

施力军, 罗登杰, 赵严, 等. 普通野生稻抗细菌性条斑病基因的遗传分析与定位[J]. 华南农业大学学报, 2019, 40(2): 1-5.
SHI Lijun, LUO Dengjie, ZHAO Yan, et al. Genetic analysis and mapping of bacterial leaf streak resistance genes in *Oryzae rufipogon* Griff[J]. Journal of South China Agricultural University, 2019, 40(2): 1-5.

普通野生稻抗细菌性条斑病基因的遗传分析与定位

施力军^{1,2}, 罗登杰¹, 赵 严¹, 岑贞陆³, 刘 芳¹, 李容柏¹

(1 广西大学 农学院/亚热带农业生物资源保护与利用国家重点实验室, 广西 南宁 530005; 2 广西壮族自治区药用植物园, 广西 南宁 530023; 3 广西农业科学院 微生物研究所, 广西 南宁 530007)

摘要:【目的】挖掘水稻 *Oryza sativa* L. 抗细菌性条斑病 (Bacterial leaf streak, BLS) 主效基因, 为丰富水稻抗病基因资源和培育水稻抗病品种奠定基础。【方法】建立作图群体, 对普通野生稻 *Oryza rufipogon* Griff 抗源 ‘DY19’ 抗 BLS 的基因采用集团分离分析法进行遗传分析, 用 SSR 分子标记对其抗病基因 *bls2* 进行初步定位。【结果】F₂ 群体中抗病与感病单株符合 1:3 的理论分离比例, 说明普通野生稻抗源 ‘DY19’ 的抗 BLS 符合单基因遗传模式, 受 1 对主效隐性基因 *bls2* 控制。初步将该基因定位在第 2 号染色体分子标记 SL03(23 474 851 bp) 与 SL04 (24 484 154 bp) 之间约 4 cM 区域内, 这是一个新的抗 BLS 基因位点。【结论】普通野生稻抗源 ‘DY19’ 对细菌性条斑病的抗性受 1 对新的主效隐性基因 *bls2* 控制, 为进一步的精细定位提供参考。

关键词: 水稻; 细菌性条斑病; 抗病基因; 遗传分析; 基因定位
中图分类号: S511; Q311.1 **文献标志码:** A **文章编号:** 1001-411X(2019)02-0001-05

Genetic analysis and mapping of bacterial leaf streak resistance genes in *Oryzae rufipogon* Griff

SHI Lijun^{1,2}, LUO Dengjie¹, ZHAO Yan¹, CEN Zhenlu³, LIU Fang¹, LI Rongbai¹

(1 College of Agriculture, Guangxi University/State Key Laboratory for Conservation and Utilization of Subtropical Agro-bioresources, Nanning 530005, China; 2 Guangxi Medical Botanical Garden, Nanning 530023, China; 3 Microorganism Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanning 530007, China)

Abstract: 【Objective】To exploit major resistance genes of rice (*Oryza sativa* L.) to bacterial leaf streak (BLS), and provide a basis for enriching rice disease resistant gene resources and breeding resistant cultivars. 【Method】Constructing a mapping population, we conducted genetic analyses of BLS resistance genes in *Oryzae rufipogon* Griff ‘DY19’ using the bulk segregant analysis method, and preliminarily mapped the BLS resistance gene *bls2* through SSR molecular markers. 【Result】The ratio of resistant and susceptible individual plants in F₂ population was in accordance with the theoretical segregation ratio of 1 : 3, which showed that the resistance gene to BLS in *O. rufipogon* ‘DY19’ was consistent with single gene genetic pattern and controlled by one pair of main recessive gene *bls2*. This gene was mapped in a 4 cM region between molecular markers SL03 (23 474 851 bp) and SL04 (24 484 154 bp) on the second chromosome. This locus was a new disease resistance locus. 【Conclusion】The BLS resistance in *O. rufipogon* ‘DY19’ is controlled by one pair of new major recessive gene

bls2. It can provide a reference for further fine mapping.

Key words: rice; bacterial leaf streak; resistant gene; genetic analysis; gene mapping

水稻细菌性条斑病 (Bacterial leaf streak, BLS), 简称水稻细条病, 是世界范围内水稻主要的细菌性病害之一, 由水稻细条病病菌 *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzicola* 感染引起, 该病菌为黄单胞菌属细菌, 革兰阴性菌, 正常生长条件下呈黄色, 端生鞭毛^[1]。水稻细条病是我国南方稻区主要的检疫性病害之一^[2], 在适宜发病区, 水稻细条病感染可造成 15%~25% 的产量损失, 严重发病时损失可达 40%~60%, 是继水稻稻瘟病、水稻纹枯病和水稻白叶枯病之后的第四大病害。水稻细条病于 1918 年在菲律宾的水稻上首次被发现^[3], 1957 年我国广东省发现该病害^[4], 1978 年以来, 该病害一直在广西地区发生流行^[5]。目前水稻细条病防治主要依靠噻唑类杀菌剂, 长期使用危害人类健康, 病原菌容易产生耐药性及突变体。抗性基因是一类具有发展潜力的生物防治因子, 在缺乏有效化学药剂和抗病品种的前提下, 利用水稻本身携带的抗病基因是一种值得探求的细条病防治途径。挖掘水稻抗细条病主效基因, 对丰富水稻抗病基因资源、培育水稻抗性品种具有重要作用。

有关细条病抗性基因的研究, 多集中在对水稻细条病抗性数量性状基因 (Quantitative trait locus, QTL) 定位的研究上, 由于 QTL 效应小且易受环境影响, 导致抗性 QTL 定位和克隆困难。目前已定位了多个抗性 QTL^[6-9], 其中 Xie 等^[7]将 QTL 基因 *qBlsr5a* 精细定位到 30 kb 范围内, 并推测 *LOC_Os05g01710* 是最可能的候选基因。Chen 等^[8]采用 2 个 F₂ 分离群体在 ‘Dular’ 的第 11 号染色体上定位了 1 个抗性主效 QTL *qBlsr-11-1*。郑景生等^[9]以中抗品种 ‘明恢 86’ 和高抗品种 ‘佳辐占’ 构建 F₂ 群体, 在第 2 号染色体的 RM279~RM154 之间检测到 1 个抗性 QTL。主效基因控制的质量抗性遗传基础相对简单, 效应大, 一旦被鉴定, 更有望在基因克隆和功能研究上取得突破。Triplett 等^[10]在遗传水稻 (Heirloom rice) 品种 ‘Carolina Gold Select’ 中鉴定了 1 个显性抗性基因 *Xo1*, 定位于第 4 号染色体长臂 1.09 Mb 范围内。He 等^[11]将 1 个来自广西普通野生稻 *Oryzae rufipogon* Griff 材料 ‘DP3’ 的抗细条病基因 *bls1* 定位于第 6 号染色体 RM587 与 RM510 之间 4 cM 的范围内。

基于现有的研究基础, 本试验以高抗性、稳定的普通野生稻抗性资源 ‘DY19’ 为父本、‘9311’ 为母本, 构建分离群体进行抗性遗传特性分析, 利用集团分离分析 (Bulked segregant analysis, BSA) 法和连锁分析研究普通野生稻抗性基因的分子标记和连锁群的初步定位, 以期水稻抗细条病抗性基因的进一步精细定位、克隆及抗性育种奠定基础。

1 材料与方法

1.1 材料

抗源材料 ‘DY19’, 为广西大学亚热带农业生物资源保护与利用国家重点实验室野生稻课题组 (以下简称: 本课题组) 保存的广西普通野生稻, 全生育期高抗细条病, 用作抗病亲本。籼稻品种 ‘9311’, 由中国水稻研究所提供, 全生育期高感细条病, 用作感病亲本。

广西优势致病型水稻细条病菌株 JZ28, 由广西农业科学院微生物研究所提供。

1.2 群体构建

试验在广西大学农学院科学研究试验基地进行。‘DY19’ (父本) 与 ‘9311’ (母本) 杂交获得 F₁, F₁ 自交获得 F₂ 用作抗性遗传分析。F₁ 连续与 ‘9311’ 回交 (轮回亲本), 每次均通过后代接种细条病菌进行鉴定 (如出现抗感分离即为携带抗性基因植株), 每次均选择携带抗性基因的植株进行回交, 获得 BC₃F₂。分别种植亲本、F₁、BC₁、F₂ 及 BC₃F₂ 群体, 株行距为 20 cm×20 cm, 每行种 5 株, 亲本、F₁、BC₁ 各种 15 株, F₂ 和 BC₃F₂ 各种 409 和 265 株。整个生育期保持浅水灌溉, 其他管理措施按常规田间管理进行。

1.3 菌株接种

在水稻分蘖盛期进行接种, 参照岑贞陆等^[12]的针刺法, 稍作改进。把 2 根大头针插进橡皮胶中 (2 个针头距离约 0.8 cm, 针头露出约 0.5 cm); 把吸足菌液的无菌海绵 (大小与培养皿内空间相当) 置于培养皿内, 将水稻叶片的接种部位平置于海绵碟上, 用带橡皮胶的大头针针头刺穿水稻叶片后 (注意让针刺在水稻叶片中脉两侧), 再借用大头针上的橡皮胶顺势带着叶片挤压海绵至挤出菌液; 在接种过程中不定时地给海绵补充菌液, 每株材料接种 2 片新生、完全展开叶片。接种时若温度过高要注

意遮阴或选择阴天接种, 以防病菌侵染失败。

1.4 抗性鉴定

参考农秀美等^[13]的方法。在接种 20 d 后进行病情调查, 每株测量长度最长的 2 个病斑, 取平均值作为单株的抗性指标。以病斑长度 1.5 cm 作为抗、感分界线, 抗病鉴定标准: 免疫 (I), 伤口无症状或仅有褐点; 高抗 (HR), 病斑长度 0.1~0.5 cm; 抗 (R), 病斑长度 0.6~1.0 cm; 中抗 (MR), 病斑长度 1.1~1.5 cm; 感病 (S), 病斑长度 1.6~2.5 cm; 高感 (HS): 病斑长度大于 2.5 cm。

1.5 基因池构建及 DNA 提取

在 F₂ 群体中, 选取极端抗病 (HR) 和极端感病 (HS) 类型的单株各 10 株, 每株取嫩叶 100 mg, 用 CTAB 法提取 DNA, 分别混合成抗病基因池和感病基因池。

1.6 SSR 标记

SSR 引物由上海生工生物工程技术有限公司合成。PCR 反应采用 10 μL 反应体系, 含 10× PCR Buffer(含 MgCl₂) 1.0 μL、2.5 mmol·L⁻¹ dNTPs 0.2 μL、dd H₂O 7.1 μL、10 μmol·L⁻¹ 引物 0.6 μL、模板 DNA 1.0 μL、5 U·μL⁻¹ *Taq* DNA 聚合酶 0.1 μL。PCR 反应程序: 95 °C 预变性 5 min; 95 °C 变性 30 s, 55~62 °C (依据引物两段互补的碱基序列解链

50% 时的温度调整) 退火 30 s, 72 °C 延伸 30 s, 35 个循环; 72 °C 延伸 5 min, 4 °C 保存。PCR 产物经 80 g·L⁻¹ 聚丙烯酰胺变性凝胶电泳分离, 快速银染后观察。

1.7 遗传图谱构建及基因定位

用均匀分布于水稻 12 条染色体的 680 对 SSR 引物对 ‘9311’ 和 ‘DY19’ 进行亲本多态性筛选, 然后用在两亲本间表现出多态性的引物对抗病基因池和感病基因池进行扩增, 再用在抗、感病基因池间检测到多态性的引物对定位群体的单株进行基因检测。根据基因型, 用软件 JoinMap 3.0 绘制标记的连锁图谱, 根据重组单株基因型进行抗性基因初步定位。

2 结果与分析

2.1 抗源 ‘DY19’ 对细菌性条斑病的抗性表现

以抗源 ‘DY19’ 为父本与感病籼稻品种 ‘9311’ 杂交和回交, 用广西强致病力细条病菌株 JZ28 对亲本及杂交和回交后代进行抗性鉴定。结果 (表 1) 表明, 所有 F₁ 和 BC₁ 植株对细条病的病情指数均为 S~HS 级, 表现为感至高感, 未发现抗病植株, 说明 ‘DY19’ 控制水稻抗细条病的基因为隐性遗传。

表 1 亲本及杂交和回交后代对细菌性条斑病菌株 JZ28 的抗性反应

Table 1 Resistance reaction of parents and their cross and backcross progenies to bacterial leaf streak strain JZ28							
材料 Material	总株数 Total plant number	各病情指数的材料份数 Plant number with different disease indexes					
		0(I)	1(HR)	3(R)	5(MR)	7(S)	9(HS)
9311	15	0	0	0	0	0	15
DY19	15	0	15	0	0	0	0
F ₁	15	0	0	0	0	1	14
BC ₁	15	0	0	0	0	1	14

2.2 抗性的遗传分析

通过对 F₂ 群体 (409 株) 病斑长度的调查, 以病斑长度 1.5 cm 为分界点, 抗病和感病单株数分别为 112 和 297 株, 经卡平方检验, 抗 (R)、感 (S) 分离符合 1:3($\chi^2=1.24<\chi^2_{0.05}=2.84$) 的单基因遗传分离理论比率。结合 F₁ 和 BC₁ 代的抗性表现, 说明 ‘DY19’ 在水稻分蘖期对细条病的抗性由 1 对隐性主效基因控制, 命名为 *bls2*。

2.3 抗性基因的初步定位

选取均匀分布于水稻 12 条染色体上的 680 对 SSR 引物对亲本 ‘DY19’ 和 ‘9311’ 进行多态性检测, 筛选到 261 对在亲本间具多态性的引物, 平均多态率为 38.38%。以抗、感病基因池 DNA 为

PCR 模板, 用筛选获得的 261 对多态性标记进行 PCR 扩增反应, 获得 1 个在抗、感病基因池之间具有多态性的引物 RM13630。

进一步根据 GRAMENE 网站公布的水稻 SSR 标记信息, 在 RM13630 上、下游 5 M 的范围内设计合成了 25 个 SSR 标记, 从中筛选出 4 个具有多态性的标记 RM5427、RM13514、RM13638 和 RM1367(引物序列见表 2)。这 5 个分子标记都与抗细条病基因存在不同程度的连锁关系, 用筛选到的 5 对多态性引物分别对 F₂ 分离单株的基因型和表型进行分析, 利用 JoinMap 3.0 构建遗传连锁图。结果表明, 抗细条病基因 *bls2* 位于第 2 条染色体区段 RM13514 与 RM13630 之间约 12 cM 范围内。

表 2 用于 *bls2* 标记的 SSR 引物序列
Table 2 SSR primer sequences used for *bls2* mapping

引物名称 Primer name	上游引物 Forward primer (5'→3')	下游引物 Reverse primer (5'→3')
RM5427	TGCTGTTGACACTTGACAGGTAGC	CACAATTATTGCGGCTCATCG
RM13514	ATCTGATGATGGCCACGACAGTAACG	TGATCTGATCCCGTATTCCCATGC
SL02	CTTGTTGGACGACGAGGTAT	AACAGAGTAGGGAGGAGGAG
SL03	GCAAATTCCTCTGTTCTGTG	ACTTGCAAAGCAAATTCTGT
SL04	TAAAAGTGGAGTCATCCGTC	GAGAATGGGTTGTGGATTAG
RM13630	GCCGCTGATCTCTTACCTGTTACGG	GTGCTTCGGCACAGGTCAATGC
RM13638	CGTCAACTGACTGGTCCCCTACTGC	CTTGGGCCCCACCTGTCATACCC
RM1367	CGCTGCTACTCTAGCTGCTACC	CATGCATGTGTGTACGTAGGATCG

随后,利用 *bls2* 两侧分子标记 RM13514 和 RM13630,对 BC₃F₂ 群体 (共 265 个单株) 中 61 株抗病单株进行分子标记检测,分别筛选到 16 和 5 株重组单株。对位于 RM13514 与 RM13630 之间的 20 对 SSR 标记进行多态性筛选,共获得 3 对具有多态性的标记 SL02、SL03 和 SL04(引物序列见表 2)。利用这 3 对标记进一步对上述的 21 株重组单株进行分析,最终将 *bls2* 定位在水稻第 2 条染色体标记 SL03 与 SL04 之间 4 cM 的范围内 (图 1)。

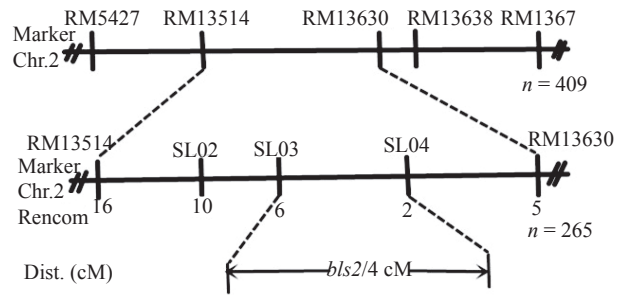


图 1 *bls2* 在第 2 条染色体上的连锁图谱
Fig. 1 Linkage map of *bls2* on the second chromosome of rice

3 讨论与结论

3.1 水稻细菌性条斑病抗性基因的遗传规律

普通野生稻是水稻的祖先,其在野生环境中经过漫长的自然选择,在抗病虫害方面保持着多种优良抗性基因。面对如今育种中出现的基因库狭窄的问题,发掘野生稻的细条病抗性资源,利用野生稻的抗病基因对种质创新有十分重要的意义。关于水稻细条病抗性遗传规律的研究,最初 Khush^[14]认为细条病抗性属于数量性状。何月秋等^[15]用 9 个恢复系和 7 个不育系组配了 13 个杂交组合,认为水稻对细条病的抗性由 1~2 对显性主效基因控制。张红

生等^[16]研究表明,‘IR36’对细条病的抗性由 1 对隐性主效基因控制,‘Dular’、‘IR26’和 ‘IR1545-339’的抗病性均由 1 对显性基因控制。周明华等^[17]用细条病菌株 Rs105 接种 ‘BJ1’、 ‘IR36’ 不同世代群体,根据其抗、感病反应推断, ‘BJ1’ 对细条病的抗性由 1 对显性基因控制; ‘IR36’ 的抗性则由 2 对隐性基因控制。徐建龙等^[18]分析了 ‘Hashikalmi’、 ‘Dular’ 和 ‘OIRBBN44’ 这 3 个抗源对细条病的抗性遗传,发现他们对细条病 S-103 菌株存在 4 个不同的抗性基因,暗示水稻细条病抗性基因存在多个基因位点。黄大辉等^[19]通过对 ‘DP3’ 与 ‘9311’ 杂交的 F₂ 群体分析发现,水稻细条病抗感植株的分离比符合 1:15 的比例,表明 ‘DP3’ 的抗性由 2 对隐性重叠作用基因控制。贺文爱等^[20]认为,广西普通野生稻 ‘DY3’、 ‘DY17’、 ‘DY20’ 的细条病抗性由 2 对隐性抗性基因控制, ‘DY16’ 的抗性由 1 对隐性抗性基因控制。郑景生等^[9]认为水稻对细条病的抗性属于微效多基因控制的数量遗传。邹丽芳等^[21]从 ‘Xooc’ 中获得 2 个 avBs3r/PthA 家族基因克隆,证实水稻对细条病的抗性可能是受主效基因控制。本试验用 1 份普通野生稻高抗源 ‘DY19’, 采用 BC₃F₂ 分离群体结合 BSA 法进行了研究,结果表明细条病抗性是受 1 对隐性主效基因控制;结合前人研究结果证实不同抗源材料存在不同的抗病遗传机制,说明水稻资源控制细条病的遗传机制是多样化的。

3.2 水稻细菌性条斑病抗性位点的定位

到目前为止,相关文献报道共检测到 19 个水稻细条病抗性 QTLs,分布在水稻的 8 条染色体上,其中来自水稻第 3、5、11 号染色体的抗性 QTLs 被多次检测到,然而这些 QTLs 绝大多数还处于初步

定位阶段。由于每个 QTL 的效应小且易受环境影响, 导致抗性 QTL 定位和克隆困难。主基因控制的质量抗性遗传基础相对简单, 效应大, 一旦被鉴定, 更有望在基因克隆和功能研究上取得突破。目前对水稻细条病抗性主基因的研究大多仅限于遗传分析, 鲜见定位报道。Triplett 等^[10]在美国遗传水稻 (Heirloom rice) 品种 ‘Carolina Gold Select’ 中鉴定了 1 个显性抗性基因 *Xo1*, 对非洲分离的细条病生理小种表达完全抗性, 该基因被定位于第 4 号染色体长臂 1.09 Mb 范围内, 但是该基因对亚洲细条病生理小种表现感病。本课题组前期以 1 份高抗性普通野生稻材料与测序品种 ‘9311’ 构建了连续回交群体 BC₂F₂, 将 1 个主效隐性抗性基因 *bls1* 定位在第 6 号染色体 4 cM 范围内^[11]。这是唯一报道的对亚洲细条病菌具有抗性的主基因定位。本研究选择均匀分布于水稻 12 条染色体的 680 对 SSR 引物对抗病亲本 ‘DY19’ 和感病亲本 ‘9311’ 进行多态性检测, 筛选得到 261 对在两亲本间具有多态性的 SSR 引物, 将主基因 *bls2* 初步定位于第 2 号染色体 SL03 与 SL04 之间 4 cM 范围内, 这是 1 个新的抗性基因。该基因的发现为水稻抗细条病基因的精细定位、克隆及阐明由主基因介导的抗性调控机制提供了有利的资源条件。

参考文献:

[1] 方中达, 任欣正, 陈泰英, 等. 水稻白叶枯病及条斑病和李氏禾条斑病原细菌的比较研究[J]. 植物病理学报, 1957, 3(2): 99-124.

[2] NIÑO-LIU D O, RONALD P, BOGDANOVE A. *Xanthomonas oryzae* pathovars: Model pathogens of a model crop[J]. Mol Plant Pathol, 2006, 7(5): 303-324.

[3] OU S, NUQUE F, BANGDONG J. Relation between qualitative and quantitative resistance to rice blast (*Pyricularia oryzae*, fungus diseases)[J]. Phytopathology, 1975, 65(11): 155-158.

[4] 张荣胜, 陈志谊, 刘永锋. 水稻细菌性条斑病研究进展[J]. 江苏农业学报, 2014, 30(4): 901-908.

[5] 孙乃昌. 南宁地区一九七八年晚稻细菌性条斑病发生情况调查[J]. 广西农业科学, 1979(2): 32-33.

[6] TANG D, WU W, LI W, et al. Mapping of QTLs conferring resistance to bacterial leaf streak in rice[J]. Theor Appl Genet, 2000, 101(1/2): 286-291.

[7] XIE X, CHEN Z, CAO J, et al. Toward the positional cloning of *qBlSr5a*, a QTL underlying resistance to bac-

terial leaf streak, using overlapping sub-CSSLs in rice[J]. PLoS One, 2014, 9(4): e95751.

[8] CHEN C H, ZHENG W, HUANG X M, et al. Major QTL conferring resistance to rice bacterial leaf streak[J]. Agric Sci China, 2006, 5(3): 216-220.

[9] 郑景生, 李义珍, 方宣钧. 水稻第 2 染色体上细菌性条斑病抗性 QTL 的检测[J]. 中国农业科学, 2005, 38(9): 1923-1925.

[10] TRIPLETT L R, COHEN S P, HEFFELFINGER C, et al. A resistance locus in the American heirloom rice variety Carolina Gold Select is triggered by TAL effectors with diverse predicted targets and is effective against African strains of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzicola*[J]. Plant J, 2016, 87(5): 472-483.

[11] HE W A, HUANG D H, LI R B, et al. Identification of a resistance gene *bls1* to bacterial leaf streak in wild rice *Oryza rufipogon* Griff[J]. J Integr Agric, 2012, 11(6): 962-969.

[12] 岑贞陆, 黄思良, 李容柏, 等. 稻种材料抗细菌性条斑病性鉴定[J]. 安徽农业科学, 2007, 35(22): 6850-6851.

[13] 农秀美, 廖恒登, 刘志明, 等. 广西水稻细菌性条斑病菌致病力分化研究初报[J]. 西南农业学报, 1994(4): 94-97.

[14] KHUSH G S. The genetic basis of epidemics in agriculture[M]. New York: New York Academy of Sciences, 1977: 296.

[15] 何月秋, 文艳华, 黄瑞荣, 等. 杂交水稻对细菌性条斑病抗性遗传研究[J]. 江西农业大学学报, 1994, 16(1): 62-65.

[16] 张红生, 陆志强, 朱立宏. 四个籼稻品种对细菌性条斑病的抗性遗传研究[J]. 中国水稻科学, 1996, 10(4): 193-196.

[17] 周明华, 许志刚, 粟寒, 等. 两个籼稻品种对水稻细菌性条斑病抗性遗传的研究[J]. 南京农业大学学报, 1999, 22(4): 27-29.

[18] 徐建龙, 王汉荣, 林貽滋, 等. 水稻细菌性条斑病和白叶枯病抗性遗传研究[J]. 遗传学报, 1997, 24(4): 330-335.

[19] 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.

[20] 贺文爱, 黄大辉, 刘驰, 等. 普通野生稻抗源对细菌性条斑病的抗性遗传分析[J]. 植物病理学报, 2010, 40(2): 180-185.

[21] 邹丽芳, 陈功友, 武晓敏, 等. 中国水稻条斑病细菌 *avrBs3/PthA* 家族基因的克隆和序列分析[J]. 中国农业科学, 2005, 38(5): 929-935.

【责任编辑 李庆玲, 周志红】