

**RICE BREEDING FOR IMPROVING
RESISTANCE TO BLAST AND STEM
BORER IN HEILONGJIANG PROVINCE**

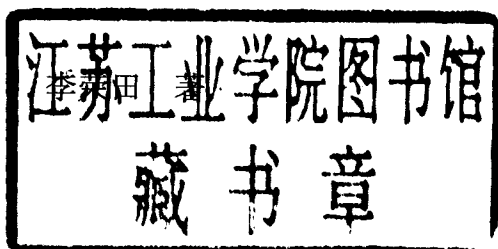
寒区水稻 抗病抗虫分子育种

李荣田 著

黑龙江科学技术出版社

寒区水稻抗病抗虫 分子育种

RICE BREEDING FOR IMPROVING RESISTANCE TO
BLAST AND STEM BORER IN HEILONGJIANG PROVINCE



黑龙江科学技术出版社

中国·哈尔滨

图书在版编目 (CIP) 数据

寒区水稻抗病抗虫分子育种/李荣田著. —哈尔滨:
黑龙江科学技术出版社, 2008.12
ISBN 978-7-5388-5898-3

I. 寒... II. 李... III. 水稻-抗性(育种)
IV. S511.034

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2008) 第 050369 号

责任编辑 常瀛莲
封面设计 刘 洋

寒区水稻抗病抗虫分子育种

RICE BREEDING FOR IMPROVING RESISTANCE TO BLAST
AND STEM BORER IN HEILONGJIANG PROVINCE

李荣田 著

出 版 黑龙江科学技术出版社

(150001 哈尔滨市南岗区湘江路 77 号)

电话 (0451) 53642106 电传 53642143 (发行部)

印 刷 黑龙江龙新印刷有限公司

发 行 黑龙江科学技术出版社

开 本 850×1168 1/32

印 张 6.875

字 数 160 000

版 次 2008 年 12 月第 1 版·2008 年 12 月第 1 次印刷

印 数 1-1 000

书 号 ISBN 978-7-5388-5898-3/S·738

定 价 25.00 元

前 言

位于祖国最北部的黑龙江省属于寒地稻作区，是世界水稻栽培的北限，水稻种植时间仅有百余年历史。1984 年，黑龙江水稻种植面积约 27 万 hm^2 ，是一个影响很小的作物。20 世纪 80 年代中期，随着稻作技术的进步、生产关系的变革和市场的拉动，寒区水稻面积快速发展。1994 年，黑龙江水稻面积达到约 73 万 hm^2 ，成为主要粮食作物之一。20 世纪 90 年代，寒区水稻平均每年以 4.7 万 hm^2 的速度递增，2000 年达到 160 万 hm^2 。进入 21 世纪，由于东北大米优质特性被市场广泛认可，种植水稻经济效益高，水稻种植面积继续大幅度增加，2008 年已经高达 247 万 hm^2 左右。目前，水稻已经成为黑龙江省重要的粮食作物，总产和单产居粮食作物之首。寒区水稻面积发展过程表明，近 90% 稻区种稻时间只有 20 多年，近 70% 稻区种稻历史只有 10 多年，相当一部分农民种稻水平低，对水稻品种要求较高。生产上防御病、虫、低温等自然灾害，基本依赖于品种自身的遗传性。

稻瘟病是寒区水稻生产中主要病害，每年都因为稻瘟病危害而造成较大损失。黑龙江省开始开发种稻时的品种是从日本直接引进的。中华人民共和国成立以后，从伪满州国遗存的稻种资源中经过整理、系选，形成了一些品种，供生产使用。20 世纪 80 年代中期水稻面积快速发展以后，黑龙江省水稻生产中使用的品种大部分是通过品种间杂交培育成功的，这些品种基本具有日本水稻血缘，遗传基础比较狭窄。同时，生产中仍然有部分品种直接引自于日本。2008 年，种植面积最大品种是引自日本北海道的空育 131，达到 60 万 hm^2 。由于品种单一，育种种质资源狭窄，寒区水稻品种抗稻瘟病性弱。新育成品种，生产上利用 2 年

或3年就因为稻瘟病危害而不能继续应用。黑龙江水稻抗稻瘟病育种,急需拓宽遗传资源,引进籼稻抗稻瘟病基因,培育广谱、高抗、持久的抗稻瘟病品种。黑龙江水稻生态型属于早粳稻,利用常规育种方法从籼稻向粳稻转移基因,常常会出现基因丢失、连锁累赘等现象,制约着籼稻源抗稻瘟病基因在寒区水稻育种中的有效利用。分子标记辅助选择(MAS),可以有效克服基因转移过程中基因丢失和连锁累赘等问题,已经被广泛应用于作物抗病育种。

以前,寒区水稻害虫只有潜叶蝇和负泥虫等,种类很少,危害很轻,基本不用药剂防治。这可能和黑龙江省冬季漫长而寒冷、水稻种植时间短、水稻种植面积小等有关。现在,随着全球变暖趋势加剧,水稻面积迅速发展,黑龙江省原来生产上不存在的螟虫危害开始出现。1998年在五常市稻田首次发现二化螟以来,螟虫危害快速蔓延,逐年加重。2007年不完全统计,黑龙江省形成螟虫危害的水稻面积达到30万 hm^2 。螟虫成为制约寒区水稻生产稳定和发展的因素之一。在栽培稻物种内还没有发现抗螟虫的基因资源,培育寒区抗螟虫水稻品种,需要从其他物种挖掘、利用抗虫基因。常规育种基因交流仅限于物种内。基因工程培育转基因品种,可以有效地打破物种间界限,实现物种间基因交流。

分子标记辅助选择(MAS)、植物转基因技术和基因组辅助育种等分子育种理论和技术的发展及应用,为培育寒区抗稻瘟病和抗螟虫水稻品种提供了新的有效手段。几年来,笔者及其研发团队应用MAS技术,将早籼稻BL6中的广谱、高抗稻瘟病基因*Pi1*和*Pi2*导入空育131等黑龙江水稻品种中,培育出了寒区抗稻瘟病水稻品系;利用农杆菌介导法,实现了第二代抗虫基因*cry2A**和*cry1C**对水稻品种空育131的遗传转化,创造了寒区抗螟虫转基因水稻材料。寒区水稻分子育种还处于起步阶段,将自己这几年的部分研究工作整理成书,成功的经验和同行共

享，走弯路的教训供同行借鉴，这有利于寒区水稻育种水平的提升。

本书研究工作受黑龙江省科技厅攻关项目“利用分子标记辅助选择技术培育寒区水稻抗稻瘟病品种（GA06B103-5）”资助，研究生杨帆、王薇、于滔、李洪亮、郭艳丽和徐丹等同学在实验实施过程中付出了心血和汗水。在此，向有关机构和人员，致以真诚的谢意！

李荣田

于黑龙江大学生命科学学院

2008 年 12 月 1 日

目 录

第 1 章 利用 MAS 技术培育寒区抗瘟水稻品种空育 131
($Pi1/Pi2$) ——受体亲本和供体亲本杂交 F_1 代
及回交 BC_1 代鉴定选择

第 1 节 绪论	(1)
一、稻瘟病研究进展	(1)
二、分子标记技术在水稻育种上的应用	(8)
三、本研究目的与意义	(18)
第 2 节 材料与方法	(19)
一、水稻材料	(19)
二、稻瘟病菌菌株	(19)
三、SSR 分子标记	(20)
四、试剂及其来源	(25)
五、主要仪器	(25)
六、主要缓冲液及试剂配制	(26)
七、SSR 分析	(28)
八、MAS 培育水稻品系空育 131 ($Pi1/Pi2$) 实施 方案	(32)
九、水稻抗稻瘟病鉴定	(32)
第 3 节 结果与分析	(34)
一、前景选择双亲多态性 SSR 标记筛选	(34)
二、背景选择双亲多态性 SSR 标记筛选	(35)
三、空育 131 × BL6 的 F_1 代真伪杂种鉴别	(37)
四、(空育 131 × BL6) × 空育 131 的 BC_1F_1 代前景 选择	(38)
五、(空育 131 × BL6) × 空育 131 的 BC_1F_1 代背景	

选择	(39)
六、空育 131 和 BL6 及 BC ₁ F ₁ 代入选植株稻瘟病 抗性鉴定	(41)
第 4 节 讨论	(41)
一、基于 MAS 技术的寒区水稻抗稻瘟病育种意义 ..	(41)
二、利用 MAS 技术培育水稻空育 131 (<i>Pi1/Pi2</i>) 的 前景选择	(43)
三、利用 MAS 技术培育水稻空育 131 (<i>Pi1/Pi2</i>) 的 背景选择	(44)
四、简化 MAS 技术培育水稻品种程序的设想	(45)
第 5 节 结论	(46)
参考文献	(47)
第 2 章 利用 MAS 技术培育寒区抗瘟水稻品种空育 131 (<i>Pi1/Pi2</i>) ——受体亲本和供体亲本回交 BC ₂ 代 及 BC ₃ 代鉴定选择	
第 1 节 绪论	(57)
一、稻瘟病研究进展	(57)
二、分子标记辅助选择 (MAS) 技术	(60)
三、稻瘟病抗性基因的分子标记定位	(65)
四、本研究目的与意义	(68)
第 2 节 材料与方法	(69)
一、水稻	(69)
二、SSR 标记	(70)
三、背景恢复率计算	(80)
四、抗稻瘟病性田间鉴定	(80)
第 3 节 结果与分析	(81)
一、用于前景选择的 SSR 标记筛选	(81)
二、用于背景选择的 SSR 标记筛选	(82)
三、BC ₂ F ₂ 代前景选择	(84)

四、BC ₂ F ₂ 代背景选择	(85)
五、BC ₃ F ₁ 代前景选择	(87)
六、BC ₃ F ₁ 代背景选择	(87)
七、稻瘟病抗性田间鉴定	(89)
第 4 节 讨论	(89)
一、MAS 技术培育寒区水稻抗稻瘟病品种的意义	(89)
二、简便有效的 DNA 分子标记检测技术	(91)
三、今后进一步开展的工作	(92)
第 5 节 结论	(93)
参考文献	(94)
第 3 章 抗虫基因 <i>cry2A</i>* 对早梗稻的转化	
第 1 节 绪论	(103)
一、苏云金芽孢杆菌及其杀虫晶体蛋白	(103)
二、植物基因工程常用启动子	(106)
三、水稻转化常用筛选标记基因	(110)
四、密码子偏爱性及 <i>Bt</i> 基因密码子优化	(111)
五、本研究目的与意义	(113)
第 2 节 材料与方法	(114)
一、植物材料	(114)
二、细菌菌株	(114)
三、基因、质粒和植物表达载体	(114)
四、试剂盒、主要试剂和仪器设备	(116)
五、培养基	(117)
六、目的基因的验证	(119)
七、根瘤农杆菌介导的水稻遗传转化体系及其 优化	(122)
八、转化水稻的分子检测	(126)
第 3 节 结果与分析	(130)
一、目的基因的验证	(130)

二、根瘤农杆菌介导的水稻遗传转化体系优化·····	(131)
三、转基因水稻植株的获得·····	(135)
四、转基因植株 T_0 代 PCR 检测·····	(136)
五、转基因植株 T_1 代株系外源基因表达·····	(137)
第 4 节 讨论·····	(140)
一、农杆菌介导获得转 <i>cry2A*</i> 基因梗稻的意义·····	(140)
二、农杆菌介导梗稻遗传转化体系的改进·····	(141)
三、提高外源基因表达的途径·····	(144)
四、筛选标记基因·····	(145)
五、 T_1 代遗传规律分析·····	(146)
第 5 节 结论·····	(147)
参考文献·····	(148)
第 4 章 抗虫基因 <i>cry1C*</i> 对早梗稻的转化	
第 1 节 绪论·····	(156)
一、 <i>Bt</i> 及 <i>Bt</i> 基因概述·····	(156)
二、农杆菌介导的植物遗传转化·····	(160)
三、本研究目的与意义·····	(170)
第 2 节 材料与方法·····	(171)
一、实验材料·····	(171)
二、实验方法·····	(180)
第 3 节 结果与分析·····	(188)
一、目的基因 <i>cry1C*</i> 的验证·····	(188)
二、农杆菌菌株 EHA105B 和 EHA105N 活力 比较·····	(189)
三、转基因水稻再生苗炼苗方法·····	(191)
四、农杆菌介导的水稻遗传转化·····	(192)
五、转 <i>cry1C*</i> 基因水稻植株 T_0 代 PCR 检测·····	(193)
第 4 节 讨论·····	(195)
一、农杆菌菌株毒力差异及其对植物遗传转化的	

影响·····	(195)
二、转基因水稻再生植株的炼苗·····	(196)
三、转 pBar - <i>cry1C</i> * T-DNA 片段水稻的生物安 全性·····	(196)
四、外源基因 <i>cry1C</i> * 在水稻基因组中的表达 ·····	(198)
五、今后进一步开展的工作·····	(199)
第 5 节 结论·····	(201)
参考文献·····	(202)

第1章 利用 MAS 技术培育寒区抗瘟水稻品种空育 131 ($Pi1/Pi2$) ——受体亲本和供体亲本杂交 F_1 代 及回交 BC_1 代鉴定选择

第1节 绪 论

一、稻瘟病研究进展

1 稻瘟病概述

水稻病害仍然以稻瘟病、纹枯病和白叶枯病等 3 大病害为主，特别是稻瘟病菌分布广泛，危害严重。凡是有水稻栽培的国家和地区就存在稻瘟病问题，稻瘟病严重发生的水稻田往往颗粒无收。稻瘟病按其危害分为苗瘟、叶瘟、叶枕瘟、穗瘟、节瘟、谷粒瘟等多种类型，其中以叶瘟和穗瘟危害最大。稻瘟病病原菌属于半知菌类丛梗孢科，其无性阶段为稻梨孢菌 *Pyricularia grisea* (Cooke) Sacc.，有性阶段为灰巨座壳菌 *Magnaporthe grisea* (Hebert) Barr.。稻瘟病菌以无性态的分生孢子和菌丝体在稻草和稻谷上越冬，翌年产生的分生孢子借助于风雨传播到稻株上，萌发侵入寄主并向邻近细胞扩展发病，形成中心病株。中心病株的病部形成的分生孢子，借风雨传播进行再浸染。据研究，稻瘟病菌具有多样性和易变性的特点。目前已从浸染水稻的稻瘟病菌群体中分离出数百个病原菌小种，这些小种可以在 50 多种禾本科植物上寄生。然而，单孢菌株的寄生范围却仅限于 1 种或

几种植物^[1,2,3]。

2 稻瘟病菌群体结构及遗传多样性

2.1 稻瘟病菌群体结构分析方法

近年来,分子生物学的发展为微生物群体遗传学研究提供了新的有效手段,利用分子生物学方法对稻瘟病菌的群体结构进行研究是目前热点。在稻瘟病菌群体结构研究中,广泛应用的分子标记,主要有限制性片段长度多态性(RFLP, Restriction fragment length polymorphisms)、随机扩增多态性DNA(RAPD, Random amplified polymorphic DNA)、特异性扩增片断(SCAR, Sequence-characterized amplified regions)、简单重复序列(SSR, Simple sequence repeats)及Rep-PCR标记等。

基于DNA指纹的重复序列多态性,近年广泛应用于群体遗传分析。Hamer等(1989)鉴定到的稻瘟病菌重复序列MGR,为群体分析提供了中性的稳定标记^[1]。基于MGR586探针的RFLP指纹分析,是研究稻瘟病菌群体结构、遗传多样性以及克隆稻瘟病菌特定基因的有用的遗传标记之一。Levy等(1991)首先使用了MGR586,对美国部分跨越30年的稻瘟病菌株进行了指纹分析,结果发现可以依据MGR586/EcoRI的DNA指纹相似性,将所测的菌株划分为若干个与致病型对应的遗传谱系^[4]。虽然RFLP指纹分析可以有效地检测病原真菌的种内遗传分化,反映物种的基因型和检测基因组中非转录区发生的变异,尤为适合于生物种群的遗传多样性分析。但是,由于RFLP技术所需模板DNA量大,操作复杂,而且费时费力,因此不适合普通实验室使用,也不适合对大群体的分析^[5]。RFLP标记已逐渐被20世纪90年代发展起来的、基于PCR技术的DNA分子标记所取代。

RAPD技术是研究DNA多态性的一种有效的遗传标记方法。由于RAPD技术具有所需样品DNA少,不需要分子杂交和对目标材料进行深入的分子生物学研究,以及简单、快速和多态性检

出率高等优点,已成为近年来研究真菌群体遗传结构的主要分子标记方法之一^[6]。RAPD 技术也已经成功地应用于稻瘟病菌群体遗传学的研究中。鲁国东等(2000)使用 21 个引物对稻瘟病菌群体进行了 RAPD 分析,证明了稻瘟病菌群体具有丰富的遗传多样性^[7]。

SCAR 标记是另一种基于 PCR 的分子标记,它通过 1 对特异引物(一般 20~24 个核苷酸)来扩增单个基因组序列,其引物一般根据 RAPD 产物两端的序列合成。SCAR 标记对反应条件的敏感程度低,因此特异性和重复性较好,能够用于分析稻瘟病菌的遗传变异及其群体结构^[8]。但是,因为 SCAR 标记技术不能提供完整的信息、实验稳定性较差等,人们已经逐渐采用微卫星标记(又称 SSR)技术进行稻瘟病菌群体结构研究。微卫星标记技术使研究结果的可靠性进一步提高。

简单重复序列(SSR)标记是近年来发展起来的、建立在 PCR 基础上的又一个 DNA 分子标记。SSR 是由 1~6 个核苷酸为基本重复单位组成的长达几十个核苷酸的重复序列,它广泛分布于整个基因组中,而且其两端的序列一般为相对保守的单拷贝序列,据此可以设计特异引物进行 SSR-PCR,以扩增串联重复序列。根据串联重复数的不同,就可以解释微卫星 DNA 的多态性。由于 SSR 标记可在短时间内一次性分析大量样品,而且具有多态性高、易于检测及结果稳定可靠等优点,在研究水稻抗稻瘟病育种及稻瘟病菌遗传多样性等方面得到了广泛的应用,成为第二代较理想的分子标记。已有的研究表明,病原真菌中的 SSR 一般都有 2~5 个等位点,利用稻瘟病菌基因组中数量丰富、分布广泛的 SSR 标记,能够为群体研究提供大量遗传信息,而且还可通过基因组中位置已知的 SSR 标记,很快筛选到与无毒基因(AVR)等重要功能基因连锁的标记,在此基础上可以进行无毒基因的精细定位、克隆,探索无毒基因与相应抗性基因互作的规律。张连洪等(2006)曾利用稻瘟病菌 70~15 全基因

组草图和 SSR 技术成功获得了稻瘟病菌无毒基因 AVR - *Pikm* 的精细定位^[9]。为了了解稻瘟病菌群体遗传动态和遗传结构,揭示水稻品种与病原菌互作的内在联系,从黑龙江省有代表性的水稻产区采集稻瘟病标样,分离获得单孢菌株共 230 余个,应用 SSR 分子标记进行了群体遗传组成和遗传多样性的分析。但是,SSR 标记技术有其自身的局限性,对某些未测序物种,SSR 引物的开发仍然比较繁琐,工作量大,效率低,SSR - PCR 过程中易产生干扰带,使检测过程中带形不好判别,这都在一定程度上限制了该方法的使用。

M. grisea 基因组上的 Pot2 基因为 1 段 1 857 bp,具有 43 bp 完整的末端反向重复,在稻瘟病菌的单倍体基因组上约有 100 个拷贝,是主要的 DNA 重复序列之一。目前,以 Pot2 - PCR 为基础的 Rep - PCR 指纹分析法已经在稻瘟病菌的研究中得到应用。George (1998) 根据 Pot2 区段设计引物,采用 Pot2 - Rep - PCR 的方法分析了稻瘟病菌的群体结构,证明该方法在研究稻瘟病菌生理小种的进化和群体动态中具有极大的潜力^[10]。由于该方法具有快速、简便、多态性强及特异性高等优点,在本质上反映稻瘟病菌的遗传特性,因而近年来得到了较为广泛的使用。

2.2 稻瘟病菌群体结构变化的原因

许多研究者经过多年的研究证明,稻瘟病菌具有多样性和易变性的特点。从全球来看,稻瘟病菌的群体结构是经常发生变化的。决定和影响群体结构变化的主要因素有:突变、选择、基因流、遗传漂变、遗传重组以及连锁的程度等^[11,13,14]。1 个相对高的重组率可能使病原菌群体遗传多样性达到 1 个较高的水平^[11]。稻瘟病群体变异的主要动力包括准性重组、无性重组、可能的有性重组和自发突变。

(1) 准性重组的影响。1965 年, Yamasaki 首次在实验室发现稻瘟病菌的异核和菌丝融合现象,而后许多学者确认稻瘟病菌的准性生殖普遍存在。准性生殖包括质配、核配和减数分裂等 3

个过程,在准性生殖过程中也可发生重组,称准性重组。发生准性重组的2个菌株必须是营养体亲和的(vegetative compatible),以便菌丝融合和异核体的形成。营养体不亲和的菌株虽然也可发生菌丝融合,但融合之后细胞迅速死亡。营养体亲和是一个很复杂的遗传现象,通常在有性亲和的菌株之间表现出营养体不亲和的现象^[15]。Crawford等(1986)观察到从推定的重组菌株中分离出的分生孢子,每个细胞只含有1个细胞核,而且也没有证据证明营养体不亲和。因此,他们认为 *M. grisea* 中不存在营养体不亲和,准性生殖在 *M. grisea* 的生活周期中很重要^[15]。Devulapalle等(1995)认为,在准性生殖过程中菌株之间异核体形成和之后的有丝分裂及重组,可能增大稻瘟病菌的易变性,从而导致该菌的寄主范围扩大^[16]。

(2) 无性重组的影响。Hamer等(1989)在克隆MGR重复序列时发现,重复序列MGR583包含1个开放式阅读框架,它编码的氨基酸序列与1种转座子的逆转录酶相似^[11]。Zeigler等(1998)对MGR586和MAGGY的研究证明,在没有选择压力的条件下,无性重组也可发生,2个菌株之间可以交换MGR的部分片段,或一个菌株提供的MGR片段插入到另一个菌株中,相应地受体菌株也会丢失一部分MGR片段^[17]。

(3) 有性重组的影响。Leslie等(1996)提出半知菌亚门丝状真菌的群体结构中可能会发生有性重组,主要发生在这些真菌的起源地以及与起源地环境相似的地区^[18]。Linde等(1997)认为,菌株起源地的遗传多样性水平是最高的^[20]。Hebert等(1998)发现稻瘟病菌有雌、雄同体形式^[12]。Viljoen等(1997)证明,基因型多样性水平高可能是由于群体中存在着一一定水平的有性生殖^[19]。从栽培粟的3个品种以及杂草上分离的稻瘟病菌菌株都具有很好的育性,来自不同寄主的菌株可以在体外成功地杂交^[14]。其他寄主上的稻瘟病菌可能是遗传变异的来源,有性阶段可能导致小范围内遗传变异^[15]。

研究证明,稻瘟病菌有性态分为交配型 A 和 a^[21]。沈瑛等(1994)发现交配型 A 广泛分布于我国各水稻栽培区,交配型 a 仅来自于云南和浙江两省^[21]。菌株雌性机能丧失是稻瘟病菌相互之间不能交配形成有性态的主要原因之一,据此认为自然界中稻瘟病菌的有性态杂交似乎对其致病性变异并不重要。

(4) 自发突变的影响。影响稻瘟病菌群体结构的多样性和易变性的因素还表现在环境、空间和时间上^[14,15]。不同的生理小种对温度、湿度和光照的要求有一定的差异,环境中温度、湿度、光照等的改变可以使稻瘟病菌发生突变,从而形成新的生理小种。另外,环境中的一些物质和射线等,也可以导致稻瘟病菌基因发生突变。Xia 等(1993)认为,在不同地点内稻瘟病菌存在着遗传变异性^[13]。Chen 等(1995)研究证明,稻瘟病菌群体结构在空间和时间上都有差异,优势谱系随着季节变化^[14]。Kumar 等(1999)证明,在印度参加试验的一些山谷地区的稻田中具有许多地理限定的、独有的、简单的稻瘟病菌群体^[3]。

3 水稻稻瘟病抗性基因

长期的生产实践证明,水稻抗稻瘟病性品种的选育和利用是防治稻瘟病行之有效的措施。但由于抗瘟品种的单一化和稻瘟病菌生理小种遗传的复杂性和致病性的多样性,往往造成抗病品种在推广种植 3~5 年后即因产生能浸染该品种的优势小种,从而造成水稻品种的抗性丧失^[21]。特别是含有单个主效抗稻瘟病基因的品种更容易丧失抗病性。培育抗病品种的关键在于掌握较好的抗性基因资源。稻瘟病抗性基因和稻瘟病菌毒性基因之间的关系完全符合基因对基因模式。自 20 世纪 70 年代开始,通过经典遗传学方法陆续从粳稻上鉴别出了 13 个抗性基因;20 世纪 80 年代后,从籼型品种尤其是中国籼型品种上也发现了一批抗性基因,比如 $Pi-h-1(t)$, $Pi-zh$, $Pi-8$, $Pi-13(t)$, $Pi-14(t)$, $Pi-15(t)$, $Pi-kg(t)$ 等^[23,24]。

水稻抗稻瘟病遗传很复杂,一般由 1 对或 2 对显性主效基因