1.3 抗病基因标记检测

利用开发的 *Pi2*、*Piz-t*、*Pi9*、*Pigm*、*Pi25*、*Pi5*、*Pita*、*Pia*、*Ptr*、*Pi1*、*Pikm*、*Pi54* 等 11 个抗稻瘟病基因的功能性分子标记（表 2），对供试材料分别进行上述抗稻瘟病基因检测。

待水稻生长分蘖盛期，采集 3-4 幼嫩叶片混于 2.0 mL 的离心管，液氮研磨至粉末，CTAB 法提取水稻基因组 DNA^[15]。PCR 反应体系由 2.5 μL 10×buffer，2.0 μL dNTP (2.5 mM)，F/R 引物各 1.0 μL (10 μM)，DNA 1.0 μL，Taq Polymerase 0.5 μL，ddH₂O 补至 25 μL 体系。扩增程序：94°C 预变性 3 min；94°C 30 S，55-60°C 30 S，72°C 1min 共 35 个循环，72°C 5 min。以 PCR 产物为模板，在相应内切酶最适宜温度下酶切处理 4 h。PCR 或酶切反应产物在 6%~8%的聚丙烯酰胺凝胶或 1.5%的琼脂糖凝胶电泳分离检测。

表2 抗稻瘟病基因特异标记检测信息

Table 2 Specific molecular detecting markers information for rice blast resistance gene

目的基因 Tatget gene	分子标记 Molecular marker	引物序列(5' - 3')Primer sequence (5' - 3')		片段大小 (抗/感, bp) Expected size (R/S, bp)	参考文献 References
		F 端引物 Forward primer	R 端引物 Revsed primer		
<i>Pi2</i>	<i>Pi9-Pro</i>	TGATTATGTTTTTTATGTGGGG	ATTAGTGAGATCCATTGTTCC	111 (R)	[16]
	<i>Pi2-LRR</i>	CGTTGTATAGGACAGTTTCATT	AATCTAGGCACTCAAGTGTTCC	399 (R) / <i>Pst</i> I	
<i>Piz-t</i>	<i>Pi9-Pro</i>	TGATTATGTTTTTTATGTGGGG	ATTAGTGAGATCCATTGTTCC	111 (R)	[16]
	<i>Pi2-LRR</i>	CGTTGTATAGGACAGTTTCATT	AATCTAGGCACTCAAGTGTTCC	439 (R) / <i>Pst</i> I	
<i>Pi9</i>	<i>Pi9-Pro</i>	TGATTATGTTTTTTATGTGGGG	ATTAGTGAGATCCATTGTTCC	128 (R)	[16]
<i>Pi5</i>	<i>M-Pi5</i>	ATAGATCATGCGCCCTTTG	TCATACCCCATTCGGTCATT	206(R)/307(S)	[17]
<i>Pi25</i>	<i>CAP3</i>	CCTCACGTTTCTACGTCTTG	CACACCATTCTGATGAACC	409(R)/ <i>Nde</i> I	[18]
<i>Pita</i>	<i>YL155/YL87</i>	AGCAGGTTATAAGCTAGGCC	CTACCAACAAGTTCATCAAAA	1042(R)	[19-20]
	<i>YL183/YL87</i>	AGCAGGTTATAAGCTAGCTAT	CTACCAACAAGTTCATCAAAA	1042(S)	
<i>Pia</i>	<i>PIA</i>	GCGACTGACACTTTCAATAGC	CGGTAGAGCAATTTAGAAGCAG	189(R)	[21]
<i>Ptr</i>	<i>Z12</i>	TGCAGATTTGACTGCTCGGT	GGGATCTTCTCGCCAAA	212(R)/223(S)	[22]
<i>Pi54</i>	<i>MAS</i>	CAATCTCAAAGTTTTTCAGG	GCTTCAATCACTGCTAGACC	216(R)/359(S)	[23]
<i>Pil</i>	<i>M-Pil</i>	GTGCTGCTGTGGCTAGTTG	AGTCCCCGCTCAATTTTCT	460(R)	[24]
<i>Pikm</i>	<i>Pikm 1</i>	TGAGCTCAAGGCAAGAGTTGAGGA	TGTTCCAGCAACTCGATGAG	174(R)/213(S)	[25]
	<i>Pikm 2</i>	CAGTAGCTGTGTCTCAGAACTATG	AAGGTACCTCTTTTCGGCCAG	290(R)/332(S)	

2 结果与分析

2.1 不同亲本稻瘟病抗性表现

连续两年稻瘟病自然诱发和室内接菌鉴定与评价结果表明，供试亲本综合抗性等级达到高抗（HR）、抗（R）、中抗（MR）、中感（MS）、感（S）和高感（HS）的分别为 0 份、3 份、35 份、38 份、14 份和 0 份（表 3）。苗、叶瘟及穗颈瘟鉴定结果显示，供试亲本的抗性水平在年度间表现基本一致，苗瘟表现抗病的亲本有 45 份，占 50%；叶瘟表现抗病的亲本有 38 份，占 42.22%；穗颈瘟表现抗病的亲本有 20 份，占 22.22%。

供试骨干亲本年度间相同鉴定时期的抗性级别总体差异不大，重复性较好。不同鉴定时期的稻瘟病抗性级别相关性分析表明，苗瘟抗性级别与叶瘟抗性级别（ $r=0.765$ ， $P<0.01$ ）、苗瘟抗性级别与穗颈瘟抗性级别（ $r=0.571$ ， $P<0.01$ ）、叶瘟抗性级别与穗颈瘟抗性级别（ $r=0.535$ ， $P<0.01$ ）均呈极显著正相关。但部分骨干亲本不同鉴定时期的抗性级别差异较大，如玉华占（XR12）的苗瘟、叶瘟、穗颈瘟抗性级别及综合指数分别为 R、S、MS 和 4.75，广黄占（XR60）的苗瘟、叶瘟、穗颈瘟抗性级别及综合指数分别为 MR、MS、S 和 3.95，万川香占（XR69）的苗瘟、叶瘟、穗颈瘟抗性级别及综合指数分别为 R、R、S 和 4.25，桂育 12 号（XR77）的苗瘟、叶瘟、穗颈瘟抗性级别及综合指数分别为 R、MR、S 和 6.55，这些差异可能是由于部分骨干亲本中携带了对苗瘟、叶瘟或穗颈瘟特异性的稻瘟病抗性基因所致。

表 3 优质籼稻骨干亲本的稻瘟病抗性

Table 3 Blast disease resistance of 90 indica rice backbone parent germplasms based on field tests

编号 Number	抗稻瘟病基因 Rice blast resistance gene	苗瘟抗 性级别 Seedling blast resistance level	叶瘟抗 性级别 Leaf blast resistance level	穗颈瘟 抗性级别 Neck blast resistance level	稻瘟抗性 综合指数 Rice blast resistance Composite index	综合抗 性级别 Comprehensive resistance level
XR01	<i>Pita+Pi54</i>	R	MR	MS	3.75	MR
XR02	<i>Pi2+Pi5+Pi25+Pi1+Pikm</i>	R	R	MR	1.95	R
XR03	<i>Pi2+Pi5+Pi25+Pi54</i>	MR	MR	MR	3.75	MR
XR04	<i>Pi2+Pi5+Pita+Ptr+Pi54</i>	MR	MR	MR	3.50	MR
XR05	<i>Pi5+Pita+Pia+Ptr+Pi1+Pikm</i>	R	R	R	2.25	MR
XR06	<i>Pi5+Pita</i>	R	MS	MS	5.75	MS
XR07	<i>Pi2+Pi5+Pia</i>	MS	MS	S	5.80	MS
XR08	<i>Pita+Pi1</i>	MS	MR	S	6.25	S
XR09	<i>Pi2+Pi25+Ptr+Pi54</i>	R	MR	MR	3.50	MR
XR10	<i>Pi5+Pita+Pi54</i>	MS	MS	S	5.25	MS
XR11	<i>Pi2+Pia+Pi54</i>	HR	R	R	2.25	MR

XR12	$Pi2+Pi5+Pi25+Pi1+Pi54$	R	S	MS	4.75	MS
XR13	$Pi2+Pi25+Pia+Pi54$	R	MR	R	2.50	MR
XR14	$Pi1+Pikm$	MS	MS	MS	4.55	MS
XR15	$Pi2+Pia+Pia+Pi54$	HR	R	R	1.50	R
XR16	$Pi2+Pi5+Pi25$	MR	R	MS	4.25	MS
XR17	$Pi5+Pia+Pi1+Pi54$	R	S	MR	3.25	MR
XR18	$Pi2+Pi54$	MS	MS	S	4.25	MS
XR19	$Pi54$	MS	MS	MS	3.80	MR
XR20	$Pi2+Pi5+Pi25+Pi1$	R	R	MR	2.25	MR
XR21	$Pia+Pi54$	MR	R	MS	3.50	MR
XR22	$Pi5+Pi54$	MS	MS	MS	3.95	MR
XR23	$Pi5+Ptr+Pi54$	MS	MS	HS	6.05	S
XR24	$Pi2+Pi25$	R	MR	MS	2.95	MR
XR25	$Pi2+Pi5+Pi25+Pi1$	R	MR	MR	2.75	MR
XR26	$Pi2+Pi5+Pi25+Ptr+Pi54$	HR	R	MR	3.25	MR
XR27	$Pi2+Pi5+Pi25+Pi54$	MS	R	S	5.00	MS
XR28	$Pi2+Pi5+Ptr+Pi54$	R	MR	MS	4.50	MS
XR29	$Pi5+Ptr+Pi54$	MS	MS	MS	4.25	MS
XR30	$Pi2+Pi5+Pia+Pi1+Pi54$	R	MR	MR	3.50	MR
XR31	$Pi5+Pi1+Pikm$	MR	R	MS	3.95	MR
XR32	$Pi5$	S	MS	MS	4.95	MS
XR33	$Pi2+Pi5+Pi25$	MR	MR	MS	4.25	MS
XR34	$Pi2+Pi25+Pia+Pi54$	R	MR	MR	2.75	MR
XR35	$Ptr+Pi54$	MS	MS	S	6.25	S
XR36	$Pi2+Ptr+Pi54$	R	R	R	2.00	R
XR37	$Pi54$	S	S	HS	7.25	S
XR38	$Pi5+Pia+Pi54$	MS	S	S	6.75	S
XR39	$Pi5+Pia$	MS	MS	S	4.95	MS
XR40	$Pi5+Ptr+Pi54$	MS	MS	MS	4.25	MS
XR41	$Pi5+Pi54$	MS	MS	MS	4.50	MS
XR42	$Pi2+Pi5+Pi25+Pia$	MS	MS	MS	4.95	MS
XR43	$Ptr+Pi54$	S	S	HS	6.50	S
XR44	$Pi2+Pi5+Pi25+Pia+Pi54$	R	MR	MS	3.50	MR
XR45	$Ptr+Pi54$	MS	MS	S	5.30	MS
XR46	$Pi2+Pi5+Pi25+Pia+Pi54$	MS	MS	MS	4.25	MS
XR47	$Pi2+Pia+Pi54$	MS	MS	S	5.55	MS
XR48	$Pi2+Pi25+Pi54$	MR	MR	MS	3.25	MR
XR49	$Pi5+Pi54$	MS	S	S	6.25	S
XR50	$Pi2+Pi5+Pi25+Pia+Pi54$	MR	MS	MS	3.75	MR
XR51	$Pi2+Pi25+Pia+Pi54$	MR	MR	MS	2.95	MR
XR52	$Pi2+Pi5+Pi54$	MS	MS	MS	4.50	MS
XR53	$Pi2+Pi5+Pi25+Pia$	MR	MS	MS	3.75	MR
XR54	$Pi2+Pi25+Pia+Pi54$	MR	MR	MR	2.55	MR
XR55	$Pi5+Pi54$	MR	MR	MS	3.75	MR
XR56	$Pi2+Pi5+Pia+Pi54$	MR	MR	MS	2.95	MR

XR57	<i>Pi2+Pi5+Pi25+Pi54</i>	MR	MR	MS	3.75	MR
XR58	<i>Pi2+Pi25+Pi54</i>	S	MS	S	5.50	MS
XR59	<i>Pi2+Pi5+Pia+Pi1</i>	R	R	MR	2.75	MR
XR60	<i>Pi2+Pi5+Pi25+Pi54</i>	MR	MS	S	3.95	MR
XR61	<i>Pi2+Pi5+Pi25+Pia+Pi54</i>	MS	MS	MS	3.50	MR
XR62	<i>Pi2+Pi5+Pi25+Pi54</i>	MS	MS	S	4.50	MS
XR63	<i>Pi2+Pi5+Pia+Pi1+Pi54</i>	R	R	MR	2.25	MR
XR64	<i>Pi2+Pi5+Pi54</i>	R	MS	S	4.25	MS
XR65	<i>Pi5+Pita+Ptr+Pi54</i>	MS	S	S	4.95	MS
XR66	<i>Pi5+Pia</i>	MS	S	MS	4.25	MS
XR67	<i>Pi54</i>	S	S	HS	7.30	S
XR68	<i>Pita+Pi54</i>	MS	S	S	6.65	S
XR69	<i>Pi5</i>	R	R	S	4.25	MS
XR70	<i>Pi5+Pi54</i>	MS	MS	MS	3.75	MR
XR71	<i>Pi54</i>	MS	MS	S	4.25	MS
XR72	<i>Piz-t+Pi5+Pita+Pi1</i>	R	R	MR	3.25	MR
XR73	<i>Pi2+Pia+Pi54</i>	R	MR	MS	3.95	MR
XR74	<i>Pi5+Ptr+Pi54</i>	MS	MS	S	5.45	MS
XR75	<i>Pi5+Pi54</i>	MS	S	S	4.95	MS
XR76	<i>Pi5+Ptr+Pi54</i>	S	S	HS	7.50	S
XR77	<i>Pi5+Ptr+Pi54</i>	R	MR	S	6.55	S
XR78	<i>Pi5+Pia+Pi54</i>	MS	S	S	5.80	MS
XR79	<i>Pi5+Pi54</i>	MR	MS	MS	4.50	MS
XR80	<i>Pi5+Pi54</i>	MS	S	S	6.25	S
XR81	<i>Pi1</i>	MR	MR	S	4.95	MS
XR82	<i>Pi5+Pita+Ptr+Pi54</i>	MS	S	S	5.50	MS
XR83	<i>Pi5+Pi54</i>	S	S	S	6.25	S
XR84	<i>Pi5+Pi25+Pi54</i>	MS	MS	S	5.75	MS
XR85	<i>Pi2+Pi5+Pi25+Pia+Pi54</i>	MR	MS	MS	4.50	MS
XR86	<i>Pi2+Pi5+Pia+Pi54</i>	MR	MR	MR	3.25	MR
XR87	<i>Pi5+Pi54</i>	MS	MS	S	5.80	MS
XR88	<i>Pi5+Pi54</i>	MS	MS	S	5.20	MS
XR89	<i>Pi5+Ptr+Pi54</i>	S	S	S	5.95	MS
XR90	<i>Pi5+Pia</i>	MS	S	S	6.35	S

HR: 高抗; R: 抗; MR: 中抗; MS: 中感; S: 感; HS: 高感。

HR: high-resistance; R: resistance; MR: moderate resistance; MS: moderate susceptibility; S: susceptibility; HS: high-susceptibility.

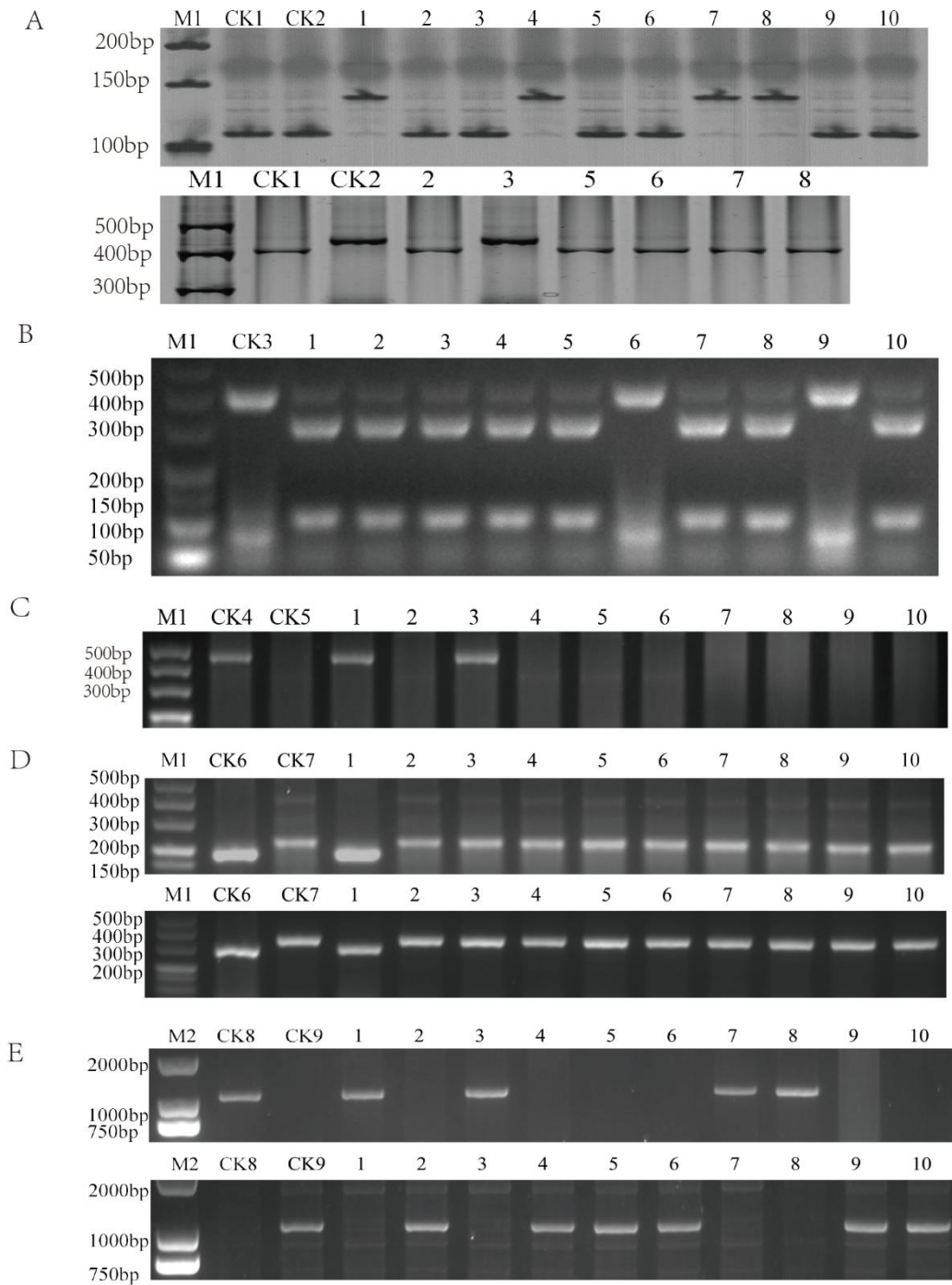
2.2 稻瘟病抗性基因的鉴定与分析

本研究检测了*Pi2*、*Piz-t*、*Pi9*、*Pi25*、*Pi5*、*Pita*、*Pia*、*Ptr*、*Pi1*、*Pikm*和*Pi54*等11个抗性基因在华南籼稻骨干亲本中的分布情况（图1、表3），除*Pi9*基因以外，其它10个抗性基因在90份籼稻亲本中均有不同的分布频率，以*Pi54*基因分布频率最高，达到75.56%，其次是*Pi5*基因，达到70.0%；*Pi2*基因的分布频率也较高，达到47.78%；其余基因分布频率则逐次降低，依次为31.11%（*Pi25*和

Pia)、20% (*Ptr*)、15.56% (*Pil*)、13.32% (*Pita*)、4.44% (*Pikm*) 和 1.11% (*Piz-t*) (图2)。

在携带抗性基因数量方面，所有籼稻骨干亲本均携带 1 个及以上的抗性基因 (图 3A、表 4)。其中，以携带 2~4 个抗性基因的亲本居多，分别为 25 份、23 份和 23 份，占全部亲本的 78.89%；携带 1 个抗性基因的亲本 7 份，占比 7.78%；携带 5 个抗性基因的亲本 11 份，占比 12.22%；携带 6 个抗性基因的亲本仅 1 份，占比 1.11%。

进一步分析不同省份育成亲本携带抗性基因数量发现，福建育成的 40 份亲本中，携带 2~5 个抗性基因的亲本达 36 份，占比 90.0%，携带 1 个抗性基因的亲本仅 3 份，占比 7.50%，携带 6 个抗性基因的亲本仅 1 份，占比 2.50%；广东育成的 24 份亲本中，携带 2、3、4、5 个抗性基因的亲本分别为 5 份、5 份、9 份和 5 份，占比分别为 20.83%、20.83%、37.50%和 20.83%；广西育成的 26 份亲本中，携带 2~3 个抗性基因的亲本 17 份，占比 65.38%，携带 1、4、5 个抗性基因的亲本为 4 份、4 份和 1 份，占比分别为 15.38%、15.38%和 3.85% (图 3B)。



M1:DL500, M2:DL2000,CK1: *Pi2*(+), CK2: *Piz-t*(+), CK3: *Pi25*(+),CK4: *Pi1*(+),CK5: *Pi1*(-),CK6: *Pikm* (+),CK7: *Pikm* (-),CK8: *Pita* (+),CK7: *Pita* (-);1-10 分别是 XR05, XR28,XR72,XR35,XR52,XR53,XR65,XR68, XR85, XR86. A-E 分别是: *Pi2* 与 *Piz-t*, *Pi25*, *Pi1*, *Pikm* 和 *Pita* 基因的电泳鉴定

M1:DL500, M2:DL2000,CK1: *Pi2*(+), CK2: *Piz-t*(+), CK3: *Pi25*(+),CK4: *Pi1*(+),CK5: *Pi1*(-),CK6: *Pikm* (+),CK7: *Pikm* (-),CK8: *Pita* (+),CK7: *Pita* (-);1-10: XR05, XR28,XR72,XR35,XR52,XR53,XR65,XR68, XR85, XR86. A is the electrophoresis identification of *Pi2* and *Piz-t* genes; B-E is the electrophoretic identification of *Pi25*, *Pi1*, *Pikm* and *Pita* genes, respectively

图 1 部分亲本抗性基因电泳检测

Fig.1 Detection of R genes from part of the parents

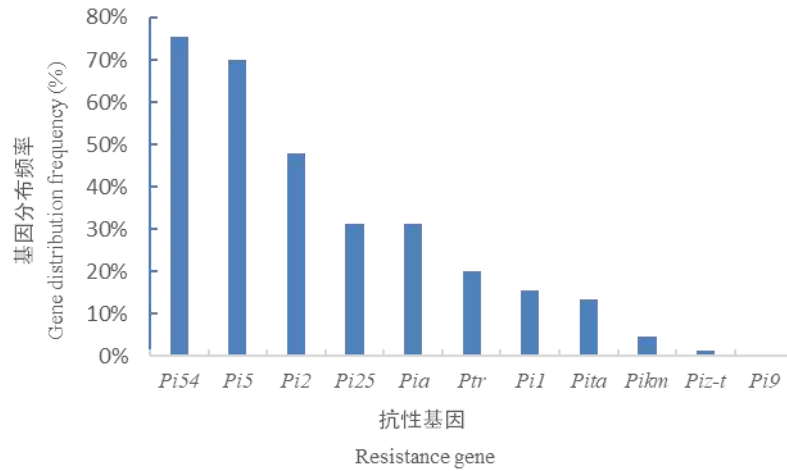
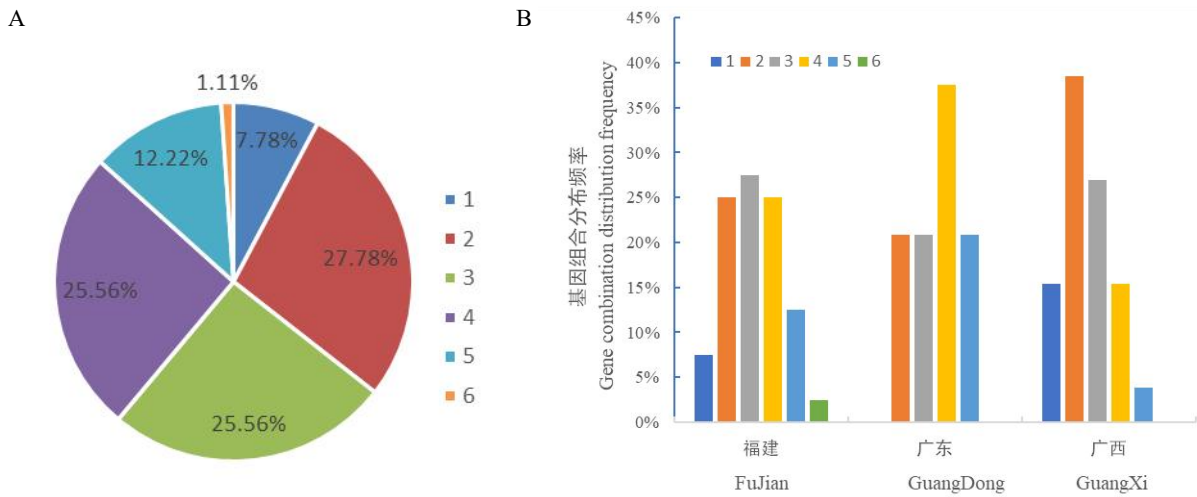


图2 稻瘟病抗性基因在籼稻骨干亲本中的分布

Fig.2 Distribution of blast R genes among *indica* rice germplasm



1~6: 籼稻骨干亲本携带抗性基因的数量

1-6: The number of blast resistance genes carried by the backbone *indica* rice parents.

图3 稻瘟病抗性基因组合在籼稻骨干亲本中的占比

Fig.3 Percentage of blast R gene combinations among *indica* parent germplasm

在区域分布方面, *Pi5* 和 *Pi54* 基因在福建、广东和广西育成亲本中广泛分布, *Pi2*、*Pi25* 基因在福建和广东育成亲本中分布频率较高, 在广西育成亲本的分布频率较低 (图 4)。11 个抗性基因在不同地区育成亲本中的分布频率差异较大。如广东育成的亲本中, *Pi54*、*Pi2*、*Pi5*、*Pi25* 和 *Pia* 等基因分布频率较高, 分别为 87.5%、79.2%、66.7%、50.0%和 50.0%; 福建育成的籼稻亲本中, *Pi54*、*Pi5*、*Pi2* 和 *Pi25* 等基因分布频率较高, 分别为 65%、55%、52.5%和 32.5%; 广西育成的籼

稻亲本中，*Pi54*、*Pi5*、*Pia* 和 *Ptr* 等基因分布频率分别为 87.5%、87.5%、25.0%和 25.0%。此外，*Pikm* 基因仅在福建育成亲本中检出，*Piz-t* 基因仅在广西育成亲本中检出。

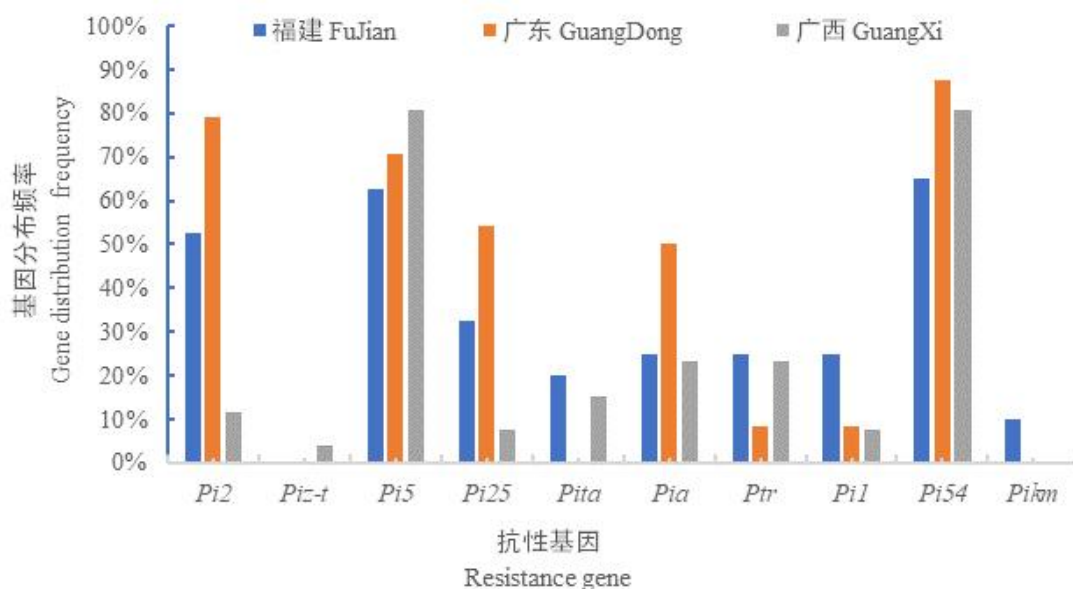


图 4 稻瘟病抗性基因的区域分布
Fig.4 Distribution of blast R genes of different districts

2.3 基因组合分布与抗性相关性分析

为探明供试亲本的抗性基因类型或数量与亲本稻瘟病抗性之间的相关性,对 11 个抗瘟基因在供试亲本中的分布与田间抗性进行分析,结果表明,在选取 90 份骨干亲本中,携带 1 至 6 个抗瘟基因的亲本分别有 14.29%、24.0%、21.74%、73.91%、72.73%和 100.0%表现为抗病(表 4),随着聚合抗性基因数量的增加,亲本抗性水平呈相应提升趋势。根据稻瘟病抗性综合评价结果,携带 1-3 个抗性基因亲本的苗瘟、叶瘟和穗颈瘟抗性级别多数为感病或中感,综合抗性表现较弱;苗瘟、叶瘟、穗颈瘟和综合抗性级别均为中抗及以上的亲本 19 份,其中,福建育成亲本 14 份,广东育成亲本 3 份,广西育成亲本 2 份。以上结果说明,福建育成亲本的稻瘟病抗性整体表现优于广东、广西的育成亲本。如闽诚稻 3 号、佳禾 165 和福泰 736 等 3 份表现抗病的亲本均为福建育成,聚合 6 个抗性基因、综合表现中抗的亲本田黄 101 也来源于福建。

表 4 籼稻骨干亲本抗瘟基因数量及其抗性评价

Table 4 The number of blast resistant genes in the main parents of *indica* rice and their resistance evaluation

抗性基因 Resistance gene	骨干亲本 Main parents	抗性频率 (%) Resistance frequency (%)	各抗性等级骨干亲本 Resistance grade of parents			
			R	MR	MS	S
1	7	14.29	0	1	4	2
2	25	24.00	0	6	11	8
3	23	21.74	1	4	14	4
4	23	73.91	1	16	6	0
5	11	72.73	1	7	3	0
6	1	100	0	1	0	0

抗性频率：抗性等级 R、MR 的骨干亲本数量总和的占比；R：抗；MR：中抗；MS：中感；S：感。

Resistance frequency: the proportion of R and MR grade parents; R: resistance; MR: moderate resistance; MS: moderate susceptibility; S: susceptibility.

进一步分析携带 *Pi2*、*Piz-t*、*Pi9*、*Pi25*、*Pi5*、*Pita*、*Pia*、*Ptr*、*Pil*、*Pikm* 和 *Pi54* 等不同抗性基因对提升亲本抗性频率的贡献。结果显示，不同抗性基因对提升水稻亲本抗病性的贡献表现出明显差异（图 5）。携带 *Piz-t* 基因的亲本仅 1 份，表现为抗病亲本的频率为 100.0%；携带 *Pikm* 和 *Pil* 基因亲本有 4 份和 14 份，表现为抗病亲本的频率分别为 75.0%和 71.43%；携带 *Pi2*（43 份）、*Pi25*（28 份）、*Pia*（28 份）和 *Pita*（12 份）基因的亲本，表现为抗病亲本的频率分别为 65.11%、64.29%、64.29%和 50.0%。以上结果表明，携带 *Pi54*、*Pi5*、*Ptr* 和 *Pita* 等 4 个抗性基因在供试亲本的占比分别为 75.56%、70.0%、20.0%和 13.32%，但抗性表现较弱，在福建稻瘟病抗性育种中利用价值不大；携带 *Piz-t*、*Pikm*、*Pil*、*Pi2*、*Pi25* 和 *Pia* 等基因亲本的抗性表现较好，在福建稻瘟病抗性育种中有一定利用价值，它们对福建抗性育种贡献大小依次是 *Piz-t*、*Pikm*、*Pil*、*Pi2*、*Pi25* 和 *Pia* 基因。

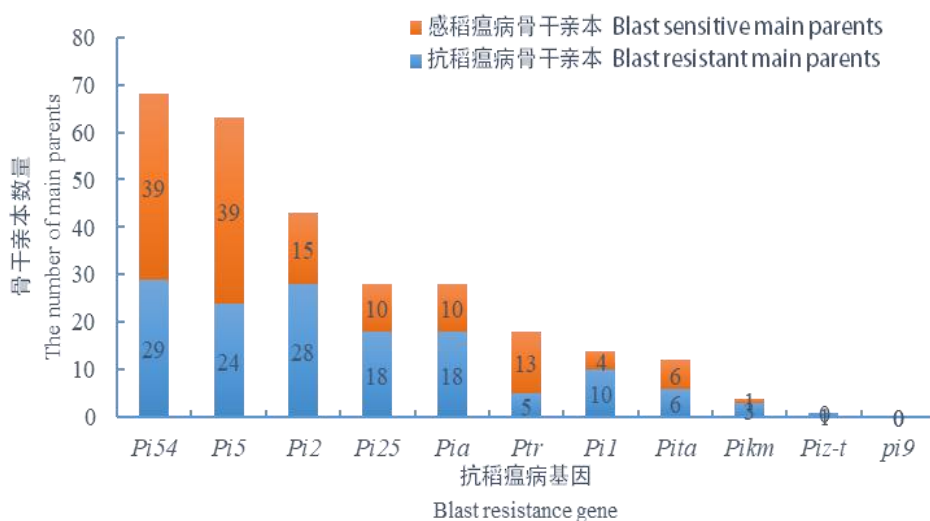


图 5 基因型与骨干亲本抗性相关分析
Fig.5 Correlation analysis between gene type and blast resistance of parent

结合供试亲本的田间抗性表现，分析不同抗性基因组合对水稻抗病性的贡献，将携带完全相同抗性基因的亲本归为相同基因型，合计得到 44 种基因组合（表 5）。携带 *Pi5+Pi54* 基因组合的水稻亲本最多（11 份，占比 12.2%），抗病率为 27.3%；携带 *Pi5+Ptr+Pi54* 基因组合的水稻亲本次之（7 份，占比 7.8%），抗病率为 0.0%；18 种类型抗性基因组合的水稻亲本抗稻瘟病水平达到中抗以上。其中，*Pi2+Pi5+Pi25+Pi54* 基因组合（亲本 5 份，抗病率 60.0%）、*Pi2+Pi5+Pi25+Pia+Pi54* 基因组合（亲本 5 份，抗病率 60.0%）、*Pi2+Pi25+Pia+Pi54* 基因组合（亲本 3 份，抗病率 100.0%）、*Pi2+Pi5+Pi25+Pi1* 基因组合（亲本 2 份，抗病率 100.0%）、*Pi2+Pi5+Pia+Pi54* 基因组合（亲本 2 份，抗性频率 100.0%）、*Pi2+Pi5+Pia+Pi1+Pi54* 基因组合（亲本 2 份，抗病率 100.0%）是较好的 6 个抗性基因组合。研究也发现，携带相同抗瘟基因型的亲本，其抗性表现基本一致，表明抗性基因型是决定品种抗病水平的关键性因素。

表 5 不同抗性基因组合在籼稻骨干亲本中的分布及其抗性水平

Table 5 The distribution of blast resistant genes in the main parents of *indica* rice and their resistance levels

基因组合 Gene combination	材料数 Number of material	占比 (%) Proportion	抗病率 (%) Disease resistance rate	基因组合 Gene combination	材料数 Number of material	占比 (%) Proportion	抗病率 (%) Disease resistance rate
<i>Pi1</i>	1	1.1	0.0	<i>Pi2+Pia+Pi54</i>	3	3.3	66.7
<i>Pi5</i>	2	2.2	0.0	<i>Pi5+Ptr+Pi54</i>	7	7.8	0.0
<i>Pi54</i>	4	4.4	25.0	<i>Pi2+Pi5+Ptr+Pi54</i>	1	1.1	0.0
<i>Pi1+Pikm</i>	1	1.1	0.0	<i>Pi2+Pi25+Pita+Pi54</i>	1	1.1	100.0
<i>Pi5+Pita</i>	1	1.1	0.0	<i>Pi2+Pi25+Ptr+Pi54</i>	1	1.1	100.0
<i>Pi2+Pi54</i>	1	1.1	0.0	<i>Pi2+Pi5+Pia+Pi1</i>	1	1.1	100.0
<i>Pi2+Pi25</i>	1	1.1	100.0	<i>Pi2+Pita+Pia+Pi54</i>	1	1.1	100.0
<i>Pia+Pi54</i>	1	1.1	100.0	<i>Pi5+Pia+Pi1+Pi54</i>	1	1.1	100.0
<i>Pita+Pi1</i>	1	1.1	0.0	<i>Piz-t+Pi5+Pita+Pi1</i>	1	1.1	100.0
<i>Pita+Pi54</i>	2	2.2	50.0	<i>Pi5+Pita+Ptr+Pi54</i>	2	2.2	0.0
<i>Ptr+Pi54</i>	3	3.3	0.0	<i>Pi2+Pi5+Pi25+Pia</i>	2	2.2	50.0
<i>Pi5+Pia</i>	3	3.3	0.0	<i>Pi2+Pi5+Pi25+Pi1</i>	2	2.2	100.0
<i>Pi5+Pi54</i>	11	12.2	27.3	<i>Pi2+Pi5+Pia+Pi54</i>	2	2.2	100.0
<i>Pi2+Pi5+Pia</i>	1	1.1	0.0	<i>Pi2+Pi5+Pi25+Pi54</i>	5	5.6	60.0
<i>Pi5+Pi25+Pi54</i>	1	1.1	0.0	<i>Pi2+Pi25+Pia+Pi54</i>	3	3.3	100.0
<i>Pi5+Pita+Pi54</i>	1	1.1	0.0	<i>Pi2+Pi5+Pi25+Pi1+Pi54</i>	1	1.1	0.0
<i>Pi2+Ptr+Pi54</i>	1	1.1	100.0	<i>Pi2+Pi5+Pi25+Pi1+Pikm</i>	1	1.1	100.0
<i>Pi5+Pi1+Pikm</i>	1	1.1	100.0	<i>Pi2+Pi5+Pita+Ptr+Pi54</i>	1	1.1	100.0
<i>Pi2+Pi5+Pi25</i>	2	2.2	0.0	<i>Pi2+Pi5+Pi25+Ptr+Pi54</i>	1	1.1	100.0
<i>Pi2+Pi5+Pi54</i>	2	2.2	0.0	<i>Pi2+Pi5+Pi25+Pia+Pi54</i>	5	5.6	60.0

<i>Pi5+Pia+Pi54</i>	2	2.2	0.0	<i>Pi2+Pi5+Pia+Pi1+Pi54</i>	2	2.2	100.0
<i>Pi2+Pi25+Pi54</i>	2	2.2	50.0	<i>Pi5+Pita+Pia+Ptr+Pi1+Pikm</i>	1	1.1	100.0

3 讨论

3.1 稻瘟病抗性基因在育成品种中的分布及抗性表现

稻瘟病抗性基因的挖掘和利用是选育抗病品种的前提和基础^[26]。本研究发现 *Pi54*、*Pi5* 和 *Pi2* 基因在华南稻区育种中应用较广泛，*Pi25*、*Pia*、*Ptr*、*Pi1* 和 *Pita* 基因分布较少；*Pikm* 和 *Piz-t* 基因分布频率很低，*Pikm* 基因仅在福建育成的 4 份亲本中检出，*Piz-t* 基因仅在广西育成品种万山红中检出，所有亲本均未检出 *Pi9* 基因。抗性基因不均衡的分布表明华南稻区常规籼稻育种过程中 *Pi9* 等稻瘟病抗性基因没有得到充分利用，应在后续研究中聚合不同抗性基因来提高品种抗性。同时，随着水稻遗传学与分子生物学的发展，新的稻瘟病抗性基因不断被鉴定，对不同类型抗瘟基因的分析与应用具有重要的意义。

抗性基因聚合的抗性增强效应在华南籼稻骨干亲本中同样适用^[7-8,27-28]。苗瘟、叶瘟、穗颈瘟和综合抗性评价均表现为抗病的亲本，如佳禾 165、福泰 736 和田黄 101 等可优先用于福建地区抗性育种或品种推广。据了解，上述三个品种已在福建省及南方稻区生产上面积推广应用，深受种植户喜爱，具有良好的应用前景（结果未发表）。华南籼稻骨干亲本抗性基因组合类型丰富，40.9% 的基因组合促使抗性水平达到中抗以上。水稻抗稻瘟性的定向改良可借鉴 *Pi2+Pi25+Pia+Pi54*、*Pi2+Pi5+Pi25+Pi1*、*Pi2+Pi5+Pia+Pi54* 和 *Pi2+Pi5+Pia+Pi1+Pi54* 等抗性基因组合。此外，个别亲本携带 3~5 个抗性基因仍表现感病，可能是由于某些抗病基因之间存在复杂的相互抑制作用，从而导致水稻抗病性降低，其具体机制仍有待进一步研究及验证。

3.2 稻瘟病抗性评价探讨

稻瘟病菌在水稻的不同生育时期、不同部位均可侵染，其中穗颈瘟对水稻的产量危害最大，一旦发生流行将给水稻产量造成巨大损失^[9]。而稻瘟病抗性检测往往依赖病圃鉴定，受气候条件影响较大。两年的调查发现供试亲本苗瘟抗性级别、叶瘟抗性级别和穗颈瘟抗性级别之间两两呈极显著正相关，且发生苗、叶瘟的品种必定发生穗颈瘟。该结果表明苗、叶瘟在一定程度可以反映穗颈瘟的抗性水平，具有一定的参考价值。因此，可以根据温室接菌进行苗叶瘟鉴定来推测水稻品种穗颈瘟抗性，提高稻瘟病抗性鉴定的效率和准确性。

参考文献

- [1] Li W, Chern M, Yin J, Yin J, Wang J, Chen X. Recent advances in broad-spectrum resistance to the rice blast disease. *Current Opinion in Plant Biology*, 2019, 50:114-120
- [2] 陆明红, 刘万才, 朱凤, 张求东, 夏凤. 2014 年稻瘟病重发原因分析与治理对策探讨. *中国植保导刊*, 2015, 35 (6): 35-39
Lu M H, Lu M C, Zhu F, Zhang Q D, Xia F. Analysis on the cause seriously blast disease and discussion on its countermeasures. *China Plant Protection*, 2015, 35(6): 35-39
- [3] 谢华安. 杂交水稻抗病虫育种实践与思考. *中国稻米*, 2020, 26(1):1-5
Xie H A. Practice and thinking of hybrid rice breeding with disease-resistant and insect-resistant. *Chinese Rice*, 2020, 26(1): 1-5
- [4] 毛涓, 陈学伟, 王静. 水稻抗稻瘟病机制的研究进展. *中国科学: 生命科学*, 2022, 52(10): 1495-1510
Mao W, Chen X W, Wang J. Recent progress on rice resistance to blast disease. *Sci Sin Vitae*, 2022, 52(10): 1495-1510
- [5] 曹妮, 陈渊, 季芝娟, 曾宇翔, 杨长登, 梁燕. 水稻抗稻瘟病分子机制研究进展. *中国水稻科学*, 2019, 33(6): 489-498
Cao N, Chen Y, Ji Z J, Zeng Y X, Yang C D, Liang Y. Recent progress in molecular mechanism of rice blast resistance. *Chinese Journal of Rice Science*, 2019, 33(6): 489-498
- [6] SHAILENDRA S. Recent chemical and biological control measures for rice blast disease-review. *Progressive agriculture*, 2015, 15(2):157-161
- [7] 汪文娟, 周继勇, 汪聪颖, 苏菁, 封金奇, 陈炳, 冯爱卿, 杨健源, 陈深, 朱小源. 八个抗稻瘟病基因在华南籼型杂交水稻中的分布. *中国水稻科学*, 2017, 31(3): 299-306
Wang W J, Zhou J Y, Wang C Y, Su J, Feng J Q, Cheng B, Feng A Q, Yang J Y, Chen S, Zhu X Y. Distribution of eight rice blast resistance genes in *indica* hybrid rice in China. *Chinese Journal of Rice Science*, 2017, 31(3): 299-306
- [8] 陆展华, 付魏魏, 刘维, 卢东柏, 王晓飞, 王石光, 何秀英. 广东省主栽水稻品种稻瘟病主效抗性基因的鉴定及分析. *植物病理学报*, 2020, 50(6):711-722
Lu Z H, Fu W W, Liu W, Lu D B, Wang X F, Wang S G, He X Y. Identify and analysis of major resistance genes to *Magnaporthe oryzae* in main rice varieties in Guangdong Province. *Acta Phytopathologica Sinica*, 2020, 50(6):711-722
- [9] 王晓玲, 吴婷, 唐书升, 李霞, 王智权, 肖宇龙, 余传源. 82 份籼粳稻骨干亲本抗稻瘟病基因的分子检测. *热带作物学报*, 2021, 42(5): 1199-1208
Wang X L, Wu T, Tang S S, Li X, Wang Z Q, Xiao Y L, Yu C Y. Molecular marker detection of blast resistance genes in 82 main parents of *Indica* and *Japonica* Rice. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2021, 42(5): 1199-1208
- [10] 黎玲, 吕启明, 彭志荣, 潘求一, 李毅, 张政兵, 尹丽, 石银丰, 邓华凤, 邢俊杰. 籼型水稻中稻瘟病抗性基因分布及抗性研究. *杂交水稻*, 2022, 37(1): 30-37
Li L, Lu Q M, Peng Z R, Pan Q Y, Li Y, Zhang Z B, Yin L, Shi Y F, Deng H F, Xing J J. Distribution of blast resistance genes and varietal resistance in *indica* rice. *Hybrid Rice*, 2022, 37(1): 30-37
- [11] 王东元, 张昊, 王玲, 贾辰昊, 赵博, 左南, 仝骁鹏, 赵飞, 裴忠有. 107 份粳稻抗稻瘟病基因和恢复基因的分子检测与分析. *分子植物育种*, 2021, 19(8): 2644-2659
Wang D Y, Zhang H, Wang L, Jia C H, Zhao B, Zuo N, Tong X P, Zhao F, Pei Z Y. Molecular detection and analysis of blast resistance genes and restorer genes in 107 *japonica* rice. *Molecular Plant Breeding*, 2021, 19(8): 2644-2659
- [12] 赵沙沙, 田永宏, 余华强, 孙永建, 曹国长, 陈波, 房振兵, 范兵. 稻瘟病菌孢子的分离和保存方法. *湖北农业科学*, 2015, 54 (24) : 6252-6254
Zhao S S, Tian Y H, Yu H Q, Sun Y J, Cao G C, Chen B, Fang Z B, Fan B. The methods of isolation and preservation of the single spore of rice blast fungus. *Hubei Agricultural Sciences*, 2015, 54 (24) : 6252-6254
- [13] 李刚, 袁彩勇, 曹奎荣, 孙祥良, 李军, 王健, 程保山, 罗伯祥, 徐卫军, 唐九友, 储成才. 544 份水稻种质稻瘟病抗性鉴定及抗性基因

- 的分布研究. 中国农业大学学报, 2018, 23 (5) : 22-28
- Li G, Yuan C Y, Cao K R, Sun X L, Li J, Wang J, Chen B S, Luo, B X, Xu W J, Tang J Y, Chu C C. Evaluation and distribution of the blast resistance genes of 544 rice material. *Journal of China Agricultural University*, 2018, 23(5):22-28
- [14] 中华人民共和国农业部 水稻品种试验稻瘟病抗性鉴定与评价技术规范 (NY/T2646-2014) . 北京: 中国标准出版社, 2014
- Technical specification for identification and evaluation of blast resistance in rice variety regional test (NY/2646-2014). Industry Standards of the Ministry of Agriculture and Rural Affairs of the People's Republic of China. Beijing: Standards Press of China, 2014
- [15] Murray M G, Thompson W F. Rapid isolation of high molecular weight plant DNA . *Nucleic Acids Research*, 1980, 8(19): 4321-4325
- [16] Tian D G, Chen Z J , Chen Z Q , Zhou Y C, Wang Z H, Wang F, Chen S B. Allele-specific marker-based assessment revealed that the rice blast resistance genes *Pi2* and *Pi9* have not been widely deployed in Chinese *indica* rice cultivars. *Rice*, 2016, 9(1): 19
- [17] 高利军, 高汉亮, 颜群, 周萌, 周维永, 张晋, 邓国富. 4 个抗稻瘟病基因分子标记的建立及在水稻亲本中的分布. *杂交水稻*, 2010(S1): 294-298
- Gao L J, Gao H L, Yan Q, Zhou M, Zhou W Y, Zhang J, Deng G F. Establishment of markers for four blast genes and marker distribution in rice parents. *Hybrid Rice*, 2010(S1): 294-298
- [18] Wang H M, Chen J, Shi Y F, Pan G, Shen H C, Wu J L. Development and validation of CAPS markers for marker-assisted selection of rice blast resistance gene *Pi25*. *Acta Agron Sin*, 2012, 38: 1960-1968
- [19] Jia Y L, Wang Z H, Fjellstrom R G. Rice *Pi-ta* gene confers resistance to the major pathotypes of the rice blast fungus in the United States. *Phytopathology*, 2004, 94 (3): 296-301
- [20] Jia Y L, Wang Z H, Singh P. Development of dominant rice blast *Pita* resistance gene markers. *Crop Science*, 2002, 42(6): 2145-2149
- [21] Zeng X S, Yang X F, Zhao Z H, Lin F, Wang L, Pan Q H. Characterization and fine mapping of rice blast resistance gene *Pia*. *Zhongguo Kexue: Shengming Kexue* . *Scientia Sinica: Vitae*, 2011, 41(1): 70-77.
- [22] Zhao H J, Wang X Y, Jia Y L, Minkenberg B, Wheatley M, Fan J B, Jia M H, Famoso A, Edwards J D, Wamishie Y, Valent B, Wang G L, Yang Y N. The rice blast resistance gene *Ptr* encodes an atypical protein required for broad-spectrum disease resistance, *Nat. Commun.*, 2018, 9: 2039
- [23] Ramkumar G, Srinivasarao K, Mohan K M. Development and validation of functional marker targeting an InDel in the major rice blast disease resistance gene *Pi54 (Pikh)*. *Molecular Breeding*, 2011, 27: 129-135
- [24] Liu K Q, Wu H, Yan Q, Wang W H, Chen X L, Zhou W Y, Li R F, Gao L J, Wei S F, Deng G F. Development and application of specific marker of blast resistance gene *Pil* in rice. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2016, 29(6): 1241-1244
- [25] Costanzo S, Jia Y L. Sequence variation at the rice blast resistance gene *Pi-km* locus: Implications for the development of allele specific markers. *Plant science*, 2010, 178(6): 523-530.
- [26] 朱业宝, 方珊珊, 沈伟峰, 陈立喆, 江川, 王金英. 国外引进水稻种质资源的稻瘟病抗性基因检测与评价. *植物遗传资源学报*, 2020, 21(2): 418-430
- Zhu Y B, Fang S R, Shen W F, Chen L Z, Jiang C, Wang J Y. Detection and evaluation of blast resistance genes in exotic rice germplasm resources. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2020, 21(2): 418-430
- [27] 何弯弯, 王健康, 丁成伟, 郭荣良, 吴玉玲, 王友霜, 赵轶鹏, 胡婷婷. *Pib*、*Pi9*、*Pi2*、*Pi54* 和 *Pish* 在粳稻品种(系)中的分布及对穗颈瘟的抗性. *西南农业学报*, 2022, 35(3): 497-502
- He W W, Wang J K, Ding C W, Guo R L, Wu Y L, Wang Y S, Zhao Y P, Hu T T. Distribution of *Pib*, *Pi9*, *Pi2*, *Pi54* and *Pish* genes in *Japonica* rice varieties (lines) and resistance to panicle blast. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2022, 35(3): 497-502
- [28] Kanyange L, Kamau J, Ombori O. Genotyping for blast (*Pyricularia oryzae*) resistance genes in F₂ population of supra aromatic rice (*Oryza sativa* L.). *International Journal of Genomics*, 2019(1):1-10.