

抗稻瘟病水稻资源抗性基因 *Pita*、*Pib*、*Pi9* 以及 *Pikm* 的分布研究

戴小军¹, 杨远柱², 周 亮¹, 梁满中¹, 胡小淳², 陈良碧^{1*}

(1. 湖南师范大学 生命科学学院, 中国湖南 长沙 410081; 2. 隆平高科 亚华种业科学院, 中国湖南 长沙 410119)

摘 要: 利用抗稻瘟病水稻资源品种杂交, 聚合多个抗性基因是培育持久抗稻瘟病水稻新品种的主要育种途径. 利用分子标记技术对水稻抗性资源进行基因型鉴定是分子辅助聚合育种的基础. 通过以亚华种业科学院稻瘟病圃抗病水稻资源为材料, 利用特异性分子标记对 *Pi9*、*Pita*、*Pib* 以及 *Pikm* 基因在水稻抗稻瘟病资源的分布进行了鉴定, 初步建立了抗性基因数据库. 同时对抗性基因及与抗性反应的相关性进行了探讨, 结果表明以 *Pi9* 为主效基因, 同时聚合 *Pita* 和 *Pib* 抗性基因能提高持久抗稻瘟病能力.

关键词: 稻瘟病; 抗性基因; 分子标记; 基因聚合

中图分类号: S332.2

文献标识码: A

文章编号: 1007-7847(2012)04-0340-05

Distribution Research of Blast Resistance Genes *Pita*, *Pib*, *Pi9* and *Pikm* in Blast-Resistant Rice Resources

DAI Xiao-jun¹, YAN Yuan-zhu², ZHOU Liang¹, LIANG Man-zhong¹,
FU Xiao-chun², CHEN Liang-bi^{1*}

(1. College of Life Sciences, Hunan Normal University, Changsha 410081, Hunan, China;

2. Yahua Seeds Science Research Institute, Longping High-tech, Changsha 410119, Hunan, China)

Abstract: Gene pyramiding is an effective approach for the improvement of rice varieties with durable resistance to blast by crossing among some blast-resistant rice varieties. To blast-resistant rice resource, the foundation of marker-assisted selection (MAS) is resistance genotype identification with molecular markers. Some rice cultivars resistant to rice blast were selected by certifying with rice blast plot. Meanwhile, specific molecular markers were used to test the blast resistance genes *Pi9*, *Pita*, *Pib* and *Pikm* in the cultivars and the database contained resistant gene were established initially. Furtherly, the correlation between resistant gene and the disease reactions was discussed, and the result indicated that the durable blast-resistant ability would be improved when *Pi9* was a major gene polymerized with *Pita*, *Pib*.

Key words: rice blast; blast resistance gene; molecular marker; gene pyramiding

(*Life Science Research*, 2012, 16(4): 340~344)

稻瘟病是水稻感染子囊菌后产生的真菌性病害, 是一种世界性的水稻病害, 其危害面积与危害程度已成为水稻持续高产稳产的严重障碍^[1, 2]. 培育和种植抗稻瘟病品种是预防稻瘟病发生最有

效措施, 但由于稻瘟病菌源的多态性和变异性, 抗谱较窄的抗性品种往往在推广数年后抗病性就可能丧失或在一病区高抗的品种在另一病区成为高感品种^[3, 4]. 实践证明, 将多个具有不同抗谱的

收稿日期: 2012-06-28; 修回日期: 2012-07-21

基金项目: 湖南省自然科学基金资助项目 (10JJ3092); 教育部博士点教师基金资助项目 (20094306120005); 国家 863 子课题 (2010AA101305); 湖南省重大攻关科技计划专项(2009FJ1004-1)

作者简介: 戴小军(1976-), 男, 湖南张家界人, 湖南师范大学讲师, 主要从事植物发育与分子生物学; * 通讯作者: 陈良碧(1956-), 男, 湖南沅陵人, 湖南师范大学教授, 博士生导师, 主要从事水稻发育与分子生物学方面的研究, Tel: 0731-88872617, E-mail: chenliangbi@126.com.

稻瘟病抗性基因聚合到同一个品种中,是培育具有持久抗瘟性品种的有效措施之一^[5]。目前,抗稻瘟病基因聚合已经进行了许多工作,并取得一定成果^[6-9]。IR64 等许多持久广谱抗病水稻品种就是含有多个抗性基因。

随着分子标记技术的发展,抗稻瘟病基因已经被定位和克隆了至少 76 个基因,其中 *Pita*、*Pib*、*Pi9* 以及 *Pikm* 基因被克隆,并开发出了特异性分子标记,利用这些标记可以准确快速地从水稻资源中鉴定这些抗性基因^[10-17]。同时这几个基因在我国水稻抗病育种中得到了广泛应用,在许多稻区都仍具有抗病能力,特别是 *Pi9* 基因表现广谱持久抗性。本课题组利用湖南浏阳大围山稻瘟病鉴定圃,已筛选出一大批抗稻瘟病水稻品种资源,但这些抗病资源中究竟含有哪些抗病基因不知,从而制约了具有抗病基因的优良资源的有效利用。本研究拟利用 *Pi9*、*Pita*、*Pib* 以及 *Pikm* 基因的特异性分子标记,对已筛选出的水稻抗病资源材料进行抗稻瘟病基因型分析,鉴定其抗性基因背景,初步建立抗性基因数据库,以期对抗稻瘟病基因分子辅助聚合育种提供帮助。

1 材料与方法

1.1 材料

供试材料为 70 个水稻稻瘟病感抗病品种,包含本课题选育的部分抗性材料和部分主栽品种,以不含抗稻瘟病基因的丽江新团黑谷为对照(表 2)。

1.2 方法

1.2.1 穗瘟鉴定

将供试材料种植于湖南浏阳大围山稻瘟病病圃基地,所有试验材料单株种植,株行距 20 cm×15 cm,每份材料插 2 行,每行 10 株。四周插植稻瘟病诱发品种。在黄熟初期调查病害反应,记载病级,病级记载标准参照农业部(953 号公告-8.4-2007)分级标准,按 0 级无病,1 级抗,3 级中抗,5 级中感,7 级感,9 级高感分级,同一材料一般连续鉴定 2 年,最后根据两年的抗性表现,进行综合评定。

1.2.2 DNA 提取和 PCR 扩增

利用传统 CTAB 法提取 DNA,PCR 引物参照相关文献(表 2),扩增产物在 2% 琼脂糖凝胶中电泳,紫外灯下观察拍照。在相同条件下,每个 DNA 样品重复扩增并电泳检测 2 次以上,以确保扩增结果准确可靠。

1.2.3 数据分析与统计

根据电泳结果,分析 4 个不同抗性基因分子标记检测出的阳性标记,统计供试材料中携带的抗性基因,同时结合抗性反应进行相关性分析。

2 结果

2.1 供试材料穗瘟抗性反应分析

通过稻瘟病病圃连续两年对供试材料穗瘟进行鉴定,等级为高抗 1 级的有 20 个品种,中抗 3 级的有 30 个品种,另外 20 个材料为感病品种,其中有 10 个品种中感 5 级,3 个品种为 7 级感病,另 7 个品种为高感 9 级(表 2)。

2.2 供试材料 4 个抗性基因的鉴定

利用 *Pi9* 基因的特异性显性标记 pB8 对供试材料进行检测,70 个感抗病材料共检测到 10 个品种含 *Pi9* 基因(表 2,图 1),其中有 9 个材料为抗病,1 个品种为感病。

利用 *Pita* 基因的特异性标记 YL155/YL187 对供试材料进行检测,以能扩出 1 042 bp 的品种为含有 *Pita* 基因,70 个材料中有 18 个品种检测到含有 *Pita* 基因(表 1,图 2),其中包括 15 个抗性材料和 3 个中感材料(R111、R58 以及明恢 86)。

利用 *Pib* 基因的特异性标记 Pibdom 对供试材料进行检测,以能扩出 365 bp 的品种为含 *Pib* 基因,供试材料中有 13 个品种检测到含 *Pib* 基因(表 1,图 3),其中包括 10 个抗性品种和 3 个中感品种(R111, R58 以及 R9113)。

Pikm 基因由两个紧密连锁的具有独立功能 NBS-LRR 类基因组成,所以对两个基因分别用引物 Dkm1 和 Dkm2 进行检测,以两对引物都能检

表 1 引物名称及相关序列

Table 1 Name and sequences of specific primers used for PCR

| Primer | Target gene | Primer sequence | Fragment size/bp |
|----------------|-------------|---|------------------|
| PB-8 | <i>Pi9</i> | CCGGACTAAGTACTGGCTTCGATA CCCAATCTCCAATGACCCATAAC | 500 |
| YL155 YL187 | <i>Pita</i> | AGCAGTTATAAGCTAGGCC CTACCAACAAGTTCATCAAA | 1 042 |
| Pibdom | <i>Pib</i> | GAACAATGCCCAAACCTGAGA GGGTCCACATGTCAGTGACC | 365 |
| Dkm1 | <i>Pikm</i> | CTGGAGAGCTTCCGTGTCGAC TCTTCACGACGTCAATGGTGGC | 223 |
| Dkm2 | <i>Pikm</i> | GTTGTTCACCTCCGTATCTACTACGTC TTCCTCCGTGATCTCAGCAACG | 291 |

表 2 供试材料抗性反应及分子标记检测结果

Table 2 Disease reactions and results of molecular marker analysis of plant materials in the study

| No. | Varieties | Panicle blast | <i>Pi9</i> | <i>Pita</i> | <i>Pib</i> | <i>Pikm</i> | Total | No. | Varieties | Panicle blast | <i>Pi9</i> | <i>Pita</i> | <i>Pib</i> | <i>Pikm</i> | Total |
|-----|-------------|---------------|------------|-------------|------------|-------------|-------|-------|-----------|---------------|------------|-------------|------------|-------------|-------|
| 1 | 谷梅四号 | 1 | - | - | - | - | 0 | 36 | TTP | 3 | - | + | - | - | 1 |
| 2 | 3188-1462 | 1 | - | - | - | + | 1 | 37 | 2293-39 | 3 | - | - | - | + | 1 |
| 3 | 2289-768 | 1 | - | - | - | + | 1 | 38 | 中鉴 17 | 3 | - | + | + | - | 2 |
| 4 | 3509-C125 | 1 | + | - | - | + | 2 | 39 | JXY 辐 601 | 3 | - | - | - | + | 1 |
| 5 | L2977 | 1 | + | - | - | + | 2 | 40 | YP06 | 3 | - | - | - | - | 0 |
| 6 | 中组 3 号 | 1 | - | - | - | - | 0 | 41 | 3509-C113 | 3 | - | - | - | + | 1 |
| 7 | 2850-C901 | 1 | + | - | - | + | 2 | 42 | 2963 | 3 | + | - | - | + | 2 |
| 8 | YS236 | 1 | + | - | - | + | 2 | 43 | O5CR190 | 3 | - | - | - | - | 0 |
| 9 | 8WR-34 | 1 | - | + | + | + | 3 | 44 | O8CR584 | 3 | - | - | - | + | 1 |
| 10 | L2537 | 1 | + | - | - | + | 2 | 45 | YY07-5 | 3 | - | - | - | - | 0 |
| 11 | 2684 | 1 | + | - | - | + | 2 | 46 | 3207-997 | 3 | - | - | - | + | 1 |
| 12 | 湘资 3150 | 1 | - | - | - | - | 0 | 47 | 密阳 46 | 3 | - | + | + | - | 2 |
| 13 | IR141 | 1 | - | + | - | + | 2 | 48 | 多系 2 号 | 3 | - | - | - | - | 0 |
| 14 | Poto norada | 1 | - | + | - | - | 1 | 49 | R217 | 3 | - | + | - | - | 1 |
| 15 | L4217-C455 | 1 | - | - | - | + | 1 | 50 | PC1 | 3 | - | - | - | - | 0 |
| 16 | 中组 16 | 1 | + | + | + | - | 3 | 51 | 早优 143 | 5 | - | - | - | + | 2 |
| 17 | Bolon | 1 | - | + | - | + | 2 | 52 | R111 | 5 | - | + | + | - | 2 |
| 18 | L2289-1006 | 1 | - | - | + | + | 2 | 53 | 中鉴 15 | 5 | - | - | - | - | 0 |
| 19 | 2254-803 | 1 | - | - | - | + | 1 | 54 | R58 | 5 | - | + | + | - | 2 |
| 20 | H086 | 1 | - | - | - | - | 0 | 55 | R527 | 5 | - | - | - | - | 0 |
| 21 | 中鉴 12 | 3 | - | - | + | - | 1 | 56 | R228 | 5 | - | - | - | + | 1 |
| 22 | O8CR672 | 3 | - | + | - | - | 1 | 57 | R299 | 5 | + | - | - | - | 1 |
| 23 | 茉莉丝苗 | 3 | - | + | + | - | 2 | 58 | R9113 | 5 | - | - | + | + | 2 |
| 24 | 华占 | 3 | - | - | + | - | 1 | 59 | R998 | 5 | - | - | - | + | 1 |
| 25 | O8CR6 | 3 | - | - | - | - | 0 | 60 | 黄华占 | 5 | - | - | - | - | 0 |
| 26 | 浙农 9906 | 3 | - | + | - | + | 2 | 61 | 9311 | 7 | - | - | - | - | 0 |
| 27 | JXY 中佳早 06 | 3 | - | - | - | + | 1 | 62 | 明恢 86 | 7 | - | + | - | + | 2 |
| 28 | H819-2 | 3 | + | + | - | + | 3 | 63 | R1141 | 7 | - | - | - | - | 0 |
| 29 | 中 94-4 | 3 | - | + | + | + | 3 | 64 | R644 | 9 | - | - | - | + | 1 |
| 30 | 梧农 1 号 | 3 | - | + | - | + | 2 | 65 | R207 | 9 | - | - | - | + | 1 |
| 31 | PC2 | 3 | - | - | - | - | 0 | 66 | R608 | 9 | - | - | - | - | 0 |
| 32 | JXY 中组 7 号 | 3 | - | - | - | + | 1 | 67 | 451-7 | 9 | - | - | - | + | 1 |
| 33 | IR42 | 3 | - | - | + | - | 1 | 68 | R624 | 9 | - | - | - | + | 1 |
| 34 | 华 4 | 3 | - | - | - | + | 1 | 69 | R1128 | 9 | - | - | - | - | 0 |
| 35 | YP08 | 3 | - | - | - | + | 1 | 70 | 丽江 | 9 | - | - | - | - | 0 |
| | | | | | | | | Total | | | 10 | 18 | 13 | 37 | |

注：“+”含该基因；“-”不含该基因。

Notes: “+”indicated the gene were contained; “-” indicated the gene were not contained.

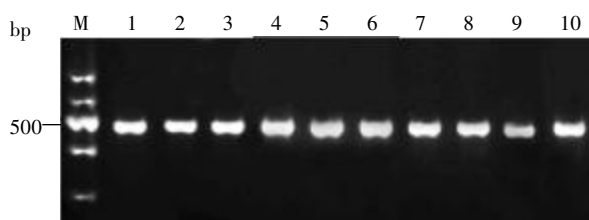


图 1 部分水稻品种抗性基因 *Pi9* 的扩增结果

M: Markers; 1: 3509-c125; 2: L2977; 3: 2850-c901; 4: ys236; 5: L2537; 6: 2684; 7: Zhongzaol16; 8: H819-2; 9: 2963; 10: R299.

Fig.1 PCR amplification of *Pi9* gene in a part of rice cultivars

M: Markers; 1: 3509-c125; 2: L2977; 3: 2850-c901; 4: ys236; 5: L2537; 6: 2684; 7: Zhongzaol16; 8: H819-2; 9: 2963; 10: R299.

测到目的片段 (Dkm1 片段长度 223 bp, Dkm2 片段长度 291 bp) 为含 *Pikm* 基因. 供试材料共检测到 37 个品种含 *Pikm* 基因 (表 1, 图略), 结果表明 *Pikm* 在水稻品种中广泛存在. 部分高感品种如 R624、R207 等也检测到含有 *Pikm* 基因.

2.3 抗性基因分布与抗性反应相关性分析

对 4 个抗性基因在供试材料中的分布与抗性关联分析表明, 70 个水稻材料中含 3 个抗性基因的有 4 个品种, 都表现为抗性水平; 含 2 个抗性基因的材料有 19 个, 其中抗性材料有 15 个, 感病材料 4 个. 4 个感病材料中 *Pikm+Pita* 基因型为 7 级, *Pita+Pib*, *Pikm+Pib* 基因型为 5 级, 表明这几个基因聚合在一起抗性较弱. 含 1 个抗性基因的

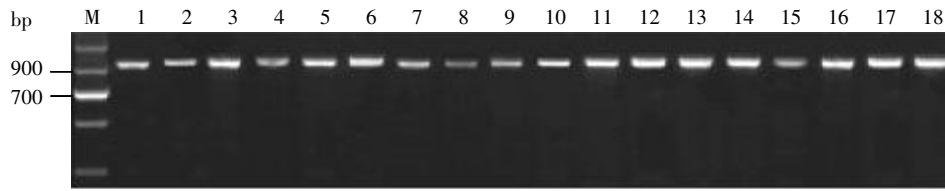


图 2 部分水稻品种抗性基因 *Pita* 的扩增结果

M: Markers; 1: 8WR-34; 2: IR141; 3: POTO NORADA; 4: 中组 16; 5: Bolon; 6: O8CR672; 7: 茉莉丝苗; 8: IR42; 9: H819-2; 10: 中 94-4; 11: 梧农 1 号; 12: TTP; 13: 中鉴 17; 14: 密阳 46; 15: R217; 16: R111; 17: R58; 18: 明恢 86.

Fig.2 PCR amplification of *Pita* gene in a part of rice cultivars

M: Markers; 1: 8WR-34; 2: IR141; 3: POTO NORADA; 4: Zhongzu16; 5: Bolon; 6: O8CR672; 7: Molisimiao; 8: IR42; 9: H819-2; 10: Zhong94-4; 11: Wulong1; 12: TTP; 13: Zhongjian17; 14: Miyang46; 15: R217; 16: R111; 17: R58; 18: Minghui86.

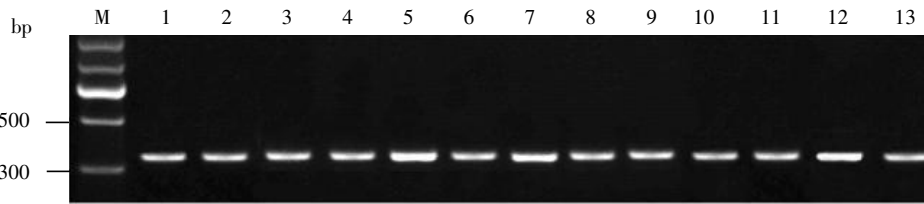


图 3 部分水稻品种抗性基因 *Pib* 的扩增结果

M: Markers; 1: 8WR-34; 2: 中组 16; 3: L2289-1006; 4: 中鉴 12; 5: 茉莉丝苗; 6: 华占; 7: 中 94-4; 8: IR42; 9: 中鉴 17; 10: 密阳 46; 11: R111; 12: R58; 13: R9113.

Fig.3 PCR amplification of *Pib* gene in a part of rice cultivars

M: Markers; 1: 8WR-34; 2: Zhongzu16; 3: L2289-1006; 4: Zhongjian12; 5: Molisimiao; 6: Huazhan; 7: Zhong94-4; 8: IR42; 9: Zhongjian17; 10: Miyang46; 11: R111; 12: R58; 13: R9113.

材料有 29 个, 其中含 *Pi9* 基因的材料有 2 个, 1 个为中抗 3 级, 1 个为中感 5 级, 其抗性在减弱; 含 *Pita* 基因的材料有 4 个, 含 *Pib* 基因的材料 3 个, 都表现为抗性. 但这并不意味着这两个基因抗性水平较高, 而应该是还携带着其他广谱抗性基因, 因为聚合了这两个基因的材料都表现出感病特征. 含 *Pikm* 基因的材料有 20 个, 在 1 级、3 级、5 级、9 级都有分布, 特别是在 4 个高感品种都被检测到, 可见在长期种植中, 其抗性已经逐

渐丧失.

研究也发现在 18 个品种没有携带这 4 个抗性基因, 其中包含 10 个抗性品种, 表明是含有其他广谱抗性基因. 对照品种丽江为公认不含抗性基因水稻, 没有检测到供试抗性基因.

3 讨论

研究表明, 同一品种多个抗性基因的聚合后, 不仅抗谱拓宽, 也提高了对一些生理小种的抗性

表 3 供试材料抗性基因的分布及与抗性反应的相关性

Table 3 Correlation between the genes and disease reactions of plant materials in present study

| Genes contained | No.of plant materials | Grade 1 | Grade 3 | Grade 5 | Grade 7 | Grade 9 |
|--------------------------|-----------------------|---------|---------|---------|---------|---------|
| <i>Pi9</i> | 2 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| <i>Pita</i> | 4 | 1 | 3 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pib</i> | 3 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pikm</i> | 20 | 5 | 9 | 2 | 0 | 4 |
| <i>Pi9+Pita</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pi9+Pib</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pi9+Pikm</i> | 6 | 5 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pita+pib</i> | 6 | 1 | 3 | 2 | 0 | 0 |
| <i>Pita+Pikm</i> | 5 | 2 | 2 | 0 | 1 | 0 |
| <i>Pib+Pikm</i> | 2 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| <i>Pi9+Pita+Pib</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pi9+Pita+Pikm</i> | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pi9+Pib+Pikm</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pita+Pib+Pikm</i> | 2 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pi9+Pita+Pib+Pikm</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

水平,这是因为多基因聚合并不简单地是单个抗病基因的抗谱之间的简单累加,而是抗性基因之间表现为极显著的基因互作^[18]。但进行聚合育种的前提是清楚抗性资源的基因型背景,从而才能有目的性的开展多基因聚合。本研究采用抗性基因的特异性分子标记,可准确快速鉴定是否含有抗性基因。通过分子标记对稻瘟病病圃筛选出的水稻抗病资源抗性基因的分布初步探讨,检测出一大批携带不同抗性基因的水稻品种,初步建立了抗性基因数据库,这在品种选育时聚合不同抗性基因,培育广谱持久抗稻瘟病优良品种打下了良好基础。目前本课题组根据该研究结果,通过分子辅助育种有针对性进行多基因聚合,已经获得携带了3~4个抗性基因的纯合聚合系。

抗性基因 *Pi9*、*Pita*、*Pib*、*Pikm* 等在水稻稻瘟病抗性育种中应用广泛^[10-17],本研究也表明这4个抗性基因在大部分供试材料中都有分布,部分材料聚合了2到3个基因。针对单个基因而言,抗性水平已经表现出逐步减弱的趋势,甚至丧失抗病能力。例如出现了含广谱抗病基因 *Pi9* 的中感材料;*Pikm* 基因在病圃鉴定中已经基本丧失抗性。由此可见加快水稻品种选育中的多基因聚合是目前急需解决的问题。在多基因聚合中,也应注意一些抗性基因的选择,仅仅聚合 *Pita+Pib*、*Pita+Pikm* 以及 *Pib+Pikm* 仍是表现出感病特征,而如果选择以广谱抗病基因 *Pi9* 为主效基因,并聚合 *Pita* 和 *Pib* 抗性基因,则能提高持久抗稻瘟病能力。

本研究部分水稻资源品种没有检测到抗性基因,这一方面是因为本研究只是对少数基因型进行初步鉴定,而大量基因型因缺乏特异性功能标记,不能被检测。这包括已知抗性基因的水稻品种,如谷梅4号含 *Pigm* 基因^[19]、9311含有 *Pi41*^[20] 等。即使在已被检测出含抗性基因的水稻品种中也仍含有其它抗性基因。因此有必要对更多的广谱抗性基因开发出特异性功能标记,全面系统地鉴定抗性基因,建立完整的抗稻瘟病水稻资源抗性基因数据库。另一方面可能是供试水稻材料含有丰富的抗性资源,通过稻瘟病病圃筛选出的部分材料携带有新的还未定位的广谱抗性基因。这就需要在下一步工作中对该抗性基因进行定位或克隆,鉴定出新的抗性基因,对其抗性特点进行分析,并应用于分子育种,促进水稻抗稻瘟病能力的提高。

参考文献(References):

- [1] 沈瑛,朱培良,袁筱萍,等.中国稻瘟病菌的遗传多样性[J].植物病理学报(SHEN Ying, ZHU Pei-liang, YUAN Xiao-ping, et al. Genetic diversity of rice blast fungus in China[J]. Acta Phytopathologica Sinica), 1993, 23(4): 309-313.
- [2] 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(SUN Guo-chang, DU Xin-fa, TAO Rong, et al. Contral tactics and prospect of rice blast research in 21th century[J]. Acta Phytopathologica Sinica), 1998, 28(4): 289-292.
- [3] 孙淑沉,孙国昌.我国稻瘟病研究的现状与展望[J].植保技术与推广(SUN Su-yuan, SUN Guo-chang. Status and prospect on the research of rice blast in China[J]. Plant Protection Technology and Extension), 1996, 16(3): 39-40.
- [4] BAKER B, NAMBRYSKI P, STASKAWICZ B, et al. Signaling in plant microbe interactions[J]. Science, 1997, 276(5313): 726-733.
- [5] HITITALMANI S, PARCO A, MEWT V, et al. Fine mapping and DNA marker-assisted pyramiding of the three major genes for blast resistance in rice[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2000, 100(7): 1121-1128.
- [6] 陈学伟,李仕贵,马玉清,等.水稻抗稻瘟病基因 *Pid(t)*、*Pib*、*Pita* 的聚合及分子标记选择[J].生物工程学报(CHEN Xue-wei, LI Si-gui, MA Yu-qing, et al. Marker-assisted selection and pyramiding for three blast resistance genes, *Pid(t)*, *Pib*, *Pita*, in rice[J]. Chinese Journal of Biotechnology), 2004, 20(5): 708-713.
- [7] 陈红旗,陈宗祥,倪深,等.利用分子标记技术聚合3个稻瘟病基因改良金23B的稻瘟病抗性[J].中国水稻科学(CHEN Hong-qi, CHEN Zong-xiang, NI Shen, et al. Pyramiding three genes with resistance to blast by marker-assisted selection to improve rice blast resistance of Jin23B[J]. Chinese Journal Rice Science), 2008, 22(1): 23-27.
- [8] 王军,杨杰,仲维功,等.利用分子标记辅助选择聚合水稻抗病基因 *Pita*、*Pib* 和 *Stvbi*[J].作物学报(WANG Jun, YANG Jie, ZHONG Wei-gong, et al. Pyramiding resistance gene *Pita*, *Pib* and *Stvbi* by marker-assisted selection in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Acta Agronomica Sinica), 2011, 37(6): 975-981.
- [9] 柳武革,王丰,金素娟,等.利用分子标记辅助选择聚合 *Pi1* 和 *Pi2* 基因改良两系不育系稻瘟病抗性[J].作物学报(LIU Wu-ge, WANG Feng, JIN Su-juan, et al. Improvement of rice blast resistance in TGMS line by pyramiding of *Pi1* and *Pi2* through molecular marker-assisted selection[J]. Acta Agronomica Sinica), 2008, 34(7): 1128-1136.
- [10] JIA Y, WANG Z, ROBERT G, et al. Rice *Pita* gene confers resistance to the maor pathotypes of the rice blast fungus in the United Strtes[J]. Phytopathology, 2004, 94(3): 296-301.
- [11] 王忠华,贾育林,吴殿星,等.水稻抗稻瘟病基因 *Pita* 的分子标记辅助选择[J].作物学报(WANG zhong-hua, JIA Yu-lin, WU Dian-xing, et al. Molecular markers-assisted selection of the rice blast resistance gene *Pita*[J]. Acta Agronomica Sinica), 2004, 30(12): 1259-1265.
- [12] 刘洋,徐培洲,张红宇,等.水稻抗稻瘟病 *Pib* 基因的分子标记辅助选择与应用[J].中国农业科学(LIU Yang, XU Pei-zhou, ZHANG Hong-yu, et al. Marker-assisted selection and application of blast resistant gene *Pib* in rice [J]. Scientia Agricultura Si-nica), 2008, 41(1): 9-14.
- [13] JAI Y, WANG Z, SINGH P. Development of dominant rice blast *Pita* resistance gene markers[J]. Crop Science, 2002, 42(6): 2145-2149.
- [14] WANG X, FJELLSTROM R, JIA Y, et al. Characterization of *Pita* blast resistance gene in an international rice core collection[J]. Plant Breeding, 2010, 129(5): 491-501.
- [15] SHAOHONG Q, GUIFU L, BO Z, et al. The broad-spectrum blast resistance gene *Pi9* encodes a nucleotide-binding site-leucine-rich repeat protein and is a member of a multigene family in rice[J]. Genetics, 2006, 172(6): 1901-1914.