

黄淮海稻区水稻品种的穗颈瘟抗性

刘艳 王宝祥 杨波 陈庭木 邢运高 孙志广 徐波 迟铭 卢百关 李健 刘金波
方兆伟 秦德荣 徐大勇*

(江苏徐淮地区连云港农业科学研究所 江苏省现代作物生产协同创新中心, 江苏 连云港 222006; *通讯联系人, E-mail: xudayong3030@sina.cn)

Genetic Analysis of Rice Neck Blast Resistance in Huang-Huai-Hai Region

LIU Yan, WANG Baoxiang, YANG Bo, CHEN Tingmu, XING Yungao, SUN Zhiguang, XU Bo, CHI Ming,
LU Baiguan, LI Jian, LIU Jinbo, FANG Zhaowei, QIN Derong, XU Dayong*

(Jiangsu Collaborative Innovation Center for Modern Crop Production, Lianyungang Agricultural Science Institute, Lianyungang 222006, China;

*Corresponding author, E-mail: xudayong3030@sina.cn)

Abstract: 【Objective】 To identify the rice blast resistance and the genotype of rice varieties in Huang-Huai-Hai Region, 【Method】 the rice blast resistance of the rice varieties collected from five districts of this region was identified for two consecutive years through artificial injection and natural induction in rice blast nursery. The genotypes were analyzed with the functional markers of *Pita*, *Pib*, *Pi54* and *Pikm*. And the cluster analysis was carried out according to the rice blast resistance level. 【Result】 85.2% and 65.9% of the tested varieties were sensitive to rice blast through artificial identification and the blast nursery identification, respectively. 84% and 65% of the tested varieties carry *Pi54* and *Pib*, respectively. But the cluster analysis result showed that *Pi54* and *Pib* have low contribution rate of rice blast resistance in this region. 【Conclusion】 The rice varieties in the region have low resistance to rice blast, as these genes confer weaker or lost resistance to rice blast. It is crucial to screen new resistant varieties and utilize new resistant genes for breeding.

Key words: rice; rice blast; resistant gene

摘 要: 【目的】为明确黄淮海稻区育成水稻品种的稻瘟病抗性及其基因型, 【方法】收集了来自本稻区 5 个不同地区的水稻品种, 连续两年通过稻瘟病菌接种鉴定和田间病圃自然诱发对供试品种进行了稻瘟病抗性鉴定, 并利用 4 个抗病基因 *Pita*, *Pib*, *Pi54* 和 *Pikm* 的分子标记, 对水稻品种基因型进行了统计分析, 并以抗性等级为表型值对品种资源进行聚类分析。【结果】黄淮海稻区水稻品种发病率较高, 分别达 85.2% 和 65.9%。*Pi54* 和 *Pib* 检出率分别达 84%、65%。同时抗性聚类分析表明 *Pi54* 和 *Pib* 在本稻区的抗性贡献率却很低。【结论】黄淮海稻区水稻品种稻瘟病抗性弱, 携带的抗瘟基因的抗性在不断减弱或丧失, 需加强稻瘟病主效抗性的发掘、开发与利用。

关键词: 水稻; 稻瘟病; 抗性基因

中图分类号: S435.111.4[†]

文献标识码: A

文章编号: 1001-7216(2019)04-0377-06

黄淮稻区常年粳稻种植面积约 1.73 百万 hm^2 , 约占我国粳稻种植面积的 18.6%, 是我国优质粳稻主产区之一。由于黄淮稻区地处我国南北过渡地带, 气候生态条件年际间极不稳定, 自然灾害发生频率较高, 尤其是粳稻抽穗灌浆期经常遭遇低温、阴雨、寡照等不良天气。低温阴雨会导致稻瘟病的高发频发, 特别是穗颈瘟的暴发, 严重影响水稻的产量^[1]。控制稻瘟病的最经济、有效方式是抗瘟水稻新品种选育和种植。抗病水稻新品种的科学种植前提条件是摸清主推品种和新选育水稻品种的抗

瘟基因型。

随着分子生物技术的迅速发展, 迄今已有 69 个抗稻瘟病位点共 84 个主效基因被报道, 24 个基因被成功克隆^[2]。利用与稻瘟病抗病基因紧密连锁的分子标记或基因本身的功能标记进行辅助选择已经成为稻瘟病抗病育种的常规手段^[3-6]。由于不同稻区的稻瘟病优势小种不同, 据“基因对基因”假说, 其对应的主效抗病基因也不同。在华南稻区籼型杂交稻中, 汪文娟等^[7]报道 *Pita* 和 *Pii* 在所检测组合中分布频率最高, 而 *Pi2* 与 *Pi1* 对华南稻区稻

收稿日期: 2018-09-12; 修改稿收到日期: 2018-12-23。

基金项目: 现代农业技术体系建设专项资金资助项目(CARS-01-61); 江苏省农业重大新品种创制项目(PZCZ201704); 江苏省科技支撑计划资助项目(BE2017323); 江苏省科技支撑计划资助子项目(BE2016370-3); 连云港市财政专项(QNJJ1704, QNJJ1712)。

瘟病的贡献最大。在云南地区 *Pi40* 表现出较广的抗谱性,对当地稻瘟病菌株的抗病频率达 87.8%^[8]。在黑龙江稻区抗性基因 *Pi9* 在水稻抗病育种中具有很高应用价值,携带 *Pi9* 基因的品种抗病率明显高于不含 *Pi9* 基因品种^[9]。在辽宁地区,基因型 *Pita+Pii* 和 *Pita+Pid3+Pi5* 的材料稻瘟病抗性最强,*Pita* 和 *Pi5* 聚合对抗瘟性改良贡献最大^[10]。

因此,本研究对收集自黄淮海稻区的京津、山东、河南、安徽、江苏等 5 个地区的水稻品种资源的基因型进行了检测分析,并以田间自然发病和菌液接种鉴定相结合的方法综合评价了稻瘟病抗性,旨在摸清该稻区水稻品种资源的基因型及抗瘟基因的贡献,为进一步选育新型抗瘟水稻品种提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试材料为从黄淮海稻区的天津、北京、山东、河南、安徽、江苏等地收集的 88 份水稻材料。

1.2 稻瘟病抗性鉴定方法

稻瘟病抗性鉴定菌株为江苏省农业科学院植物保护研究所提供的江苏省稻瘟病菌优势小种及其各群小种的代表菌株。2016 年接种鉴定的稻瘟病菌代表菌株为 ZB7、ZC11、ZD5、ZE5、ZF1 和 ZG1,2017 年接种鉴定的稻瘟病菌代表菌株为 ZB3、ZC11、ZD7、ZE3、ZF1 和 ZG1。

水稻穗颈瘟的抗性鉴定采用人工注射接种和田间病圃自然诱发两种方法,在水稻成熟后进行水稻穗颈瘟的抗性调查。接种鉴定采用稻瘟病菌的混

合孢子,在孕穗至破口期每个品种接种 3~5 穗,每穗 1 mL 菌液,穗颈瘟抗性等级分为 5 级:0 级为免疫;1 级为抗病;2 级为中抗;3 级为感病;4 级为高感。田间种植于江苏省连云港市赣榆区塔山镇稻瘟病鉴定圃,按以下标准进行群体抗性分级:无病为 0 级;病穗率低于 5% 为 1 级;病穗率 5.1%~10.0% 为 3 级;病穗率 10.1%~25.0% 为 5 级;病穗率 25.1%~50.0% 为 7 级;病穗率大于 50.0% 为 9 级。以两年中的发病最高级作为品种的抗性等级。

1.3 稻瘟病抗性基因型检测

根据前人的研究结果^[11-14],利用 *Pib*、*Pita*、*Pi54* 和 *Pik-m* 抗性基因引物检测试验材料,引物名称、序列及其扩增片段预期大小见表 1。提取水稻基因组 DNA,以之为模板,参照宋兆强等^[15]的方法对供试品种的抗性基因型进行检测。

1.4 数据分析

根据抗性基因标记对应片段的大小,判断有无抗性基因,以抗病等级表型值作为分类依据,采用马氏距离作最小离差平方和法进行聚类分析。

2 结果与分析

2.1 黄淮海地区水稻品种资源的抗性分析

人工接种鉴定结果表明,88 个黄淮海稻区品种中发病等级不小于 3 的品种占 85.3%,田间自然诱发鉴定中达 65.9%,可见整体抗病性差。为了检验品种抗性与基因型的相关性,我们将品种抗性等级进行聚类分析,可聚为 3 类。第 I 类抗性差,所含基因主要为 *Pib* 和 *Pi54*;第 II 类抗性中等,基因型为 *Pi54*;第 III 类抗性较强,其基因型除 *Pikm* 外,

表 1 本研究所用引物的信息
Table 1. PCR primers used in this study.

目的基因 Target gene	引物名称 Primer name	引物序列 Sequence(5'-3')	预期片段长 Production size/bp
<i>Pita</i>	Pita-F	AGCAGGTTATAAGCTAGGCC	1042
	Pita-R	CTACCAACAAGTTCATCAAA	
<i>pita</i>	NPita-F	AGCAGGTTATAAGCTAGCTAT	1042
	NPita-R	CTACCAACAAGTTCATCAAA	
<i>Pib</i>	Pib-F	GAACAATGCCCAAACTTGAGA	365
	Pib-R	GGGTCCACATGTCAGTGAGC	
<i>pib</i>	NPib-F	TCGGTGCCTCGGTAGTCAGT	803
	NPib-R	GGGAAGCGGATCCTAGGTCT	
<i>Pi54</i>	Pi54-F	CAATCTCCAAAGTTTTCAGG	216/315
	Pi54-R	GCTTCAATCACTGCTAGACC	
<i>Pikm</i>	Pikm1-F	TGAGCTCAAGGCAAGAGTTGAGGA	174/213
	Pikm1-R	TGTTCCAGCAACTCGATGAG	
<i>pikm</i>	Pikm2-F	CAGTAGCTGTGTCTCAGAACTATG	290/332
	Pikm2-R	AAGGTACCTCTTTTCGGCCAG	

表 2 水稻品种资源抗性分类及其基因型分析
Table 2. Classification of rice blast resistance grade and the genotype analysis.

分类	抗性等级均值	所占比例 Percentage / %			
Group	Resistance grade	<i>Pita</i>	<i>Pib</i>	<i>Pikm</i>	<i>Pi54</i>
I	3.2	17	65	12	88
II	3.0	0	0	0	100
III	2.0	58	67	8	58

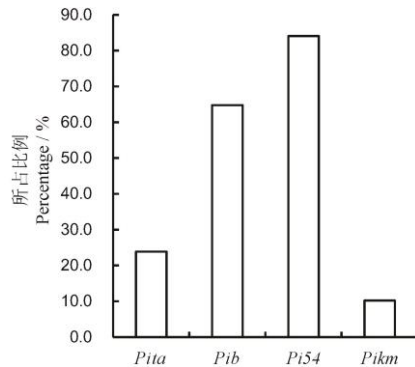


图 1 稻瘟病抗性基因在黄淮稻区水稻品种资源中的分布
Fig. 1. Distribution of blast resistance genes in the cultivars in Huang-Huai-Hai Region.

Pita、*Pib* 和 *Pi54* 频率均在 60% 左右(表 2)。对水稻品种基因型与抗性表现的相关性分析可看出, 第Ⅲ类的抗性表型与 *Pita* 密切相关, 充分说明在黄淮海稻区 *Pita* 仍是主效抗性基因。

2.2 黄淮海稻区水稻品种的抗稻瘟病基因分布

利用 *Pita*、*Pib*、*Pi54* 和 *Pikm* 基因特异性标记, 分别对 88 个黄淮海稻区品种资源进行了抗瘟基因型检测, 发现 21 个品种含有 *Pita*, 有 57 个品种含有 *Pib*, 有 74 个品种含有 *Pi54*, 有 9 个品种含有 *Pikm*。在检测的水稻品种中, 抗性基因 *Pi54* 和 *Pib* 分布频率最高, 检出率分别为 84% 与 65%, *Pita* 和 *Pikm* 分布频率较低(图 1)。这说明该稻区品种基因型同质化现象严重。

2.3 各个地区水稻品种的抗性分析

结合自然诱发和接种鉴定以及抗瘟基因型检测, 对黄淮海地区各行政区的水稻品种分别进行了抗性分析(表 3 和表 4)。

江苏省供试品种共 34 个, 主要有 9 种基因型, 基因型最丰富, *Pib*+*Pi54* 组合所占比例最高, 达 52.9%。2 年的接种鉴定和自然诱发抗性鉴定表明, 感病材料分别达 76.5% 和 52.9%, 抗性材料出现较多, 2016 年 7 个抗性材料, 2017 年也有 7 个抗性材料, 其中连粳 16 和苏秀 867 连续两年接种鉴定均为 1 级, 其基因型分别为 *Pita* 和 *Pi54*。

安徽省 3 个供试品种的基因型分别为 *Pi54*, *Pib*+*Pikm*, *Pita*+*Pib*, 接种鉴定均为感病, 但田间自然发病较轻。

河南省供试品种共 20 个, 主要有 4 种基因型, *Pi54* 所占比例达 30%。待检测基因在 4 个水稻品种中未检测到。2 年的接种鉴定和自然诱发抗性鉴定, 感病材料均达 80% 以上。河南省水稻品种整体抗性差, 但郑稻 20 接种鉴定为高抗或中抗, 自然发病为中抗, 其基因型为 *Pi54*, 是否含有其他抗性基因有待进一步鉴定。

山东省供试品种共 17 个, 共有 6 种基因型, 其中 *Pib*+*Pi54* 基因型所占比例高达 52.9%。2 年的抗性鉴定分析, 接种鉴定和自然发病中感病材料分别达 100% 和 70.6%, 抗性弱, 仅圣稻 15、大粮 202 和大粮 203 田间病圃穗颈瘟发病, 连续两年田间发病等级为抗。

京津地区供试品种共 14 个, 共有 5 种基因型, 其中 *Pi54* 和 *Pita*+*Pib* 基因型分布最多, 分别为 35.7% 和 21.4%。经过 2 年接种鉴定和自然诱发对检测材料的抗性鉴定, 感病材料达 92.9% 和 64.3%(表 4)。由此可见, 京津地区品种大部分是感病的, 仅金粳 667 接种鉴定 2 年均均为抗病, 自然发病均为中抗水平, 其基因型为 *Pita*+*Pib*+*Pi54*。

3 讨论

抗瘟基因的发掘与利用是抗病育种的基础和核心。黄淮海稻区由于其独特的地理原因, 稻瘟病广泛发生, 只有了解品种的抗性基因型以及本稻区的主效抗病基因, 才能有效地有针对性的改良品种抗性。

近几年, 国内许多学者对不同水稻品种资源的基因型及抗瘟性进行了测定分析。李刚^[16]等对 544 份水稻种质资源进行了基因型分析和连续 2 年的叶瘟鉴定, 基因分布频率在 80% 以上的是 *Pik*、*Pi2*、*Pia* 和 *Pid2*, 而分布频率较低的 *Pi5*、*Pita*、*Pi9* 和 *Pib* 等这 4 个基因对 6 个强致病鉴定小种抗性表现较好, 含有 *Pigm* 的谷梅 4 号在年际间均达高抗水平。范方军等^[17]对江苏省迟熟中粳水稻品种的抗瘟基因型进行了分析, 结果表明 *Pita* 对江苏稻瘟病生理小种抗性水平最强, 其次是 *Pib*, 再次为 *Pikm*, 最后为 *Pi54*。王军等^[18]利用 4 个抗稻瘟病基因对 2007—2013 年江苏省审定的粳稻品种进行了基因型检测, 稻瘟病抗性基因 *Pita*、*Pib*、*Pikm* 与穗颈瘟的抗性呈正相关, 相关系数分别为 0.81、0.11 和

表 3 黄淮海稻区的抗瘟基因型分布

Table 3. Distribution of blast resistance genes in Huang-Huai-Hai Region.

抗病基因 Genotype	江苏 Jiangsu		安徽 Anhui		河南 Henan		山东 Shandong		京津地区 Beijing and Tianjin	
	材料数	比例	材料数	比例	材料数	比例	材料数	比例	材料数	比例
	<i>n</i>	Percent /%	<i>n</i>	Percent /%	<i>n</i>	Percent /%	<i>n</i>	Percent /%	<i>n</i>	Percent /%
无目标基因 None	0	0.0	0	0.0	4	20.0	0	0.0	0	0.0
<i>Pita</i>	1	2.9	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
<i>Pib</i>	2	5.9	0	0.0	0	0.0	1	5.9	0	0.0
<i>Pi54</i>	4	11.8	1	33.3	6	30.0	2	11.8	5	35.7
<i>Pita+Pib</i>	2	5.9	1	33.3	0	0.0	0	0.0	3	21.4
<i>Pita+Pi54</i>	0	0.0	0	0.0	5	25.0	1	5.9	0	0.0
<i>Pib+Pi54</i>	18	52.9	0	0.0	4	20.0	9	52.9	2	14.3
<i>Pib+Pikm</i>	1	2.9	1	33.3	0	0.0	0	0.0	0	0.0
<i>Pi54+Pikm</i>	0	0.0	0	0.0	0	0.0	3	17.6	0	0.0
<i>Pita+Pi-b+Pi54</i>	4	11.8	0	0.0	0	0.0	1	5.9	2	14.3
<i>Pib+Pi54+Pikm</i>	1	2.9	0	0.0	0	0.0	0	0.0	2	14.3
<i>Pita+Pib+Pi54+Pikm</i>	1	2.9	0	0.0	1	5.0	0	0.0	0	0.0

表 4 黄淮地区品种资源抗感病比例

Table 4. The percentage of resistant varieties in Huang-Huai-Hai Region.

抗性鉴定方法 Identification method	江苏 Jiangsu		安徽 Anhui		河南 Henan		山东 Shandong		京津地区 Beijing and Tianjin	
	抗病 R/%	感病 S/%	抗病 R/%	感病 S/%	抗病 R/%	感病 S/%	抗病 R/%	感病 S/%	抗病 R/%	感病 S/%
接种鉴定 AI	23.5	76.5	0.0	100.0	20.0	80.0	0.0	100.0	7.1	92.9
田间自然发病 NI	47.1	52.9	66.7	33.3	15.0	85.0	29.4	70.6	35.7	64.3

AI, Artificial injection; NI, Natural induction. R, Resistant; S, Susceptible.

0.15; 稻瘟病抗性基因 *Pi54* 与穗颈瘟抗性呈负相关, 相关系数为-0.05。宋兆强等^[15]通过对 60 份抗性品种资源的抗瘟基因型及连续两年接种鉴定, 分析了抗瘟基因型与穗颈瘟发病等级的相关性, 结果显示 *Pib* 和 *Pib+Pi54* 基因型的抗性有逐年丧失的趋势, *Pib* 和 *Pib+Pi54* 基因型的抗性在逐年丧失, *Pita* 和 *Pita+Pib* 基因型的感病等级有增高趋势。李刚等^[19]对 49 个江苏水稻主导品种的基因型进行分析, *Pik* 和 *Pia* 分布最高, 占 80% 以上, 抗瘟鉴定结果显示, 不管是苗瘟还是穗颈瘟发病品种所占比例均较高。王生轩等^[20]对河南省沿黄粳稻品种的抗瘟基因型分析表明, *Pi9* 和 *Pizt* 分布较为广泛, *Pita* 利用较少。王亚等^[21]也分析了 6 个抗瘟基因在河南省水稻品种资源中的分布, 省内审定品种中主要抗瘟基因型为 *Pi9* 和 *Pi45*, *Pib* 和 *Pi5* 分布也较广泛。

在不同稻区, 稻瘟病病原菌优势小种构成不同, 其主效基因也不同; 且在不同年份, 病原菌优势小种组成常发生动态变化。前人^[17-20]对黄淮海稻区大量水稻品种资源的基因型及抗瘟性均进行了分析, 但大多数学者只针对本省水稻品种进行了分析或只对水稻品种含有哪些抗瘟基因进行了检测,

其基因的抗病性及贡献率并未作系统分析与归纳。本研究针对来源于黄淮海稻区 5 个不同地区的水稻品种, 连续 2 年进行稻瘟病发病情况调查, 结合品种抗瘟基因型分析, 系统分析了抗瘟基因的分布和抗瘟基因与抗性反应的相关性。

本研究结果显示, 黄淮海稻区水稻品种资源的稻瘟病发病率较高, 病菌接种鉴定发病率高达 85.2%, 田间自然发病率达 65.9%。田间自然发病率比接种发病率较低, 其主要原因是稻瘟病自然发病是作物抗性、病菌和生长环境三者互作的结果, 尤其是与抽穗期的降雨和温度关系密切, 存在一定的不确定性; 接种鉴定是使稻瘟病菌强行侵入水稻品种, 减轻了作物生长环境对病菌的影响。不同地区水稻品种抗性鉴定分析表明, 5 个地区水稻品种的稻瘟病抗性不同, 天津地区的金粳 667 抗性较强, 2 年接种鉴定为 2 级(中抗), 田间自然发病等级也为 3 级(中抗), 其基因型为 *Pita+Pib+Pi54*; 山东地区品种资源接种鉴定均为 3 级(感病)或 4 级(高感), 其中圣稻 15、大粮 202 和大粮 203 的田间发病较轻, 为中抗或中感, 基因型均为 *Pib+Pi54*; 河南地区的品种中郑稻 20, 2 年的接种鉴定均为抗病, 田间发

病为中抗, 其基因型为 *Pi54*; 安徽地区的品种资源均为感病, 但田间发病较轻; 江苏地区的水稻品种资源抗性基因型丰富, 这与育种家注重抗性基因的引入有关。其中连粳 16 和苏秀 867 的抗性较强, 2 年接种鉴定均为 1 级高抗, 田间自然发病也为中抗以上, 其基因型分别为 *Pita* 和 *Pi54*。*Pita* 基因在本稻区具有较强抗性^[15,17,18], 但在本稻区水稻品种资源中的分布并不广泛, 这与陈涛等^[22]提出的 *Pita* 和 *Pib* 基因在江苏省粳稻中广泛分布, 但在中熟中粳中的分布较少是一致的。本稻区水稻品种资源稻瘟病发病率居高不下, 主要原因是育成品种所含的抗瘟基因的抗性下降或丧失; 品种聚类分析表明品种抗瘟基因的同质化现象严重, 极易导致稻瘟病在稻区的扩散传播。因此, 在今后的抗病育种中, 应不断发掘新抗性基因, 加大抗病新基因的开发与利用, 并多年多点跟踪抗瘟基因的抗性贡献率, 为水稻抗稻瘟病育种提供实时依据。

参考文献:

- [1] 李俊周, 王书玉, 尹海庆, 姬生栋, 王生轩, 张栩, 陈楠, 赵全志. 黄淮海稻区优质抗病粳稻“六位一体”育种技术体系的构建与实践. 河南农业科学, 2017, 46(12): 42-47.
Li J Z, Wang S Y, Yin H Q, Ji S D, Wang S X, Zhang X, Chen N, Zhao Q Z. Construction and practice of Six-in-one Breeding Technology System for japonica rice with high quality and disease resistance in Huang-Huai Region. *J Henan Agric Sci*, 2017, 46(12): 42-47. (in Chinese with English abstract)
- [2] 国家水稻数据中心. 稻瘟病主效抗性基因列表 [2019-04-24] http://www.ricedata.cn/gene/gene_pi.htm. National Rice Data Center. List of major resistance genes in rice blast [2019-04-24]. http://www.ricedata.cn/gene/gene_pi.htm.
- [3] 田红刚, 陈红旗, 胡江, 雷财林, 朱旭东, 钱前. 抗稻瘟病基因 *Pigm* 导入对寒地粳稻抗病性和产量性状的影响. 沈阳农业大学学报, 2016, 47(5): 520-526.
Tian H G, Cheng H Q, Hu J, Lei C L, Zhu X D, Qian Q. Effect of introgressed *Pigm* gene on rice blast resistance and yield traits of japonica rice in cold area. *J Shenyang Agric Univ*, 2016, 47(5): 520-526. (in Chinese with English abstract)
- [4] 张礼霞, 王林友, 范宏环, 王建军. 利用 *Pigm* 基因改良粳稻保持系的稻瘟病抗性研究. 核农学报, 2017, 31(3): 424-431.
Zhang L X, Wang L Y, Fan H H, Wang J J. Study on improving rice blast resistance of japonica maintainer line by introducing *Pigm* gene. *Acta Agric Nucl Sin*, 2017, 31(3): 424-431. (in Chinese with English abstract)
- [5] 王飞, 王立广, 潘梅瑶, 钮中一, 周勇, 梁国华. 水稻抗稻瘟病 *Pigm(t)* 基因的分子标记辅助选择与利用. 华北农学报, 2016, 31(1): 51-56.
Wang F, Wang L G, Pan M Y, Niu Z Y, Zhou Y, Liang G H. Marker-assisted selection and application of blast resistant gene *Pigm(t)* in rice. *Acta Agric Boreali-Sin*, 2016, 31(1): 51-56. (in Chinese with English abstract)
- [6] 向小娇, 张建, 郑天清, 徐建龙. 应用分子标记技术改良京作 1 号的稻瘟病抗性. 植物遗传资源学报, 2017, 17(4): 773-780.
Xiang X J, Zhang J, Zheng T Q, Xu J L. Improving blast resistance of Jingzuo 1 using molecular marker technique. *Plant Genet Resour*, 2017, 17(4): 773-780. (in Chinese with English abstract)
- [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, Chen 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. *Chin J Rice Sci*, 2017, 31(3): 299-306. (in Chinese with English abstract)
- [8] 邹茜, 董丽英, 袁平荣, 刘慰华, 苏振喜, 金雁, 寇姝燕. 广谱持久抗病基因 *Pi40* 在云南高原粳稻的应用研究. 西南农业学报, 2016, 29(7): 1493-1498.
Zou Q, Dong L Y, Yuan P R, Liu W H, Su Z X, Jin Y, Kou S Y. Application study on broad-spectrum blast resistance gene *Pi40* in Yunnan Plateau rice breeding. *Southwest China J Agric Sci*, 2016, 29(7): 1493-1498. (in Chinese with English abstract)
- [9] 邹德堂, 姜思达, 赵宏伟, 郭丽颖, 孙健, 刘化龙, 辛威. 广谱抗性基因 *Pi9* 在黑龙江省水稻品种中的分布. 东北农业大学学报, 2016, 47(7): 1-8.
Zou D T, Jiang S D, Zhao H W, Guo L Y, Sun J, Liu H L, Xin W. Distribution of broad-spectrum resistance gene *Pi9* in the rice cultivars of Heilongjiang Province. *J Northeast Agric Univ*, 2016, 47(7): 1-8. (in Chinese with English abstract)
- [10] 王丽丽, 赵家铭, 马作斌, 郑文静, 马殿荣. 辽宁地区水稻资源抗稻瘟病基因的检测分析. 植物遗传资源学报, 2017, 18(2): 325-339.
Wang L L, Zhao J M, Ma Z B, Zheng W J, Ma D R. Identificating and analyzing to rice blast resistant genes in rice germplasm resources of Liaoning province. *Plant Genet Resour*, 2017, 18(2): 325-339. (in Chinese with English abstract)
- [11] Wang Z, Jia Y, Rutger J N. Rapid survey for presence of a blast resistance gene *Pita* in rice cultivars using the dominant DNA markers derived from portions of the *Pita* gene. *Plant Breed*, 2007, 126: 36-42.

- [12] Fjellstrom R, Conaway B, Concetta A, McClung A M. Development of DNA markers suitable for marker assisted selection of three *Pi* genes conferring resistance to multiple *Pyricularia grisea* pathotypes. *Crop Sci*, 2004, 44(5): 1790-1798.
- [13] Ramkumar G, Srinivasarao K, Mohan M K. Development and validation of functional marker targeting an InDel in the major rice blast disease resistance gene *Pi54(Pik^h)*. *Mol Breed*, 2011(27): 129-135.
- [14] Ashikawa I, Hayashi N, Yamane H, Kanamori H, Wu J, Matsumoto T, Ono K, Yano M. Two adjacent nucleotide-binding site-leucine-rich repeat class genes are required to confer *Pik-m*-specific rice blast resistance. *Genetics*, 2008, 180(4): 2267-2276.
- [15] 宋兆强, 刘艳, 王宝祥, 王芳权, 迟铭, 刘金波, 陈庭木, 方兆伟, 邢运高, 徐波, 杨波, 杨杰, 徐大勇. 稻瘟病抗性基因 *Pita*、*Pib*、*Pi54* 和 *Pik-m* 的育种利用价值评价. 江苏农业学报, 2017, 33(5): 968-974.
Song Z Q, Liu Y, Wang B X, Wang F Q, Chi M, Liu J B, Chen T M, Fang Z W, Xing Y G, Xu B, Yang B, Yang J, Xu D Y. Application value of blast resistant genes *Pita*, *Pib*, *Pi54* and *Pik-m* in rice breeding. *Jiangsu J Agric Sci*, 2017, 33(5): 968-974. (in Chinese with English abstract)
- [16] 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, Cheng 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. *J China Agric Univ*, 2018, 23(5): 22-28. (in Chinese with English abstract)
- [17] 范方军, 王芳权, 刘永峰, 王军, 朱金燕, 李文奇, 仲维功, 杨杰. *Pib*、*Pita*、*Pik-m* 和 *Pi54* 对水稻穗颈瘟的抗性评价. 华北农学报, 2014, 29(3): 221-226.
Fan F J, Wang F Q, Liu Y F, Wang J, Zhu J Y, Li W Q, Zhong W G, Yang J. Evaluation of resistance to rice panicle blast with resistant genes *Pib*, *Pita*, *Pik-m* and *Pi54*. *Acta Agric Boreali Sin*, 2014, 29(3): 221-226. (in Chinese with English abstract)
- [18] 王军, 宫丹妮, 杨杰, 朱金燕, 范方军, 李文奇, 王芳权, 仲维功. 江苏省粳稻品种抗稻瘟病基因型与穗茎瘟抗性分析. 江苏农业学报, 2016, 32(2): 250-256.
Wang J, Gong D N, Yang J, Z Hu J Y, Fan F J, Li W Q, Wang F Q, Zhong W G. Relationship between rice blast resistance genotypes and neck blast resistance of Japonica rice in Jiangsu province. *Jiangsu J Agric Sci*, 2016, 32(2): 250-256. (in Chinese with English abstract)
- [19] 李刚, 王健, 曹奎荣, 李军, 孙祥良, 程保山, 罗伯祥, 杨子博, 徐卫军, 唐九友, 储成才, 袁彩勇. 江苏水稻主导品种的稻瘟病抗性及其抗性基因遗传多样性. 湖南农业大学学报: 自然科学版, 2017, 43(3): 238-243.
Li G, Wang J, Cao K R, Li J, Sun X L, Cheng B S, Luo B X, Yang Z B, Xu W J, Tang J Y, Chu C C, Yuan C Y. Blast resistance of the main rice cultivars in Jiangsu and genetic diversity of blast resistance genes. *J Hunan Agric Univ: Nat Sci*, 2017, 43(3): 238-243. (in Chinese with English abstract)
- [20] 王生轩, 李俊周, 谢瑛, 李勇, 李梦琪, 曹炳武, 赵全志. 河南粳稻抗稻瘟病基因 *Pi9*、*Pita* 和 *Piz-t* 的分子检测. 分子植物育种, 2017, 15(3): 951-955.
Wang S X, Li J Z, Xie Y, Li Y, Li M Q, Cao B W, Zhao Q Z. Molecular detection of rice blast resistance genes *Pi9*, *Pita* and *Piz-t* in Henan japonica rice. *Mol Plant Breed*, 2017, 15(3): 951-955. (in Chinese with English abstract)
- [21] 王亚, 臧之光, 陈献功, 王生轩, 王越涛, 王付华, 付景, 杨文博, 白涛, 尹海庆. 6 个抗稻瘟病基因在河南省主要稻种资源中的分布情况. 分子植物育种, 2017, 15(12): 4976-4984.
Wang Y, Zang Z G, Chen X G, Wang S X, Wang Y T, Wang F H, Fu J, Yang W B, Bai T, Yin H Q. Distribution of six blast resistant genes in the main rice germplasms in Henan Province. *Mol Plant Breed*, 2017, 15(12): 4976-4984. (in Chinese with English abstract)
- [22] 陈涛, 张亚东, 朱镇, 赵春芳, 赵庆勇, 赵凌, 周丽慧, 姚姝, 王才林. *Pib* 和 *Pita* 基因在江苏省粳稻中的分布以及与穗茎瘟抗性的关系. 江苏农业学报, 2016, 32(1): 1-8.
Chen T, Zhang Y D, Zhu Z, Zhao C F, Zhao Q Y, Zhao L, Zhou L H, Yao S, Wang C L. Distribution of *Pib* and *Pita* genes in japonica rice of Jiangsu Province and their relationship with neck blast resistance. *Jiangsu J Agric Sci*, 2016, 32(1): 1-8. (in Chinese with English abstract)