

我国野生稻资源的抗病性鉴定与利用研究进展

云 勇, 韩义胜

(海南省农业科学院粮食作物研究所, 海口 571100)

摘要:野生稻广泛分布于亚洲、非洲、拉丁美洲和澳洲的 77 个国家, 目前公认有 21 个野生种, 我国有 3 个野生种。野生稻具有大量栽培稻目前缺乏的优良特性(基因), 成为栽培稻遗传改良的丰富基因源和重要的物质基础。我国是水稻生产大国, 但白叶枯病、稻瘟病、纹枯病等各种病害一直严重影响着水稻生产。从我国野生稻挖掘和利用抗病材料(基因), 是培育抗病品种的重要途径。本文综述了我国野生稻资源的抗病性鉴定与利用研究进展, 提出了存在的问题和加强研究的建议。

关键词:中国野生稻; 抗病资源; 育种改良

Research Progress on Identifying and Utilizing Disease-resistance Resources in Chinese Wild Rice

YUN Yong, HAN Yi-sheng

(Institute of Food Crop, Hainan Academy of Agricultural Sciences, Haikou 571100)

Abstract: Wild rice distributes widely in 77 countries of the Asia, Africa, Latin America and Australia. It is generally accepted that there are 21 wild rice species in the world, but only 3 in China. Wild rice has a number of elite characteristics (genes) which have been not found in cultivars so far. Wild rice is considered to be a rich gene pool and important basic material for rice genetic improvement. China is a large rice producer, but some diseases such as bacterial blight, blast, sheath blight, have seriously affected rice production. It is an important way for breeding resistant varieties to discover and utilize disease-resistance genes from Chinese wild rice. This paper reviewed the research progress on identifying and utilizing disease-resistance resources in Chinese wild rice. In addition, the present problems and some suggestions on further research were also discussed.

Key words: Chinese wild rice; disease-resistance resources; improvement breeding

水稻是我国最重要的粮食作物之一。近半个世纪以来, 水稻育种取得了长足发展, 但随着育种家对栽培稻品种的长期选育和广泛推广, 品种遗传背景日益狭窄。水稻育种要获得再突破, 必须寻找新的优异基因资源, 增加遗传多样性, 而增加遗传多样性的一个有效途径就是从野生稻资源中发掘有用基因。野生稻是栽培稻的祖先, 是水稻种质资源的重要组成部分, 在亚洲、非洲、美洲、澳洲均有分布, 全世界有 21 个种^[1]。中国有 3 种野生稻, 即普通野生稻 (*Oryza rufipogon*)、药用野生稻 (*Oryza officinalis*) 和疣粒野生稻 (*Oryza meyeriana*)^[2], 以普通野生稻分布最广, 在海南、云南、广东、广西、江西、湖南、福

建和台湾均有分布, 药用野生稻主要分布在海南、云南、广西和广东, 只有海南和云南有疣粒野生稻。

由于野生稻长期处于野生状态, 经受了各种灾害和不良环境的自然选择, 形成了极其丰富的遗传多样性, 从而保存了栽培稻不具有的或已消失的许多优良基因, 特别是抗病虫基因和耐非生物胁迫基因。野生稻是水稻抗病育种重要的物质基础, 从野生稻中挖掘抗病基因是培育抗病品种的重要途径之一。国外野生稻种类较多, 抗病资源丰富, 水稻主要病害均能在野生稻中找到抗性资源。经鉴定, 抗白叶枯病的有短舌野生稻 (*O. breviligulata*)、长蕊野生稻 (*O. longistaminata*)、小粒野生稻 (*O. minuta*)、紧

收稿日期: 2013-08-05 修回日期: 2013-09-25 网络出版日期: 2014-04-08

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20140408.0840.008.html>

基金项目: 海南省科学事业费项目 (10-20407-0007); 公益性行业 (农业) 科研专项经费 (201003021)

第一作者主要从事热带作物种质资源研究。E-mail: yyong-3207@163.com

穗野生稻 (*O. eichingeri*)、澳洲野生稻 (*O. australiensis*)、长护颖野生稻 (*O. longiglumis*)、马来野生稻 (*O. ridleyi*) 和短药野生稻 (*O. brachyantha*)。截至 2013 年,在已报道的 38 个白叶枯病抗性基因中,*Xa21*(已克隆)、*Xa27*(已克隆)、*Xa32(t)* 和 *Xa35(t)* 4 个基因均来源于国外野生稻^[3-4],特别是具有广谱抗性的 *Xa21* 基因,被成功地通过传统杂交技术转入 IR24,培育出携带 *Xa21* 基因的近等基因系 IRBB21、IRBB60 等,已被世界各国广泛应用于抗病育种^[5-6];抗稻瘟病的有尼瓦拉野生稻 (*O. nivara*)、短舌野生稻、长蕊野生稻、小粒野生稻、长护颖野生稻、澳洲野生稻和马来野生稻,截止 2013 年,在已报道的抗稻瘟病 83 个主效基因中,只有 *Pi-9*(已克隆)来源于小粒野生稻,*Pi-40* 来源于澳洲野生稻^[3-4];较高抗和中抗纹枯病的有尼瓦拉野生稻、巴蒂野生稻 (*O. barthii*)、小粒野生稻和宽叶野生稻 (*O. fatifolia*)^[3],但目前尚无相关 QTL 定位和基因克隆的报道。我国野生稻虽然种类不多,

但由于分布范围广,遗传多样性大,在野生稻中仍然可以找到许多水稻主要病害的抗病资源。白叶枯病、稻瘟病、纹枯病和细菌性条斑病是水稻的主要病害,每年都对我国水稻生产造成了严重损失。在国际社会对遗传资源加强保护的背景下,我国加快了野生稻抗病资源的研究和利用,并已取得很大成绩。

1 中国野生稻的抗病资源

1986-2000 年间,在中国农业科学院作物品种资源研究所和中国水稻研究所的主持下,全国水稻科技人员,按统一鉴定标准,系统地对我国野生稻的各种性状(如农艺性状、品质性状、雄性不育性、抗病虫性、耐逆性等)进行鉴定,对我国野生稻资源有利性状有了初步认识。其中,抗病是最重要的性状之一,表现出抗病资源丰富、3 种野生稻各有抗病特性和水稻主要病害均有抗性材料的特点(表 1)^[2]。

表 1 中国野生稻抗病资源

Table 1 Disease-resistance resources of Chinese wild rice

病害 Diseases	抗病野生稻 Resistant wild rice	免疫 Immune	高抗 HR	抗 R	中抗 MR	合计 Total
白叶枯病 Bacterial blight	普通、药用、疣粒野生稻	13	8	188	1131	1340
稻瘟病 Blast	普通、药用、疣粒野生稻	0	16	117	545	678
纹枯病 Sheath blight	普通野生稻	0	0	10	16	26
细菌性条斑病 Bacterial leaf streak	普通野生稻	0	2	0	18	20
合计 Total	—	13	26	315	1710	2064

表中数字代表抗病资源份数

The figures in table 1 represent the accessions of resistant resources, HR: High resistance, R: Resistance, MR: Moderate resistance

1.1 白叶枯病抗性

白叶枯病主要发生在我国南方稻区,野生稻也主要分布在我国南方,这可能是我国野生稻抗白叶枯病资源相对丰富的原因。孙恢鸿等^[7]对广西野生稻资源进行白叶枯病的抗性鉴定,从 1553 份普通野生稻材料中,筛选出 46 个抗至高抗类型,占总数 2.96%;在 199 份药用野生稻种质中,绝大多数属抗至中抗类型。彭绍裘等^[8]对云南省 3 种野生稻进行病害考察,发现疣粒野生稻和药用野生稻对水稻白叶枯病表现出高抗,其中疣粒野生稻的抗性甚至达到免疫水平。潘大建等^[9]采用人工剪叶接种白叶枯病 IV 群菌对 135 份高州野生稻材料进行鉴定,筛选出抗病样本 31 份。李友荣等^[10]对湖南普通野生稻的白叶枯病抗性进行评价,发掘出全生育期抗白叶枯病的种质 6 份。李湘民等^[11]采用人工接种,测定了 222 个东乡野生稻单株对白叶枯病的抗性,发现 37 株和

75 株抗和中抗单株,分别占 16.67% 和 33.78%。

1.2 稻瘟病抗性

稻瘟病是水稻的重要病害,对水稻可造成毁灭性损害,在水稻全生育期均可发生,所以,野生稻稻瘟病抗性资源尤显珍贵。韦燕萍等^[12]对广西普通野生稻和药用野生稻进行了稻瘟病抗性鉴定,在 1500 份普通野生稻中发现 38 份抗病材料,在 113 份药用野生稻中发现 18 份抗病材料。彭绍裘等^[8]对云南省 3 种野生稻进行生态和病害考察,发现疣粒野生稻和药用野生稻对稻瘟病表现为中抗。耿显胜等^[13]对云南野生稻进行稻瘟病鉴定,发现景洪直立型紫秆普通野生稻高抗稻瘟病。吴国昭^[14]和赵美玉^[15]从广东高州野生稻中分离到抑制瘟病菌的化学物质,从生化角度证明了高州野生稻具有稻瘟病抗性。潘大建等^[16]采用苗期人工接种稻瘟病混合菌株,对 108 份高州野生稻材料进行鉴定,筛选出

抗病材料 5 份,利用我国稻瘟病菌 5 个种群 7 个生理小种 22 个菌株对初鉴表现中抗的 4 份材料进行抗谱测定,获得全群抗性频率分别达到 86.36% 和 81.82% 的材料各 1 份。唐清杰等^[17]对海南普通野生稻 41 个居群的 410 份材料进行了 2 年的稻瘟病抗性鉴定,发现 21 份表现高抗,占 5.1%,117 份表现抗,占 28.5%。李友荣等^[10]从湖南普通野生稻发现了 2 份抗稻瘟病的种质。李湘民等^[11]鉴定了 222 个江西省东乡野生稻单株对稻瘟病菌混合菌株的抗性,发现 2 个单株在 2 年混合菌株测定中表现为中抗稻瘟病。

1.3 纹枯病抗性

我国在“八五”期间对 2000 余份普通野生稻进行了纹枯病抗性鉴定,发现了中抗材料 S1001、S3192、S1031、S3304 和 S8153 等^[18],未发现免疫和高抗材料。徐羨明等^[19]经过 3 年重复鉴定 2021 份普通野生稻对纹枯病的抗性,结果发现 25 份中抗材料。至 2012 年,还没有药用野生稻和疣粒野生稻纹枯病抗性资源的报道。

1.4 细菌性条斑病抗性

目前已经从野生稻中筛选鉴定出很多细菌性条斑病抗性资源。岑贞陆等^[20]对 977 份广西野生稻材料进行细菌性条斑病抗性鉴定,获得中抗 37 份、抗性 9 份。黄大辉等^[21]对 1655 份普通野生稻和 31 份药用野生稻进行了细菌性条斑病抗性鉴定,发现在普通野生稻中有 57 份抗病材料,其中 3 级抗性有 31 份,占总数的 1.87%,5 级中抗有 26 份,占总数的 1.57%;在药用野生稻中有 15 份抗病材料,占总数的 48.4%,药用野生稻资源中抗性材料所占比例较大。黄瑞荣等^[22]在 1988、1989 和 2004 年通过对东乡野生稻的抗病性鉴定结果对比分析,确定其对细菌性条斑病的抗性总体表现良好,且与白叶枯病抗性呈显著正相关。徐羨明等^[19]在 1987-1990 年对 2000 多份普通野生稻种质进行了抗病性鉴定,筛选出抗细菌性条斑病种质 32 份。

2 主要病害抗病基因的鉴定与克隆

2.1 抗白叶枯病基因

截至 2013 年 3 月,在已报道的 38 个白叶枯病抗性基因中,有 4 个来源于中国野生稻,分别是 *Xa23*、*Xa29(t)*、*Xa30(t)* 和 *xa32(t)*,目前只有 *Xa23* 被克隆。

Xa23 由章琦等^[23]鉴定,来源于广西普通野生稻的一个全生育期高抗强毒性菲律宾小种 6(P6)的新抗源 RBB16。通过野栽杂交、花培、回交、自交、

目标基因鉴定等手段育成纯合抗病系 H4 和近等基因系 CBB23(轮回亲本为金刚 30),2000 年正式命名为 *Xa23*,定位在水稻第 11 染色体上。潘海军等^[24]用 *Xa23* 的近等基因系(NILs)CBB23 及其感病轮回亲本 G30 构建了包含 2562 个单株的 F_2 作图群体。通过分析 571 个感病单株,找到 2 个新的与 *Xa23* 基因连锁的 SSR 标记 RM187 和 RM206,与 *Xa23* 之间的遗传图距分别为 7.1 cM 和 1.9 cM。*Xa23* 基因的特点是抗谱广,抗菲律宾小种 1~10、中国致病型小种 1~7 和日本小种 1~3 共 20 个国内外白叶枯病鉴别菌株,全生育期抗病,完全显性,抗性遗传传递力强,便于育种选择。王春连^[25]通过寻找与 *Xa23* 紧密连锁的分子标记,并构建 BAC 文库和 Shotgun 文库、进行相应测序和遗传转化,于 2006 年宣布成功克隆了 *Xa23* 基因。BlastX 分析表明,*Xa23* 基因与其他已克隆的植物抗病基因都不同源,说明 *Xa23* 是一类新型的抗病基因。张小红等^[26]对 *Xa23* 的转基因植株进行白叶枯抗性鉴定发现: T_0 植株获得白叶枯抗性,*Xa23* 基因插入位点不同,其抗病程度有明显差异,而且 T_0 植株的抗病程度可以准确、稳定地遗传到 T_1 和 T_2 ;单拷贝转基因植株分离群体的抗感植株分离比接近 3:1,表明转 *Xa23* 基因遵循孟德尔单基因遗传模式。然而,由于专利或其他原因,该基因的编码序列和蛋白产物没有公布,所以抗性蛋白的结构至今未知。

Xa29(t) 由谭光轩等^[27]鉴定,从药用野生稻渗入栽培稻的后代中,培育了抗菲律宾小种 1(PXO61)的水稻株系 B5,然后与籼稻品种明恢 63 杂交,通过单粒传获得了 1 个含有 187 个稳定纯合株系的重组自交系群体(RILs, recombinant inbred lines)。在植株孕穗期的抗白叶枯病鉴定和遗传分析表明,B5 对 1(PXO61)的抗性受控于 1 对显性新基因 *Xa29(t)*。根据 RILs 群体的抗病性表型鉴定数据及分子标记连锁图谱,将 *Xa29(t)* 定位于第 1 染色体短臂的 C904 和 R596 之间。这两个分子标记间遗传距离为 13 cM。该基因对 RILs 群体抗病性变异的贡献率为 52.96%,是 1 个主效基因。

Xa30(t) 由王春连等^[28]鉴定,从 269 份普通野生稻中鉴定出 1 个高抗白叶枯病的新抗源,编号为 Y238,遗传分析证明该抗源含有 1 个显性新基因 *WBB2*,通过杂交和回交,将 *WBB2* 导入栽培稻 JG30 中并成功构建近等基因系 CBB30;金旭炜等^[29]以 JG30/Y238 的 BC_6F_2 群体为定位群体,利用分离集团分析法,借助 SSR 标记和 EST 标记,将 *WBB2* 定

位于水稻第 11 条染色体长臂上,与 EST 标记 C189 的遗传距离为 4.4 cM,并正式将此基因命名为 *Xa30(t)*。

阮辉辉等^[30]利用体细胞杂交技术,获得大量的疣粒野生稻与栽培稻大粒香杂交再生植株,将这些再生植株与栽培稻大粒香回交,构建了 F_2 群体,用广致菌 P6 对亲本和 F_2 群体进行抗病性鉴定,抗感株之比接近 1:3,采用 SSR 分子标记技术,随机选用了覆盖水稻 12 条染色体上的 412 对引物对亲本和 F_2 进行多态性分析,获得 8 对位于第 12 染色体上的 SSR 标记,与 F_2 田间接种检测较符合,最终筛选出水稻抗白叶枯病新基因 *xa32(t)*,并将其最终定位在水稻的第 12 条染色体上,与 RM8216 和 RM20A 的连锁距离分别为 6.9 cM 和 1.7 cM。

2.2 抗稻瘟病基因

截至 2013 年 8 月,已至少报道了 68 个抗稻瘟病位点共 83 个主效基因,有 24 个基因被成功克隆^[4],但是,绝大部分基因均来自栽培稻品种。中国野生稻抗病资源虽然较为丰富,但被定位和克隆的基因很少。耿显胜等^[13]在 2001-2002 年用 8 个代表性稻瘟病菌株对景洪直立型紫秆普通野生稻进行稻瘟病鉴定,发现其高抗稻瘟病,并在 2007 年克隆了抗稻瘟病 *Pi-ta⁺* 等位基因,序列分析发现,与已报道的日本栽培稻社糯 Yashiro-mochi 相应序列间的同源率为 99.86%,与社糯的 *Pi-ta* 基因相比,其编码区有 4 个核苷酸的差异并导致 3 个氨基酸残基的改变,而内含子区域有 6 个核苷酸差异。对该序列进一步分析发现,其推导的氨基酸残基的 918 位为丙氨酸,属于稀有的抗稻瘟病的 *Pi-ta⁺* 等位基因。颜群等^[31]用广西普通野生稻 GX365 与高感稻瘟病的籼稻品种 B40 杂交,然后用 B40 连续回交 5 次,再自交 2 次,获得抗性纯合稳定的抗源材料 RB221,经分子检测和等位性分析发现,RB221 携带一个新的抗稻瘟病主效基因,将其定位在第 2 条染色体上,位于 RM240 和 RM1092 标记之间,与 RM240 的遗传距离为 1.3 cM,与 RM1092 的遗传距离为 2.2 cM,并命名为 *Pi-gx(t)*。

2.3 抗纹枯病和细菌性条斑病基因

至 2010 年,已定位的纹枯病 QTL 有 80 个,但还没有主效基因被精细定位的报道^[32],而且已定位的 QTL 均来源于栽培稻,到目前为止,从野生稻中定位有价值的抗细菌性条斑病 QTL,尚未见报道。

3 我国野生稻抗病资源的育种应用

对我国野生稻抗病资源的育种利用,目前仍以

属于 AA 染色体组的普通野生稻为主,其次为疣粒野生稻;利用效率最高、成果最大的是抗白叶枯病基因;在利用方式上,先以常规的远缘杂交培育含抗病基因的 NILs,以此为供体,以改良品种为受体,通过有性杂交和分子标记辅助选择技术(MAS, marker assisted selection)实现对抗病基因的利用。另一种方式,就是直接以野生稻作改良供体,栽培稻为受体,通过普通杂交和长期系谱选择培育抗病新种质,这种育种方式,往往不是单一的抗性改良,对有利基因的利用带有许多不确定性,而且效率较低。我国早期对野生稻的利用,多数属于这种情况。

3.1 白叶枯病抗性育种

由于 *Xa23* 基因具有抗谱广、抗性强、完全显性和全生育期抗病的特点,所以,在白叶枯病抗性育种上利用频率最高。李进波等^[33]以携带 *Xa23* 的抗病品系 CBB23 为抗源,以优良杂交稻亲本 9311 和 1826 为受体材料,采用杂交和复交,在分离群体中利用与 *Xa23* 紧密连锁的 EST 标记 C189 进行 MAS 育种,并结合农艺性状选择,获得 3 份抗白叶枯的新恢复材料 C6201、C62A71 和 C6531。夏志辉等^[34]以 CBB23 作为基因供体,以感白叶枯病杂交水稻的 3 个骨干亲本培矮 64S、明恢 86 和 C418 作为受体,采用杂交和复交,在分离群体中利用与 *Xa23* 紧密连锁的 SSR 标记 RM206 进行 MAS 育种,并结合田间抗性鉴定和农艺性状选择,在 BC_3F_3 株系中获得 *Xa23* 基因纯合且农艺性状稳定的培矮 64S、明恢 86 和 C418,获得的恢复系或不育系及配制的杂交组合在田间对我国 7 个以及菲律宾 PI 和 P6 白叶枯病生理小种都具有抗性。也有利用 *Xa23* 进行聚合育种的,陈建民等^[35]利用常规回交育种结合 MAS 技术,将来自 C750 的抗白叶枯病基因 *Xa23* 和抗稻瘟病基因 *pi9* 聚合到感病杂交稻恢复系闽恢 3139 中,获得了 4 个双抗稻瘟病和白叶枯病改良系 ZR21-sk1、ZR21-sk2、ZR21-sk3 和 ZR21-sk4,且其遗传背景恢复率达 96% 以上,改良株系所配组合基本保持闽恢 3139 的农艺性状和配合力,可直接应用于生产或作抗性育种亲本。毛钟警等^[36]以携抗褐飞虱基因 *bph20(t)* 背景的材料 BPH54 为供体亲本和抗虫对照,以携抗 *Xa23* 的改良博 A 恢复系为轮回亲本,利用 MAS 技术选育出聚合 *Xa23* 和 *bph20(t)* 基因的纯合植株,已选育出抗白叶枯病和抗褐飞虱且农艺性状优良的恢复系 3 个,分别为 C601、C627 和 C664。

截至 2012 年,还没有将 *Xa29(t)*、*Xa30(t)* 和

xa32(t) 基因应用于育种并培育出通过审定品种的报道,可能是由于这些基因抗性不强或者抗谱较窄的原因,*xa32(t)* 为一隐性基因,更是不易利用。

3.2 其他利用野生稻进行的抗病育种

利用我国野生稻进行稻瘟病、细菌性条斑病和纹枯病的抗病育种报道很少。究其原因,一方面,我国野生稻对这些病害的抗性基因较少,即使有抗病资源,但并非野生稻专有,栽培稻也有很多抗病材料,在育种利用上无需舍近求远;另一方面,即使一些经过自然诱发或接种鉴定的抗病材料,由于没有对其携带的抗病基因精细定位并开发出连锁标记,使得在育种过程中,对分离群体中抗病株的选择比较困难,漏选错选现象多,育种效率低。

4 我国野生稻抗病资源利用的问题和建议

4.1 抗病基因的研究

我国野生稻抗病资源丰富,但是到目前为止,只有白叶枯病研究较为深入,已精细定位了 4 个抗病基因,并开发出相应的连锁标记。其中,*Xa23* 已广泛应用于育种,成功培育出许多抗病品种。但是,对稻瘟病、细菌性条斑病和纹枯病的抗性研究相对滞后,大多停留在初步筛选鉴定的层面上。从理论上说,既然表现出抗病特点,应具有相应的抗病基因,但是,鲜有对我国野生稻稻瘟病、细菌性条斑病和纹枯病抗性基因作区别性鉴定的研究,更不用说精细定位和基因克隆了。在全球对作物种质资源加强保护和封锁的大背景下,必须加快对我国野生稻资源有利基因的充分发掘和深度研究,特别是基因准确鉴定、精细定位、紧密连锁标记或功能标记开发和基因克隆,获得具有自主知识产权的优良抗病基因,为高效利用提供基础。

4.2 抗病基因的转移

我国现有的 3 种野生稻中,普通野生稻属于 AA 染色体组,可以直接通过人工杂交的方式将抗病基因转入栽培稻,培育近等基因系,以此作为抗病基因供体,通过 MAS 技术选育综合性状优良的抗病品种,这是目前利用野生稻抗性基因的主要途径,应用范围最广,成效最大。药用野生稻(CC 染色体组)和疣粒野生稻(GG 染色体组)属于非 AA 染色体组,理论上,形态特征和生理特性比普通野生稻更为丰富,在水稻育种中更具利用价值。但是,由于种间杂交存在着生殖障碍,主要表现为杂交不结实、杂种不育,所以直接通过杂交转育抗病基因存在一些困

难。因此,必须创新有利基因转移途径,例如受精后的幼胚拯救、细胞工程、转基因技术、通过花粉管导入或穗茎注射野生稻 DNA 和 MAS 技术,来克服杂交障碍,提高野生稻抗病基因利用效率。

参考文献

- [1] 陈成斌. 广西野生稻资源研究[M]. 南宁:广西民族出版社, 2005:3
- [2] 张万霞,杨庆文. 中国野生稻收集、鉴定和保存现状[J]. 植物遗传资源学报, 2003, 4(4): 369-373
- [3] 汤圣祥,魏兴华,徐群. 国外对野生稻资源的评价和利用进展[J]. 植物遗传资源学报, 2008, 9(2): 223-229
- [4] 国家水稻数据中心. 基因数据库[J/OL]. [2013-07-15] <http://www.ricedata.cn/gene/>
- [5] Wang G L, Song W Y, Ruan D L, et al. The cloned gene *Xa21* confers resistance to multiple *Xanthomonas oryzae* isolate in transgenic plants[J]. Mol Plant Microbe Interact, 1996, 9: 850-855
- [6] Song W Y, Wang G L, Chen L, et al. A receptor kinase-like protein encoded by the rice disease resistance gene *Xa21*[J]. Science, 1995, 270: 1804-1806
- [7] 孙恢鸿,农秀美,黄福新,等. 广西野生稻资源抗白叶枯病研究[J]. 植物保护学报, 1992, 19(3): 237-241
- [8] 彭绍裘,魏子生,毛昌祥,等. 云南省疣粒野生稻、药用野生稻和普通野生稻多抗性鉴定[J]. 植物病理学报, 1982, 12(4): 58-60
- [9] 潘大建,范芝兰,李晨,等. 广东高州野生稻资源的抗性鉴定[C]//第二届全国野生稻大会论文(摘要)汇编. 海口:气象出版社, 2007:74
- [10] 李友荣,侯小华. 湖南野生稻抗病性评价与种质创新[J]. 湖南农业科学, 2001(6): 14-18
- [11] 李湘民,黄瑞荣,兰波,等. 东乡野生稻种质资源的抗病性研究[J]. 江西农业大学学报, 2006, 28(4): 493-497
- [12] 韦燕萍,黄大辉,陈英之,等. 广西野生稻资源抗稻瘟病材料的鉴定与评价[J]. 中国水稻科学, 2009, 23(4): 433-436
- [13] 耿显胜,杨明攀,黄兴奇,等. 云南景洪直立型普通野生稻抗稻瘟病 *Pi-ta⁺* 等位基因的克隆与分析[J]. 遗传, 2008, 30(1): 109-114
- [14] 吴国昭. 外源信号物质对高州普通野生稻和栽培稻稻瘟病的诱导效应及生理生化机制[D]. 广州:华南农业大学, 2005
- [15] 赵美玉. 高州普通野生稻化感作用的研究[D]. 广州:华南农业大学, 2006
- [16] 潘大建,范芝兰,朱小源,等. 广东高州普通野生稻稻瘟病抗性鉴定[J]. 植物遗传资源学报, 2008, 9(3): 358-361
- [17] 唐清杰,王效宁,云勇,等. 海南普通野生稻稻瘟病的抗性鉴定与评价[J]. 中国野生植物资源, 2010, 29(6): 8-10
- [18] 韩飞,侯立恒. 中国普通野生稻优异基因的研究与利用[J]. 安徽农业科学, 2007, 35(25): 7794-7796
- [19] 徐凌明,曾列先,林壁润,等. 普通野生稻种质资源对纹枯病的抗性鉴定[J]. 植物病理学报, 1992, 22(4): 300
- [20] 岑贞陆,黄思良,李容柏,等. 稻种材料抗细菌性条斑病鉴定[J]. 安徽农业科学, 2007, 35(22): 6850-6851, 6853
- [21] 黄大辉,岑贞陆,刘驰,等. 野生稻细菌性条斑病抗性资源筛选及遗传分析[J]. 植物遗传资源学报, 2008, 9(1): 11-14
- [22] 黄瑞荣,曾小萍. 江西东乡野生稻对三种病害抗性的研究[J]. 作物品种资源, 1990(4): 36-37
- [23] 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
- [24] 潘海军,王春连,赵开军,等. 水稻抗白叶枯病基因 *Xa23* 的 PCR 分子标记定位及辅助选择[J]. 作物学报, 2003, 29(4): 501-507

(下转 482 页)