

南方水稻黑条矮缩病抗病基因的发现及其初定位

李燕芳¹, 冯芳², 肖汉祥¹, 袁龙宇¹, 周柏权³, 邱树青², 张扬¹

(¹广东省农业科学院植物保护研究所, 广州 510640; ²武汉双绿源创芯科技研究院有限公司, 武汉 430064;

³珠海市现代农业发展中心, 珠海 519000)

摘要: 南方水稻黑条矮缩病是水稻主要病毒病害之一, 挖掘抗源与抗性基因对南方水稻黑条矮缩病的抗病育种具有重要意义。本研究应用田间人工接毒和改良室内抗性鉴定技术, 结合 RT-PCR (Reverse transcription-polymerase chain reaction) 检测, 发现了 1 个育种群体对南方水稻黑条矮缩病出现抗感分离, 暗示存在 3 个隐性抗病毒基因。通过对这个群体的单株进行抗病性鉴定, 获得抗病和感病单株构建极端池, 结合水稻绿色基因芯片技术快速高效的进行基因分型, 完成 3 个抗南方水稻黑条矮缩病基因的初定位, 为南方水稻黑条矮缩病的抗性育种提供理论支持。

关键词: 南方水稻黑条矮缩病; 基因芯片; BSA; 抗性鉴定

Genetic Identification and Preliminary Mapping of a Resistance Gene Against Southern Rice Black Streaked Dwarf Virus

LI Yan-fang¹, FENG Fang², XIAO Han-xiang¹, YUAN Long-yu¹,

ZHOU Bo-quan³, QIU Shu-qing², ZHANG Yang¹

(¹Plant Protection Research Institute Guangdong Academy of Agricultural Sciences, Guangzhou 510640;

²Wuhan Greenfafa Institute of Novel Genechip Research and Development Co. Ltd, Wuhan 430064;

³Zhuhai Modern Agricultural Development Center, Zhuhai 519000)

Abstract: Southern rice black-streaked dwarf virus disease (SRBSDVD) is one of the most serious viral diseases. Exploration of resistant germplasm resource and identification of resistance-conferring gene become of interest in rice breeding. Here, by testing for SRBSDVD resistance in a breeding population by artificial inoculation under both field and greenhouse conditions followed by RT-PCR detection, individual plants showing a segregation on resistance and susceptibility were observed implying the presence of three new recessive virus resistance locus. We assembled the resistance and susceptibility bulks by pooling the resistant and susceptible plants, respectively. By genotyping using green super rice chip (GSR 40K) technology, these resistance genes against southern rice black-streaked dwarf virus disease were delimited in a lower resolution. Collectively, this study provided a resistance resource/gene valuable in resistance breeding against southern black streaked dwarf disease.

Key words: SRBSDVD; gene chip; bulk segregant analysis; resistance identification

收稿日期: 2021-04-23 修回日期: 2021-07-15 网络出版日期: 2021-07-22

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20210423001>

第一作者研究方向是水稻害虫抗性, E-mail: 328159805@qq.com; 冯芳为共同第一作者

通信作者: 张扬, 研究方向是水稻害虫抗性, E-mail: 569333952@qq.com

邱树青, 研究方向是水稻全基因组育种, E-mail: qiushuqing@greenfafa.com

基金项目: 广东省科技厅重点领域研发项目 (2018B020202004); 广东省现代农业产业技术体系水稻创新团队 (2020KJ105); 佛山市南海区蓝海人才计划项目 (201903180002)

Foundation projects: Research and Development Projects in Key Fields of Guangdong Provincial Department of Science and Technology (2018B020202004), Rice Innovation Team of Modern Agricultural Technology System in Guangdong Province (2020KJ105), Blue Ocean Talent Program in Nanhai District Foshan City (201903180002)

南方水稻黑条矮缩病(SRBSDVD, southern rice black-streaked dwarf virus disease)是由迁飞性害虫白背飞虱为传播介体的水稻病毒病,在2001年首次被发现^[1],其病原体是南方水稻黑条矮缩病毒(SRBSDV, southern rice black-streaked dwarf virus),属于呼肠病毒科(Reoviridae)斐济病毒属(*Fijivirus*)^[1-2]。水稻苗期受染毒白背飞虱刺吸传毒后感染,染病稻株后期表现出生长受影响、矮缩、不能正常抽穗,造成水稻大幅度减产甚至绝收。由于白背飞虱是迁飞性害虫,受迁出地毒源、大气气流的影响,该病毒的传播具有广泛性和发生区域的不确定性等因素;在监测传毒白背飞虱的迁入,精准防控该病毒病的流行上存在一定难度,现阶段还未发现该病毒的有效杀菌剂。以上因素导致南方水稻黑条矮缩病的防控极其困难,培育抗南方水稻黑条矮缩病的品种是当务之急,利用抗病品种防控该病毒病也是最经济、高效和对环境友好、对农产品无污染的措施^[3-4]。

关于南方水稻黑条矮缩病抗源筛选、鉴定方法和抗病基因的一些研究等已有报道,也获得一些抗性品种及抗性位点的研究基础^[5-7]。但抗性品种选育过程中的抗性鉴定依然是通过人工接种带毒虫媒的方法,在虫媒饲毒环节及接种过程不能确保待鉴定的水稻材料完全接上病毒,会存在一定的试验偏差,影响抗性品种选育的效率。并且南方水稻黑条矮缩病的抗源多数是受微效多基因控制的数量性状,而传统的群体表型鉴定技术不能对待鉴定的材料进行精准的表型鉴定,难以获得精确的表型鉴定结果,从而影响了抗性位点的定位。而利用分子标记辅助的抗病虫品种选育技术,可以在一定程度上提高抗南方水稻黑条矮缩病品种选育的效率。

传统的BSA分析方法是基于常规的分子标记方式对混池和亲本分别进行基因分型,利用标记频率的差异判断与性状连锁的标记,其通量和效率受到较大限制。随着测序技术的发展,结合芯片和高通量测序的BSA方法应用于数量性状位点定位逐渐成为主要趋势^[8-10]。

1 材料与方法

1.1 试验材料

水稻育种的中间材料(Rathu Heenatit-HSC906/明802/Rathu Heenatit-HSC906/明915多重杂交背景下衍生的重组自交系)于2015年和2016年在广东华南农业大学实验基地开展田间人工接种南方水

稻黑条矮缩病抗性鉴定试验,在田间鉴定过程中,发现了一个抗南方水稻黑条矮缩病的自交系群体F₁₀,该群体命名为ZY-1158,将该群体单株收种,经过室内单株抗性鉴定,发现有抗病单株,也有感病单株。室内鉴定获得的抗病单株繁种,获得稳定的抗病毒株系,命名为ZY-1158-7,感病对照为台中一号(TN1)。

1.2 试验方法

1.2.1 南方水稻黑条矮缩病的抗性鉴定 接种方法参照秦碧霞等^[6]的群体接毒方法,略作改动。采用苗期人工单苗单杯接种方法进行抗性鉴定,将单株接带毒虫量由2头增加到4头。将待鉴定水稻秧苗和对照TN1秧苗3~4叶期时移至直径为10 cm的塑料杯,待移栽秧苗定植后,长出第1个分蘖时用纱网罩加盖,接种经饲毒3~4 d,虫龄为4~5龄的白背飞虱若虫,每株接饲毒的白背飞虱若虫4头(若发现死虫,补足至4头虫量),另设3~5杯ZY-1158单株苗不接毒的空白对照和3~5杯TN1的感病对照,接毒时间为3 d。3 d后将虫子取出,对取出虫子以单杯为组进行RT-PCR检测,若该杯中的虫子检测结果为不带毒,则该杯苗作为无效苗;将杯苗移至温室内生长至感病对照表现出明显的感病症状后,进行观察记录;与空白对照的杯苗进行比较,接虫后的杯苗若表现矮缩、叶色浓绿的典型南方水稻黑条矮缩病症状的列为感病株,生长正常的初步评定为抗病株,对初步判定的抗病株叶片取样,进行RT-PCR检测,确定其抗病性。

1.2.2 RT-PCR与基因芯片检测方法 根据已发表的SRBSDV海南分离物基因组片段S10的序列(EMBL/DDBJ/GenBank数据库登录号为EU523360),设计2条特异性引物SRBSDV-P10-F: 5'-CGCGTCATCTCAAACACTACAG-3'和SRBSDV-P10-R: 5'-TTTGTCAGCATCTAAAGCGC-3',扩增产物大小是682 bp,采用一步法RT-PCR扩增,检测方法同张蔚明等^[11]的方法。将ZY-1158株系进行室内单株南方水稻黑条矮缩病的接毒实验,分离出抗病和感病单株,并结合上述RT-PCR检测,确定各单株的抗、感表型,将抗、感表型的单株取叶片,分别混合为2个极端的抗、感混池,参照Illumina定制芯片的检测方法进行水稻绿色基因芯片(GSR40K)检测。

1.2.3 数据分析 室内抗性鉴定结果的准确性利用感病率来衡量,感病率=感病的株数/总接种有毒虫的株数×100%;通过表型观察生长正常的初步

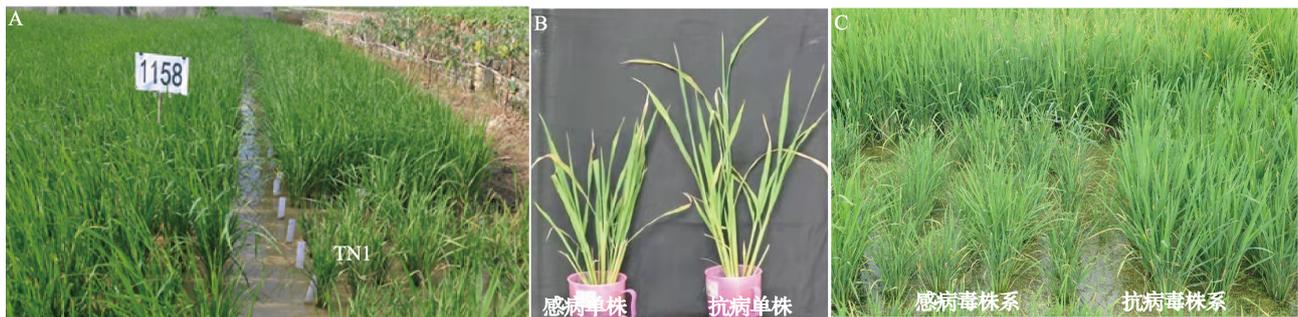
评定为抗病株,对初步判定的抗病株叶片取样,进行 RT-PCR 检测,确定样品是否感染了 SRBSDV,若出现阳性单株,将此单株判定为非抗性单株;基因芯片检测的分析方法是采用武汉双绿源自主研发的 R 语言包 RiceChipV4 进行基因分型的分析(计算机软件著作权登记号:2019SR1042487)。

2 结果与分析

2.1 ZY-1158 株系南方水稻黑条矮缩病抗性鉴定结果

水稻育种的中间材料(Rathu Heenatit-HSC906/明 802/Rathu Heenatit-HSC906/明 915 多重杂交背景下衍生的重组自交系)群体,待播种 14 d 后,在温室进行人工接毒虫感染病毒,接毒 7 d 后,将接毒虫后的苗子移到田间种植,在自然状态下生长 30 d,至水稻分蘖期调查南方水稻黑条矮缩病的表型。感病

对照 TN1 出现明显的矮缩症状,ZY-1158 群体表现出明显的抗病表型(图 1A);该抗性群体单株收种后,在室内开展单株抗性鉴定,将材料种植在圆钵,套上纱网罩,接种饲毒后的白背飞虱,继续置于温室内生长,通过表型和 RT-PCR 判定记录接病单株的感病株数和抗病株数,发现 ZY-1158 群体后代单株分离出明显的抗病和感病单株(图 1B);将通过室内表型鉴定获得的抗、感单株分别收种和扩繁,接着开展大田表型鉴定,待播种 14 d 后,在室内人工接种饲毒的白背飞虱,饲毒 7 d,将饲毒后的水稻苗移栽至大田,至水稻分蘖期调查表型,田间表现出对应的感病和抗病表型(图 1C)。感病毒株系表现出明显的矮缩症状,抗病毒株系生长正常,表明室内接种鉴定筛选获得的抗、感单株表型是稳定遗传的,获得的抗病单株株系命名为 ZY-1158-7。



A: 田间抗性鉴定; B: 室内抗性鉴定; C: 室内饲毒后移栽到田间的 ZY158 的抗、感株系

A: Field resistance identification, B: Greenhouse resistance identification, C: Resistant and susceptible lines of ZY-1158 infected with southern black-stripe dwarf virus

图 1 ZY-1158 株系南方水稻黑条矮缩病抗性鉴定

Fig.1 Resistance identification of ZY-1158 lines to southern black streaked dwarf virus

2.2 南方水稻黑条矮缩病室内鉴定结果的准确性

采用群体接毒鉴定方法接带毒若虫 1~2 头,发现感虫对照的发病株率 77.7%,尚未达到本试验需求。本研究改进了方法,即增加接虫量,每株接种饲毒后的白背飞虱 4 头。由表 1 结果可知,试验材料 ZY-1158 接虫 4 头的平均发病率稍高于接虫 1~2 头的,感虫对照品种 TN1 接毒虫 4 头的感病株率可达 100%,显著高于接毒虫 1~2 头的感病株率。因此,改进后的室内鉴定试验能将鉴定材料的抗性状况充分体现,有利于获得精准的表型鉴定结果,适用于用基因芯片进行 BSA 分析。

2.3 ZY-1158 株系室内抗、感单株的鉴定结果

在高世代群体株系 ZY-1158 的 114 个单株中,接毒虫后表型观察结果表明,94 株表现感病,余下的 20 株初步判定为抗性单株。利用 RT-PCR 方法,

表 1 常规接毒与测试程序接毒测定的感病率

Table 1 The incidence of SRBSDV between routine and test procedures

品种 Variety	接毒虫量 Amount of infected insects	接种总株数 Total number of inoculated plants	感病株数 Number of susceptible plants	感病株率 (%) Susceptible plant rate
TN1	4	90	90	100
ZY-1158	4	111	94	84.6
ZY-1158	1~2	111	91	82.0
TN1	1~2	90	70	77.7

检测了用于接种的白背飞虱带病毒情况,20 株初步判定为抗的单株所接种的白背飞虱,经检测后有 3 株不带病毒,因此与其对应的单株判定为非抗性单株。进一步利用 RT-PCR 方法,检测表型为抗的

植株是否带有病毒,检测结果显示,剩下的 17 株抗性单株中,有 4 株带有病毒,与其对应的单株也判定为非抗性单株。只有接种的白背飞虱带有病毒,且植株不带毒的抗性单株,才判定为抗病单株。据此标准,最后确定的抗病株为 13 株(图 2)。而感病对照 TN1,共鉴定 90 株,表型观察结果表明,其中 88

株表现为明显的感病表型,2 株表现为抗病表型,但发现表型初步判断为抗病的 2 株,其对应用于接种的白背飞虱不带病毒,因此判定为非抗性单株。结合表型鉴定和 RT-PCR 方法对抗性株系的后代单株进行精准的鉴定,获得极端的抗病单株和感病单株,有利于应用基因芯片进行 BSA 定位。



M: marker; CK: 病毒阳性对照; 1~17: 初步判定的抗性单株,其中 10、13、16、17 编号的是阳性单株; 18~20: 接的无毒虫对应的单株,红色箭头所示是扩增产物 682bp 对应的位置

M: marker, CK: Virus positive control, 1-17: The resistant strains were preliminarily determined, of which 10, 13, 16 and 17 were positive strains, 18-20: The corresponding strains with non-virus insect invocation, the red arrow shows the position corresponding to 682bp of PCR amplification product

图 2 利用 RT-PCR 检测抗性单株南方水稻黑条矮缩病的带毒情况
Fig.2 Detection of southern rice black-streaked dwarf virus in plant by RT-PCR

2.4 抗、感混池基因型检测结果及抗性相关位点的分析结果

2 个极端抗感混池样品通过芯片检测后,利用

Genomestudio 软件将扫描结果转换成 AA、BB、AB 3 种基因型,对每种基因型的标记数量进行统计,结果见表 2。

表 2 两个极端混池基因分型检测的标记数量

Table 2 The number of genotyping of the two mixed extremely pools

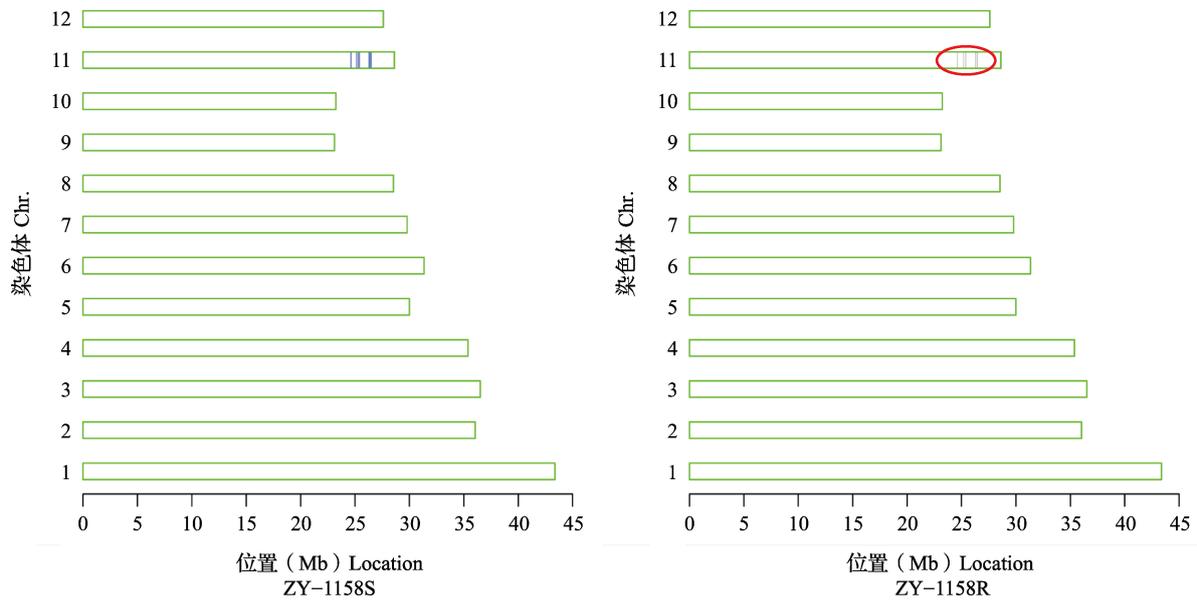
材料编号 No.	总标记量 Total marker No.	AA 基因型数量 AA genotype No.	BB 基因型数量 BB genotype No.	AB 基因型数量 AB genotype No.	无法判断基因型数量 Genotypes cannot be determined No.	Corrate 值 Correct value
ZY-1158S	32887	14120	17059	374	1334	0.9594
ZY-1158R	32887	14356	17215	428	888	0.9729

ZY-1158S 是极端感病池, ZY-1158R 是极端抗病池, AA、BB、AB 是 3 种基因型, 下同

ZY-1158S is the extremely susceptible pool and ZY-1158R is the extremely resistant pool, AA、BB、AB show 3 genotypes, the same as below

结合芯片检测的基因型数据,利用 R 语言包 RiceChipV4,对 2 个极端的抗感混池的基因型数据进行比较分析,发现在 11 号染色体的 26.27~26.49 Mb 区域,感病混池 ZY-1158S 的基因型都是杂合基因型 AB,抗病混池 ZY-1158R 的基因型是纯合基因型 AA(图 3); ZY1158 具有多重背景,其抗性位点很有可能是多个位点综合作用的,对原始检测数据进行手动比较分析,发现感病混池 ZY-1158S 和抗病混池 ZY-1158R 在另外 2 个区域存在

基因型有和无的差异,分别是 3 号染色体的 27.85~28.23 Mb 和 11 号染色体的 23.79~24.54 Mb 区域,结果见表 3。由于 2 个混池是来源于同一个株系的后代群体,且在表型上仅存在抗南方水稻黑条矮缩病和感南方水稻黑条矮缩病的差异,结合图 3 和表 3 的分析推测控制南方水稻黑条矮缩病抗性位点可能有 3 个,分别位于水稻 11 号染色体上的 26.27~26.49 Mb、3 号染色体的 27.85~28.23 Mb 和 11 号染色体的 23.79~24.54 Mb 区域。



染色体中的短线为差异 SNP 位点; 蓝色线条表示 SNP 位点是杂合的, 灰色线条表示 SNP 位点是纯合的。两者基因型有差异的地方 (红色圆圈) 代表目标基因的示意位置

The short line in the chromosome is the differential SNP locus, the blue line indicates that the SNP site is heterozygous, the gray line indicates that the SNP site is homozygous. There are differences between the two genotypes (the red circle) represents the location of the target gene

图 3 2 个极端混池的芯片检测结果及两者基因型差异的地方

Fig.3 The results for gene chip and the different genotypes area of the two mixed extremely pool

表 3 极端感池 ZY-1158S 和极端抗池 ZY-1158R 基因型有差异区域的标记和对应的基因型

Table 3 The markers and corresponding genotypes between extremely susceptible pool ZY-1158S and extremely resistant pool ZY-1158R

标记名称 Marker name	染色体 Chr.	位置 Position	极端感池 ZY-1158S Susceptible pool ZY-1158S	极端抗池 ZY-1158R Resistant pool ZY-1158R
F0327859367AT	3	27859367	NC	AA
F0328008334AG	3	28008334	NC	AA
F0328017854GA	3	28017854	NC	AA
F0328042508TC	3	28042508	NC	AA
F0328102708TC	3	28102708	NC	AA
F0328106354TC	3	28106354	NC	AA
F0328106737TC	3	28106737	NC	AA
F0328175174AC	3	28175174	NC	BB
F0328212561CT	3	28212561	NC	BB
F0328212732CA	3	28212732	NC	BB
F0328234297GT	3	28234297	NC	AA
F1123793628TC	11	23793628	NC	AA
F1123794693TC	11	23794693	NC	AA
F1123838311TC	11	23838311	NC	AA
F1123840657CT	11	23840657	NC	BB
F1123864283GA	11	23864283	NC	AA

表 3(续)

标记名称 Marker name	染色体 Chr.	位置 Position	极端感池 ZY-1158S Susceptible pool ZY-1158S	极端抗池 ZY-1158R Resistant pool ZY-1158R
F1123879485CT	11	23879485	NC	BB
F1123898458AG	11	23898458	NC	AA
F1123956176AG	11	23956176	NC	AA
F1123973794TC	11	23973794	NC	AA
F1123974715GA	11	23974715	NC	BB
F1123980012TC	11	23980012	NC	AA
F1124067890TC	11	24067890	NC	AA
F1124318825CT	11	24318825	NC	AA
F1124343381AG	11	24343381	NC	BB
F1124381188TC	11	24381188	NC	AA
F1124387720CT	11	24387720	NC	AA
F1124414559CT	11	24414559	NC	AA
F1124506548GA	11	24506548	NC	BB
F1124522556TC	11	24522556	NC	BB
F1124525292CT	11	24525292	NC	AA
F1124529273GA	11	24529273	NC	AA
F1124541320TC	11	24541320	NC	AA

NC: 基因型无法明确到某一类型

NC: Null call

3 讨论

目前,由于缺少高效的南方水稻黑条矮缩病的抗性鉴定体系以及培育抗性品种耗时过长等因素,导致抗性品种的筛选和培育的研究滞后。秦碧霞等^[6]采用人工接种方法对 45 份广西主栽水稻品种和 53 份市场销售的水稻品种进行 SRBSDV 抗病性鉴定,结果显示 97.96% 品种都是高感品种,未发现抗病品种。农保选等^[12]对 2812 份来自国内外的栽培稻种质资源进行了南方水稻黑条矮缩病抗性鉴定,仅筛选到 7 份稳定的抗性资源。而当前结合分子标记的抗性品种的培育依然停留在对抗性位点的初步研究上,农保选等^[13-14]在 2018 年和 2019 年报道了一些南方水稻黑条矮缩病主效抗性位点如 qSRBSDV9,也通过 GWAS 分析方法检测到 10 个与水稻 SRBSDV 苗期抗性相关的显著性关联 SNP 位点;韦宇等^[15]通过小粒野生稻的渗入系构建的 1025 份重组自交系中,定位到 4 个南方水稻黑条矮缩病的抗性 QTL,分别位于水稻 3、4 和 7 号染色体上。

本研究通过连续多年的田间接种的抗性鉴定和室内接种抗性鉴定试验,从育种高世代的中间材料 ZY-1158 中筛选出具有南方水稻黑条矮缩病的抗性株系,利用高世代株系的分离群体,组成极端的抗、感混池,结合双绿源自主研发的水稻绿色基因芯片开展 BSA 定位,快速的将南方水稻黑条矮缩病抗性基因定位在水稻 3、11 号染色体区域。在基因定位的过程中,为了获得极端抗、感单株,在室内接种鉴定的过程中加大了带毒白背飞虱的用量,使得抗性鉴定结果更准确,感病对照种 TN1 的发病株率为 70%~80%,本研究通过增加接毒的虫量,由每株 2 头增加到 4 头,感病对照 TN1 的发病率可达 100%。同时结合分子标记手段,对初步判定的抗病单株利用 RT-PCR 进行了带毒性检测,排除了感病症状不明显的单株,从而获得更加精准的感病单株和抗病单株。ZY-1158 具有多重杂交背景,可能会存在多抗性位点,在育种过程中,结合田间和室内的连续的抗性表型筛选,将抗性位点逐步聚合,最终筛选出一个高抗南方水稻黑条矮缩病的抗性材料 ZY-1158-7。利用 ZY-1158 株系的分离群体(室

内接种鉴定分离出抗、感单株)组成极端的抗、感混池,结合基因芯片进行快速定位,从基因芯片的分型结果和表型的鉴定结果推测南方水稻黑条矮缩病抗性可能是由隐性基因控制,抗性位点可能位于水稻3号染色体的27.85~28.23 Mb、11号染色体的23.79~24.54 Mb和26.27~26.49 Mb区域。2018年农保选等^[12]通过GWAS分析获得的南方水稻黑条矮缩病的抗病性位点位于11号染色体的26.1 Mb区域,通过芯片分析获得的基因型有差异的位点26.27 Mb区域是接近的,初步证明本研究的定位结果的可靠性,除了11号染色体的26.27 Mb区域,3号染色体的27.85~28.23 Mb区域和11号染色体的23.79~24.54 Mb区域可能存在与抗病性相关的位点,推测ZY-1158-7材料中存在着1~3个尚未被克隆的决定南方水稻黑条矮缩病抗性的隐性抗病基因,现有群体在该区间内不再有交换单株,且存在3个可能的抗性位点,延缓了该基因的精确定位和克隆,期望通过配制新的定位群体,获得更多用于精确定位的隐性单株,最终克隆出该基因。另外,南方水稻黑条矮缩病抗性比较复杂,比如本研究中定位的位点,可能有单独抗白背飞虱的基因位点,也可能有单独的抗病毒的位点,还有可能是抑制病毒在水稻体内复制的位点,后续研究可以在这些方面开展。

4 结论

本研究获得的抗性株系ZY-1158-7,来源抗性育种过程中的高世代中间材料ZY-1158,具有多重杂交的背景,且该株系经过多年的自交,在田间群体的表型基本一致,同时多年多点的田间接种试验显示,在SRBSDV侵染过程中,其抗性是稳定存在的。下一步期望通过分子标记技术以及定向改良技术,结合水稻绿色基因芯片进行背景筛选,通过这一抗性资源来培育更多的有SRBSDVD抗性的优质水稻品种^[16],真正实现少打农药的绿色环保型的水稻种植。

参考文献

- [1] Zhou G H, Wen J J, Cai D J, Li P, Xu D L, Zhang S G. Southern rice black-streaked dwarf virus: a new proposed Fiji virus species in the family Reoviridae. *Chinese Science Bulletin*, 2008, 53(23): 3677-3685
- [2] Zhou G H, Zhang S G, Zou S F, Xu Z W, Zhou Z J. Occurrence and damage analysis of a new rice dwarf disease caused by *Southern rice black-streaked dwarf virus*. *Plant Protection*, 2010, 36(1): 144-146
- [3] 陈卓,李向阳,俞露,宋宝安.南方水稻黑条矮缩病防控药剂的创制与应用. *植物保护学报*, 2017, 44(6): 905-918
Chen Z, Li X Y, Yu L, Song B A. The development and application of pesticides against the disease caused by *Southern rice black-streaked dwarf virus*. *Journal of Plant Protection*, 2017, 44(6): 905-918
- [4] Shikata E, Kitagawa Y. Rice black-streaked dwarf virus: its properties, morphology and intracellular localization. *Virology*, 1977, 77: 826-842
- [5] 刘琳琳. 24个水稻品种对南方水稻黑条矮缩病的抗性研究. 福州: 福建农林大学, 2012
Liu L L. The resistance research of 24 rice varieties to southern black-streaked dwarf disease of rice. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forest University, 2012
- [6] 秦碧霞,蔡健和,李战彪,黄所生,崔丽贤,黄凤宽,吴碧球,高汉亮,麦接超,谢慧婷.广西水稻品种抗水稻南方黑条矮缩病鉴定. *南方农业学报*, 2014, 45(1): 38-42
Qin B X, Cai J H, Li Z B, Huang S S, Cui L X, Huang F K, Wu B Q, Gao H L, Mai J C, Xie H T. Resistance identification of rice cultivars to southern rice black-streaked dwarf disease in Guangxi. *Journal of Southern Agriculture*, 2014, 45(1): 38-42
- [7] 于文娟,钟雪莲,李红松,陈永翠,姬红丽,周雪平,彭云良.不同水稻品种对南方水稻黑条矮缩病的抗性. *西南农业学报*, 2018, 31(11): 2315-2320
Yu W J, Zhong X L, Li H S, Chen Y C, Ji H L, Zhou X P, Peng Y L. Evaluation of rice varieties resistance to *Southern rice black-streaked dwarf virus*. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2018, 31(11): 2315-2320
- [8] 赵淑清,武维华. DNA分子标记和基因定位. *生物技术通报*, 2000(6): 1-4
Zhao S Q, Wu W H. DNA molecular markers and mapping. *Biotechnology Information*, 2000(6): 1-4
- [9] 喻辉辉,张启发,周发松.水稻基因组育种芯片及其应用. *生命科学*, 2016, 28(10): 1258-1267
Yu H H, Zhang Q F, Zhou F S. Rice genomic breeding chips and its applications. *Chinese Bulletin of Life Sciences*, 2016, 28(10): 1258-1267
- [10] Zhou F S, He H, Chen H D, Yu H H, Mathias L, He Y Q. *Genetics and genomics of rice*. New York: Springer, 2013: 329-348
- [11] 张蔚明,刘燕娟,周倩,廖晓兰.南方水稻黑条矮缩病毒外壳蛋白p10的原核表达和抗血清制备及应用. *湖南农业大学学报*, 2011, 37(4): 400-402
Zhang W M, Liu Y J, Zhou Q, Liao X L. Prokaryotic expression of p10 protein of *southern rice black-streaked dwarf Fiji virus* and preparation and application of its antiserum. *Journal of Hunan Agricultural University*, 2011, 37(4): 400-402
- [12] 农保选,秦碧霞,夏秀忠,张宗琼,杨行海,曾宇,谢慧婷,李战彪,韩龙植,李丹婷.栽培稻种质资源的南方水稻黑条矮缩病抗性鉴定评价. *植物遗传资源学报*, 2021, 22(4): 939-950
Nong B X, Qin B X, Xia X Z, Zhang Z Q, Yang X H, Zeng Y, Xie H T, Li Z B, Han L Z, Li D T. Evaluation of cultivated rice germplasm resources for resistance to southern rice black-streaked dwarf disease. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2021, 22(4): 939-950

- [13] 农保选, 秦碧霞, 夏秀忠, 杨行海, 张宗琼, 曾宇, 刘驰, 蔡健和, 谢慧婷, 崔丽贤, 罗群昌, 邓国富, 刘丕庆, 李丹婷. 南方水稻黑条矮缩病苗期抗性的全基因组关联分析. 分子植物育种, 2019, 17(4): 1069-1079
Nong B X, Qin B X, Xia X Z, Yang X H, Zhang Z Q, Zeng Y, Liu C, Cai J H, Xie H T, Cui L X, Luo Q C, Deng G F, Liu P Q, Li D T. Genome-wide association study of rice seedling resistance to *southern rice black-streaked dwarf virus*. *Molecular Plant Breeding*, 2019, 17(4): 1069-1079
- [14] 农保选, 秦碧霞, 夏秀忠, 杨行海, 张宗琼, 曾宇, 邓国富, 蔡健和, 李战彪, 刘丕庆, 李丹婷. 南方水稻黑条矮缩病抗性的遗传分析及主效 QTL 的精细定位. 中国水稻科学, 2019, 33(2): 135-143
Nong B X, Qin B X, Xia X Z, Yang X H, Zhang Z Q, Zeng Y, Deng G F, Cai J H, Li Z B, Liu P Q, Li D T. Genetic analysis and fine mapping of a major QTL for the resistance to southernrice black-streaked dwarf disease. *Rice Science in China*, 2019, 33(2): 135-143
- [15] 韦宇, 李孝琼, 陈颖, 刘开强, 郭嗣斌. 小粒野生稻渗入系抗南方水稻黑条矮缩病 QTL 分析及利用. 贵州农业科学, 2019, 47(9): 1-5
Wei Y, Li X Q, Chen Y, Liu K Q, Guo S B. QTL Analysis and utilization of resistance of infiltration Lines of *Oryza sativa* to *southern rice black-streaked dwarf virus*. *Guizhou Agricultural Sciences*, 2019, 47(9): 1-5
- [16] 曹妮, 季芝娟, 曾宇翔, 郑安福, 方晶璟, 王盛, 吴凯雄, 陈红, 杨长登, 梁燕. 定向改良超级早稻中早 39 稻瘟病抗性. 植物遗传资源学报, 2020, 21(4): 809-818
Cao N, Ji Z J, Zeng Y X, Zheng A F, Fang J J, Wang S, Wu K X, Chen H, Yang C D, Liang Y. Improving the blast resistance of super early-season rice variety Zhongzao39. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2020, 21(4): 809-818