

分子标记选育稻瘟病和白叶枯病双抗种质

肖武名¹ 孙大元¹ 王 慧¹ 郭 涛¹ 刘永柱¹ 张建国¹ ,
曾列先² 朱小源² 杨祁云² 陈志强¹

(1. 国家植物航天育种工程技术研究中心, 华南农业大学, 广东 广州 510642;

2. 广东省农业科学研究院 植物保护研究所, 广东 广州 510640)

摘要: 稻瘟病和白叶枯病是水稻的两大主要病害。通过分子标记辅助选择将水稻种质 H4 的主效稻瘟病抗性基因 *Pi46(t)* 与 CBB23 的广谱白叶枯病抗性基因 *Xa23* 聚合到一起, 对 8 个目标株系进行苗期稻瘟病抗谱测定和成株期白叶枯病抗性测定。结果表明: 8 个株系对测试的稻瘟病菌株均具有较广的抗谱、远高于 CBB23 的抗谱; 对白叶枯病达到抗或高抗水平、远优于 H4 的抗性水平。说明 2 个抗性基因得到了有效聚合, 实现了创制双抗种质的目的。

关键词: 水稻; 分子标记; 稻瘟病; 白叶枯病

中图分类号: S435.111 文献标识码: A 文章编号: 1000-7091(2014)01-0203-05

MAS Breeding for Rice Accessions Showing Resistance to Blast and Bacterial Blight

XIAO Wu-ming¹, SUN Da-yuan¹, WANG Hui¹, GUO Tao¹, LIU Yong-zhu¹, ZHANG Jian-guo¹,
ZENG Lie-xian², ZHU Xiao-yuan², YANG Qi-yun², CHEN Zhi-qiang¹

(1. National Engineering Research Center of Plant Space Breeding, South China

Agricultural University, Guangzhou 510642, China; 2. Plant Protection Research Institute,

Guangdong Academy of Agricultural Sciences, Guangzhou 510640, China)

Abstract: The bacterial blight (BB) and blast are two major diseases of rice. A major resistance (*R*) gene to blast in rice accession H4 *Pi46(t)* and a broad-spectrum *R* gene to *Xanthomonas oryzae* strains *Xa23* were pyramided via MAS in this study. Eight target lines were performed with blast resistance spectrum at seedling stage and BB resistance at adult stage. It was demonstrated that all the eight lines conferred broad resistance spectra to the tested blast isolates, which were wider than that of CBB23. Likely, all the eight lines showed resistance or high resistance to the tested BB strain, whose resistance were significantly better than that of H4. It was illustrated that the two *R* genes were pyramided effectively in this study, and rice lines showing resistance to both blast and BB were developed.

Key words: Rice; Molecular marker; Rice blast; Bacterial blight

由稻瘟病菌(*Pyricularia grisea* Sacc. 有性世代为 *Magnaporthe grisea*) 引起的稻瘟病是水稻的主要病害之一, 在全世界范围广为发生, 其危害面积与危害程度已成为水稻高产稳产的严重障碍^[1]。其病原菌有多个生理小种, 且遗传变异大, 变异快, 适应性强, 容易导致现有抗性品种在推广几年后成为感病品种^[2]。20 世纪 90 年代以来, 我国稻瘟病的年发生面积均在 380 万 hm^2 以上, 造成的稻谷年损失

达数亿 kg ^[3]。由水稻黄单胞菌(*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* *Xoo*) 引起的白叶枯病是水稻的另一主要病害, 一般情况下可造成水稻减产 20% ~ 30%, 重病田损失 80%, 甚至绝收。我国南方稻区的沿海、沿湖、沿江、丘陵和低洼易涝地区发生较频繁^[4]。实践证明, 培育和推广抗病品种是控制水稻病害发生的最经济有效的方法。因此, 利用优良的抗性资源, 通过多基因聚合, 培育具有多种抗性 or 综合抗性

收稿日期: 2013-09-21

基金项目: 国家“863 计划”课题(2012AA101201); 广东省自然科学基金重点项目(S2011020001513); 广东省科技计划项目(2011A020102004)

作者简介: 肖武名(1982-), 男, 湖南祁东人, 助理研究员, 博士, 主要从事水稻遗传育种研究。

通讯作者: 陈志强(1956-), 男, 广东揭阳人, 教授, 主要从事水稻遗传育种相关研究。

杨祁云(1966-), 女, 广东揭阳人, 研究员, 主要从事水稻病害相关研究。

品种对水稻的高产、稳产以及优质生产等具有重要意义^[5-7]。

分子标记辅助选择 (Marker-assisted selection, MAS) 因其能够快速而精确地选择目标基因被认为是一种转移有利基因进行遗传改良的有效方法^[8]。基因聚合即利用分子标记辅助选择将供体的 2 个及 2 个以上主效基因转移到待改良的受体中,是目前控制水稻病害的最有效方法之一^[9]。通过分子标记选育双抗种质已有报道,如倪大虎等^[10]将抗稻瘟病的 *Pi9(t)* 基因和抗白叶枯的 *Xa21* 及 *Xa23* 基因成功聚合到同一株系中;李锦江等^[11]获得了 *Xa4*、*Xa7* 和 *Pi157* 的聚合系及 *Xa21* 和 *Pita* 的聚合系;潘晓颺等^[7]将三黄占 2 号的抗稻瘟病主基因 *Pi-GD-1(t)*、*Pi-GD-2(t)* 和主效 QTL *GLP8-6(t)* 及抗白叶枯病基因 *Xa23* 导入到 3 个骨干中籼恢复系,通过复交进行基因聚合,获得 5 个带有抗稻瘟病兼抗白叶枯病的双基因或多基因聚合系。本研究利用国家植物航天育种工程技术研究中心选育的高抗稻瘟病籼型水稻种质 H4^[12] 与全生育期高抗白叶枯病的水稻种质 CBB23^[13] 杂交, F₂ 群体采用紧密连锁的分子标记对稻瘟病抗性基因 *Pi46(t)* 与白叶枯病抗性基因 *Xa23* 进行辅助选择,旨在获得聚合了 2 个抗性基因的双抗种质,并分析这 2 个抗性基因在抗病育种中的应用价值,为在抗病育种中的应用提供依据和有利的种质材料。

1 材料和方法

1.1 水稻材料

本研究选用的稻瘟病抗性材料为一个籼型水稻种质 H4,本课题组经连续多年跟踪鉴定发现其具有广谱稻瘟病抗性,且米质较优,并将其一个主效抗性基因 *Pi46(t)* 定位于水稻第 11 号染色体长臂^[12]。白叶枯病抗性材料为 CBB23,由中国农业科学院作物科学研究所提供,它携带一个来自普通野生稻 (*O. rufipogon*) 的全生育期抗白叶枯病基因 *Xa23*^[14]。

1.2 方法

1.2.1 分子标记检测 CBB23 × H4 之 F₂ 群体于 2011 年早季种植于华南农业大学校内试验农场,插植规格 20 cm × 20 cm、单苗植。抽穗前用抗性基因的连锁标记逐株进行基因型分析。稻瘟病抗性基因 *Pi46(t)* 的连锁标记为 SSR 标记 RM224 (F: 5'-ATCGATCGATCTTCACGAGG-3'; R: 5'-TGCTATAAAAAGGCATT CGGG-3'), PCR 产物采用聚丙烯酰胺凝胶电泳及银染检测;白叶枯病抗性基因 *Xa23* 的连锁标记为 EST (Express sequence tag, 表达序列标签) 标

记 C189 (F: 5'-TAAGTTCTACATCGACCCCA-3', R: 5'-CACATGAAGA GCTGGAAACG-3'), PCR 产物采用 2.0% 的琼脂糖胶电泳检测。DNA 提取、PCR 反应、电泳及检测参照 Xiao 等^[12] 及王春连等^[13] 的方法。

1.2.2 抗病性分析 稻瘟病抗性测定: 选用 34 个来自广东不同稻区的代表性稻瘟病菌株对目标株系人工接种,测定苗期抗谱,以 2 个亲本作为比较。菌株培养、致病性测试及病级调查参照杨祁云等^[15] 的方法。

白叶枯病抗性测定: 白叶枯病菌株为广东优势致病型 IV 型菌。该菌株在中国鉴别寄主金刚 30、Tetep、南粳 15、爪哇 14、IR26 上的反应为 IV 型 (SSSSR)。1996-2000 年广东省水稻白叶枯病致病型变异动态检测结果表明,IV 型菌每年出现频率最高,地域分布最广,为优势致病型。病菌的培养方法均采用广东省农科院植物保护研究所的方法^[16-17]。始穗期接种白叶枯菌,参照“剪叶法”进行。在无风、晴朗的傍晚进行,接种各单株上的 4~5 片叶,倒一叶或倒二叶均可,使用灭菌后不锈钢剪刀蘸取菌液 (菌液浓度为 3×10^8 个/mL,菌龄为 72 h) 剪去叶片末端约 1~2 cm,21 d 后调查病情,病情分级按照国际标准 0~9 级分级标准,0~3 级判为抗病。每个株系接种 5 个单株,采用 SPSS 软件统计各接种单株的病斑长度,评价其对白叶枯病的抗性水平。

2 结果与分析

2.1 分子标记检测结果

共种植 F₂ 群体 180 株,标记 RM224 对应纯合显性基因型 *Pi46(t) Pi46(t)*、杂合基因型 *Pi46(t) pi46(t)* 及纯合隐性基因型 *pi46(t) pi46(t)* 的植株数分别为 42, 93, 45, 标记 C189 对应纯合显性基因型 *Xa23Xa23*、杂合基因型 *Xa23xa23* 及纯合隐性基因型 *xa23xa23* 的植株数分别为 47, 89, 44 (表 1), 均符合 1:2:1 的理论比值。结果检测到 10 个单株同时聚合了 2 个纯合显性基因,部分植株的基因型检测结果如图 1 所示。

2.2 稻瘟病抗性测定结果

含 2 个纯合显性基因的 10 个目标单株自交繁殖 F₃ 种子,由于其中 2 株所结种子量少,无法进行下一步的抗性分析,其余 8 个 F₃ 株系编号为 R1~R8。由表 2 可知, R1~R8 对 34 个稻瘟病菌的抗谱介于 85.3%~91.2%, 其中 4 个株系的抗谱为 88.2%, 均远高于 CBB23 的 41.2%, 但均低于 H4 的 100.0%。说明 H4 对测试的 34 个菌株均为抗病反应, CBB23 对半数以上的菌株呈感病反应,仍有部分菌株 (3~

5 个) 能够使 R1 ~ R8 感病。可见, 水稻种质 H4 的 稻瘟病抗性优于 R1 ~ R8 及 CBB23。

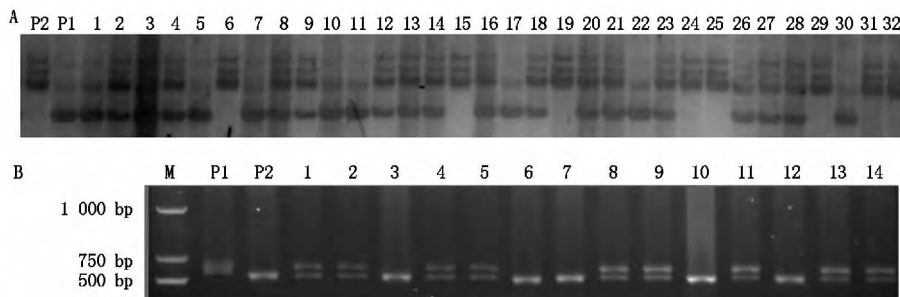
表 1 F₂ 群体连锁标记基因型检测结果

Tab. 1 Results of genotypes from linked markers in the F₂ population

| 连锁标记 Linked markers | 目标基因 Targeted genes | 不同基因型个数 No. of different genotypes | | | $\chi^2(1:2:1)$ |
|------------------------|------------------------|---------------------------------------|----|----|-----------------|
| | | AA | Aa | aa | |
| RM224 | <i>Pi46(t)</i> | 42 | 93 | 45 | 0.30 |
| C189 | <i>Xa23</i> | 47 | 89 | 44 | 0.12 |

注: AA. 纯合显性基因型; Aa. 杂合基因型; aa. 纯合隐性基因型。 $\chi^2 = 5.99$ (df = 2)。

Note: AA. Homozygous dominant genotype; Aa. Heterozygous genotype; aa. Homozygous recessive genotype. $\chi^2 = 5.99$ (df = 2)。



P1. H4; P2. CBB23; M. 标准分子量 DL2000。图 A 和图 B 分别为分子标记 RM224 和 C189 对部分 F₂ 植株的检测结果; 1 ~ 32 为 F₂ 植株编号; 7 号和 10 号植株 2 个抗性基因均为纯合。

P1. H4; P2. CBB23; M. Standard molecular weight DL2000. Fig. A and Fig. B show the results of genotypes detected by marker RM224 and C189 in partial F₂ plants respectively. 1 ~ 32 mean the No. of F₂ plants; The individuals of No. 7 and No. 10 are homozygous at the both two resistance loci.

图 1 分子标记 RM224 及 C189 对部分 F₂ 植株的检测结果

Fig. 1 The results of genotypes detected by marker RM224 and C189 in partial F₂ plants

2.3 白叶枯病抗性测定结果

2011 年晚季对株系 R1 ~ R8 进行白叶枯病抗性测定, 由表 3 可知: 株系 R1、R3、R5、R6 及 R7 的病斑长度均在 1.0 cm 以内, 达到高抗水平; 株系 R2 和 R8 的病斑长度在 1.2 cm 左右, 达到抗病水平; CBB23 的病斑长度在 0.5 cm 左右, 为高抗水平, 而 H4 的病斑长度高达 25.5 cm 左右, 为高感水平。结果表明, R1 ~ R8 的白叶枯病抗性明显优于 H4, 与 CBB23 的抗性大致相当。

3 讨论

分子标记辅助选择是一种利用与目的基因紧密连锁的分子标记, 对目标性状进行间接选择的现代育种技术。该方法不仅可大大缩短育种年限, 提高育种效率, 而且还节约了大量的人力、物力和成本^[18]。因此, 在实际育种工作中, 利用分子标记辅助选择技术筛选具有抗病基因的单株显得非常重要。本研究根据连锁标记的基因型结果选取 8 个目标株系进行稻瘟病和白叶枯病抗性测定, 结果这 8 个株系均具有较广的稻瘟病抗谱(90%左右)和较好的白叶枯病抗性, 分别接近稻瘟病抗性种质 H4 和白叶枯病抗性种质 CBB23 的抗性水平。说明本研究选取的分子标记与目标基因连锁紧密、选择准

确性高。前人研究表明, 当标记离目标基因的遗传距离小于 5 cM 时, 选择到包含目标基因植株的正确率达 99.75% 以上^[19]。本研究采用的 SSR 标记 RM224 与稻瘟病抗性基因 *Pi46(t)* 相距约 1.12 cM^[12]、EST 标记 C189 与白叶枯病抗性基因 *Xa23* 的遗传距离约 0.8 cM^[13]。因此, 利用这 2 个分子标记可对目的基因进行非常有效的选择。尽管这 2 个抗性基因均定位在第 11 号染色体长臂, 但其遗传距离较远^[12, 14], 两者是否存在连锁关系有待进一步研究。

本研究获得的 8 个目标株系虽然对测试的稻瘟病菌株均表现出较广谱的抗性, 但其仍能被少数菌株侵染而致病, 均未达到 H4 的全谱抗性水平。说明, 水稻种质 H4 除了主效抗性基因 *Pi46(t)* 之外, 可能还含有其他的稻瘟病抗性基因。鉴定 H4 的其他抗性基因对阐明其广谱的稻瘟病抗性机理及其利用具有较大的指导意义。尽管株系 R1 ~ R8 的抗谱较为接近, 但其对部分菌株的抗性反应并不一致, 如株系 R4 和 R8 对菌株 GD0712 表现为抗, 而其他 6 个株系均为感, 说明其遗传背景对其抗性存在一定的影响。由于 R1 ~ R8 选自 CBB23 × H4 之 F₂ 群体, 遗传背景势必不一, 其他抗性基因可能参与影响。同理, 不同的遗传背景也影响 R1 ~ R8 的白叶枯病抗性水平, 导致其病斑长度存在一定的差异。

表 2 8 个 F₃ 株系的苗叶瘟抗谱测定结果(34 个菌株 2011 年晚季)

Tab.2 Rice leaf blast resistance spectra of the eight F₃ lines (34 isolates Late season of 2011)

| 菌株 Isolates | 各株系对应的病级 Ratings of rice lines corresponding to isolates | | | | | | | | | |
|---------------------------|---|------|------|------|------|------|------|------|-------|-------|
| | R1 | R2 | R3 | R4 | R5 | R6 | R7 | R8 | H4 | CBB23 |
| GD0016 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| GD00193 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 7 |
| GD0166 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 |
| GD05007 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 6 |
| GD0525 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| GD05141 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 |
| GD05166 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| GD0712 | 5 | 5 | 4 | 0 | 6 | 6 | 4 | 1 | 0 | 6 |
| GD07116 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 7 |
| GD07119 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| GD07127 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 |
| GD07153 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 |
| GD08472 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 |
| GD08507 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 |
| GD08597 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| GD08679 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 |
| GD08682 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| GD08712 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| GD08753 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 |
| GD082011 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| GD08TY3 | 1 | 4 | 1 | 0 | 4 | 1 | 0 | 5 | 0 | 4 |
| GD08TY4 | 6 | 6 | 5 | 5 | 5 | 6 | 6 | 6 | 0 | 7 |
| GD08TY6 | 5 | 6 | 4 | 5 | 6 | 6 | 5 | 5 | 0 | 7 |
| GD08T28 | 4 | 4 | 0 | 5 | 3 | 4 | 4 | 4 | 0 | 5 |
| RB22 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| W0837 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| W0875 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| W0890 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| W08596 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 |
| GD93203 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 6 |
| GD93286 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | 5 |
| GD9559 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 6 |
| GD98288 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 |
| T-29 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 抗谱 /% Resistance spectrum | 91.2 | 85.3 | 91.2 | 91.2 | 88.2 | 88.2 | 88.2 | 88.2 | 100.0 | 41.2 |

注: 0~3 级为抗病, 4~9 级为感病; 抗谱(%) = (抗病菌株数/总菌株数) × 100%。

Note: Ratings of 0-3 are resistant 4-9 are susceptible; Resistance spectrum(%) = (No. of resistant isolates/No. of total isolates) × 100%.

表 3 8 个 F₃ 株系对 IV 型白叶枯菌的抗性鉴定结果

Tab.3 The resistance reactions of the eight F₃ lines to bacterial blight isolate IV

| 株系 Lines | R1 | R2 | R3 | R4 | R5 | R6 | R7 | R8 | H4 | CBB23 |
|--------------------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|--------------|-------------|
| 病斑长度/cm Length of lesion | 0.62 ± 0.09 | 1.17 ± 0.13 | 0.57 ± 0.04 | 1.07 ± 0.11 | 0.74 ± 0.06 | 0.67 ± 0.05 | 0.77 ± 0.13 | 1.24 ± 0.37 | 25.52 ± 0.85 | 0.47 ± 0.05 |
| 抗性水平 Level of resistance | HR | R | HR | HR | HR | HR | HR | R | HS | HR |

注: 数值为平均数 ± 标准误; R. 抗; HR. 高抗; HS. 高感。

Note: Data is indicated as mean ± SE; R. Resistant; HR. Highly resistant; HS. Highly susceptible.

稻瘟病和白叶枯病是水稻的两大病害,经常在水稻种植区发生,造成重大的经济损失。生产上往往难以得到既抗稻瘟病又抗白叶枯病的种质。据报道,1998-2003年南方区试347个杂交稻组合中,对稻瘟病达到抗-中抗水平的组合仅有52个,占15.0%;对白叶枯病达到抗-中抗水平的组合仅有29个,占8.4%;对稻瘟病和白叶枯病均达到抗-中抗水平的组合更少,仅有2个,占0.6%^[20]。潘汝谦等^[21]对广东省2007年推广的54份杂交稻组合作稻瘟病、白叶枯病抗性鉴定,结果表明,兼抗稻瘟病、白叶枯病的杂交组合较少,表现高抗稻瘟病的30个杂交稻组合均不抗白叶枯病,仅有一个杂交稻组合(西胜2175)对稻瘟病和白叶枯病均表现中抗水平。因此,利用优良的抗病资源,通过多基因聚合,培育具有多抗和/或综合抗性的品种具有重要的研究意义和应用价值。本研究的一个目的基因 $Xa23$ 来自普通野生稻,是迄今已知白叶枯病抗性基因中抗谱最广、抗性导入效应很强的一个完全显性的全生育期抗性基因^[14];另一个目的基因 $Pi46(t)$ 对稻瘟病菌具有较广谱的抗性^[12]。目标株系R1~R8由于聚合了抗稻瘟病基因 $Pi46(t)$ 和抗白叶枯病基因 $Xa23$,属于双抗种质,具有一定的应用价值。以其作为中间材料应用于水稻抗病育种的相关研究正在开展之中,并取得了一定的研究成果。

参考文献:

- [1] 孙国昌,杜新法,陶荣,等. 水稻稻瘟病防治策略和21世纪研究展望[J]. 植物病理学报, 1998, 28(4): 289-292.
- [2] Hittalmani S, Parco A, Mew T V, et al. Fine mapping and DNA marker-assisted pyramiding of the three major genes for blast resistance[J]. Theor Appl Genet, 2000, 100(7): 1121-1128.
- [4] 夏春,陈红旗,朱旭东. 水稻白叶枯病抗性基因的鉴定、定位、克隆与育种应用[J]. 分子植物育种, 2012, 10(6): 761-771.
- [3] 董继新,董海涛,李德葆. 水稻抗瘟性研究进展[J]. 农业生物技术学报, 2000, 8(1): 99-102.
- [5] Roy Chowdhury M, Jia Y L, Jackson A, et al. Analysis of rice blast resistance gene $Pi-z$ in rice germplasm using pathogenicity assays and DNA markers[J]. Euphytica, 2012, 184(1): 35-46.
- [6] 杨杰,杨金欢,王军,等. 稻瘟病抗病基因 $Pita$ 和 Pib 在中国水稻地方品种中的分布[J]. 华北农学报, 2011, 26(3): 1-6.
- [7] 潘晓飏,陈凯,张强,等. 分子标记辅助选育水稻抗白叶枯病和稻瘟病多基因聚合恢复系[J]. 作物学报, 2013, 39(9): 1582-1593.
- [8] Tanksley S D, Young N D, Paterson A H, et al. RFLP mapping in plant breeding: new tools for old science[J]. Nature Biotechnology, 1989, 7: 257-264.
- [9] Conaway-Bormans C A, Marchetti M A, Johnson C W, et al. Molecular markers linked to the blast resistance gene $Pi-z$ in rice for use in marker-assisted selection[J]. Theor Appl Genet, 2003, 107(6): 1014-1020.
- [10] 倪大虎,易成新,李莉,等. 分子标记辅助培育水稻抗白叶枯病和稻瘟病三基因聚合系[J]. 作物学报, 2008, 34(1): 100-105.
- [11] 李锦江,肖友伦,孟秋成,等. 水稻抗稻瘟病和抗白叶枯病基因聚合品系抗性分析[J]. 杂交水稻, 2012, 27(5): 59-66.
- [12] Xiao Wuming, Yang Qiyun, Wang Hui, et al. Identification and fine mapping of a resistance gene to *Magnaporthe oryzae* in a space-induced rice mutant[J]. Molecular Breeding, 2011, 28(3): 303-312.
- [13] 王春连,戚华雄,潘海军,等. 水稻抗白叶枯病基因 $Xa23$ 的 EST 标记及其在分子育种上的利用[J]. 中国农业科学, 2005, 38(10): 1996-2001.
- [14] 章琦,赵炳宇,赵开军,等. 普通野生稻的抗水稻白叶枯病(*Xanthomonas oryzae* pv. *Oryzae*) 新基因 $Xa-23(t)$ 的鉴定和分子标记定位[J]. 作物学报, 2000, 26(5): 536-542.
- [15] 杨祁云,伍尚忠,朱小源,等. 广东稻瘟病菌的遗传宗谱与致病性的关系研究[J]. 植物保护学报, 2000, 27(4): 289-294.
- [16] 曾列先,黄少华,伍尚忠. 广东省水稻白叶枯病菌致病性变异动态研究[J]. 广东农业科学, 2001(3): 40-42.
- [17] 陈深,钟杰,朱小源,等. 新品种绿珍8072和白香占的抗白叶枯病遗传分析及其基因检测[J]. 分子植物育种, 2012, 10(3): 357-362.
- [18] 王金明,林秀云,刘晓梅,等. 分子标记选择水稻抗稻瘟病基因 $Pi40$ 和 Pib 聚合体[J]. 华北农学报, 2012, 27(2): 218-221.
- [19] 郑钊,陈由强,张建福,等. 水稻稻瘟病抗性基因定位、克隆及应用[J]. 分子植物育种, 2009, 7(2): 385-392.
- [20] 杨仕华,程本义,沈伟峰,等. 我国南方稻区杂交水稻育种进展[J]. 杂交水稻, 2004, 19(5): 1-5.
- [21] 潘汝谦,徐大高,纪春艳,等. 杂交稻对稻瘟病和稻白叶枯病的抗性鉴定[J]. 植物保护, 2007, 33(2): 27-29.