

聚合稻瘟病抗性基因 *Pigm-1* 和 *Pid2* 的水稻三系不育系福梦 A 的选育与利用

程朝平¹ 何旒清¹ 白康呈^{1,2} 林少俊¹ 黄凤凰¹ 刘军化³ 程祖铨² 黄成志³
杨德卫^{1,*}

(¹福建省农业科学院 水稻研究所, 福州 350018; ²福建农林大学 农学院, 福州 350002; ³重庆三峡农业科学院, 重庆 万州 404150; *通信联系人, email: dewei-y@163.com)

Breeding and Utilization of the Three-Line Male Sterile Line Fumeng A with Pyramided Rice Blast Resistance Genes *Pigm-1* and *Pid2*

CHENG Zhaoping¹, HE Niqing¹, BAI Kangcheng^{1,2}, LIN Shaojun¹, HUANG Fenghuang¹, LIU Junhua³,
CHENG Zuxin², HUANG Chengzhi³, YANG Dewei^{1,*}

(¹Institute of Rice, Fujian Academy of Agricultural Sciences, Fuzhou 350018, China; ²College of Agriculture, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China; ³Chongqing Three Gorges Academy of Agricultural Sciences, Wanzhou 404150, China; *Corresponding author, email: dewei-y@163.com)

Abstract: 【Objective】 Rice blast is one of the most important diseases in rice production and poses a serious threat to global rice production. The large-scale and long-term planting of varieties with a single resistance gene often leads to the loss of resistance. Molecular marker-assisted selection is one of the most effective approaches for controlling rice blast.

【Method】 Using Taifeng B as the recipient, and Shuangkang 77009 carrying *Pigm-1* and Digu B carrying *Pid2* as donors, respectively. The genotypes of each generation were analyzed and identified by means of hybridization, backcrossing, backcrossing and recurrent cross, aided by molecular marker-assisted breeding. Subsequently, the blast resistance of the developed sterile line Fumeng A and its hybrids was evaluated using 12 blast isolates from diverse sources under natural field conditions. Finally, through field trials, the fertility, main agronomic traits, combining ability, and heterosis of Fumeng A were systematically analyzed, and the photo-sensitive characteristics of its corresponding restorer line were also examined. **【Result】** A new three-line male sterile line, Fumeng A, carrying both *Pigm-1* and *Pid2*, was developed. Inoculation tests both in the laboratory and field confirmed its blast resistance. Fertility identification showed that both the sterility rate and sterility degree of Fumeng A reached 100%, with a stigma exertion rate of 57.39%. Genetic background and agronomic trait analysis indicated that Fumeng A inherited the main agronomic traits of the recurrent parent and exhibited improved yield potential. Heterosis analysis revealed that half of the hybrid combinations derived from Fumeng A yielded higher than the control variety Tianyouhuazhan, demonstrating good potential for production application. **【Conclusion】** Using molecular marker-assisted selection, a novel three-line male sterile line, Fumeng A (B), with high blast resistance, stable sterility, high stigma exertion, and excellent agronomic and yield traits was developed. This work achieved targeted improvement of blast resistance in a sterile line and created a new parental material for three-line hybrid rice breeding.

Key words: rice; resistance to rice blast; *Pigm-1*; three-line sterile line; polymerization breeding; photoinhibition

摘 要: 【目的】水稻稻瘟病是水稻生产上最主要的病害之一, 对全球水稻生产构成严重威胁。大规模和长期种植具有单一抗性基因的水稻品种通常会导致抗性的丧失。通过分子标记辅助选择技术, 选育抗病品种是防治稻瘟病最有效的方法之一。**【方法】**首先, 以泰丰 B 为受体, 分别以携带 *Pigm-1* 的双抗 77009 和携带 *Pid2* 的地谷 B 为供体, 通过杂交、回交和复交的方法, 并借助于分子标记辅助育种技术, 对各世代单株基因型进行分析与鉴定。其次, 利用不同来源的 12 个稻瘟病菌和田间自然鉴定的方法对选育的福梦 A 及组合进行抗性鉴定。最后, 通过田间种植与调查, 对不育系福梦 A 的育性、主要农艺性状以及配合力与杂种优势进行系统的分析, 并对其抑制恢

收稿日期: 2024-12-20; 修改稿收到日期: 2025-03-25。

基金项目: 福建省公益项目(2024R1022001, 2023R1021006); 福建省竞争性公益项目(2024R1055); 国家自然科学基金资助项目(32402387); 5111 协同工程项目(XTCXGC2021001); 福建省农业科学院对外合作项目(DKBF-2024-12); 福建省自然科学基金资助项目(2022J01450; 2024J01171)。

复系感光的特性进行了分析。【结果】培育一个同时含有稻瘟病抗性基因 *Pigm-1* 和 *Pid2* 新的三系不育系福梦 A, 室内与田间接菌显示该不育系抗稻瘟病; 育性鉴定结果显示福梦 A 不育株率和不育度均为 100%, 柱头外露率达 57.39%; 遗传背景与农艺性状分析显示福梦 A 遗传了轮回亲本的主要农艺性状, 具有更好的丰产性; 杂种优势分析显示, 福梦 A 配制组合其产量有一半高于对照天优华占, 具有较好的生产应用潜力。【结论】通过分子标记辅助育种技术, 育成 1 个高抗稻瘟病、不育性稳定、柱头外露率高、农艺性状和产量性状优良的新三系不育系福梦 A(B), 实现了不育系稻瘟病抗性的定向改良, 为三系杂交水稻育种应用创制了新的亲本材料。

关键词: 水稻; 抗稻瘟病; *Pigm-1*; 三系不育系; 聚合育种; 抑制感光

稻瘟病是由稻瘟病菌(*Magnaporthe oryzae*)引起的最具毁灭性的水稻病害之一, 全球每年因该病造成水稻减产 10%~30%, 造成数十亿美元的经济损失^[1]。稻瘟病不仅引起水稻大幅减产, 而且会影响稻米品质^[2]。我国的华南、西南、长江中游和东北等水稻主产区是稻瘟病常年病灾区, 年发病面积达 400 万 hm^2 以上, 产量损失达 20 亿 kg 以上^[3]。选育抗病品种, 提高品种抗性是最经济、环保和有效的防治措施。实践证明, 由于病原菌生理小种的遗传差异、自身变异以及外界环境变化, 单一抗性品种易随种植年限增加而发生抗性衰退甚至丧失^[4]。因此, 利用鉴定的广谱、持久的抗性基因, 并将多个抗病基因聚合到一个品种中, 可以延缓新的致病优势生理小种的形成, 延长抗病品种的使用年限, 从而最大程度降低稻瘟病危害, 实现水稻绿色高效生产^[5]。然而, 受到致病菌株和发病条件的限制, 采用传统育种方法难以聚合多个抗病基因, 更难以鉴定抗病基因的聚合情况。采用分子标记辅助选择(marker-assisted selection, MAS)技术则可以有效解决该问题^[6]。

近年来, 国内研究者利用 MAS 开展了一系列抗性基因的聚合育种研究。孙富等^[7]利用 MAS 聚合稻瘟病抗性基因 *Pi-1* 和 *Pi-2* 改良红色特种籼稻桂红一号的稻瘟病抗性, 获得了高抗稻瘟病的改良材料。柳武革等^[8]通过分子设计育种策略并结合回交技术方法, 将广谱稻瘟病抗性基因 *Pi-1*、*Pi-2*, 白叶枯病抗性基因 *Xa23* 和低直链淀粉含量基因 *Wx^b* 等一个或多个基因精准导入荣丰 B 中, 最终育成抗稻瘟病的吉丰 A、安丰 A、粤禾 A 和兼抗稻瘟病与白叶枯病的荣 3A。陈学伟等^[9]利用地谷、BL-1 和 *Pi-4* 号等 3 个稻瘟病抗性材料与 G46B 进行聚合杂交, 筛选出 15 株同时含 *Pi-d(t)¹*、*Pi-b*、*Pi-ta²* 这 3 个抗性基因的新材料, 其稻瘟病抗性水平显著提高。楼珏等^[10]将抗瘟基因 *Pi-GD-1(t)* 和 *Pi-GD-2(t)*、抗白叶枯病基因 *Xa23*、抗褐飞虱基因 *Bph18(t)* 导入到温恢 845、温恢 117 和温恢 143 等 3 个恢复系的遗传背景中, 获得了 8 个兼抗稻瘟病、白叶枯病和褐飞虱的聚合系, 部分改良恢复系及其杂种对白叶

枯病表现为抗病或中抗。杨德卫等^[11]将稻瘟病抗性基因 *Pigm-1* 和白叶枯病抗性基因 *Xa23* 聚合到象牙香占中, 获得了 5 个兼具抗稻瘟病和白叶枯病的稳定改良株系。陈志伟等^[12-13]通过分子设计育种培育出携带有 *Pi-1*、*Pi-9* 基因的益农 A 和 *Pi-2*、*Pi-1*、*Pi-Kh*、*Xa21*、*Xa23* 基因的禾 9S。*Pigm-1*^[14]是 *Pigm* 的新等位基因, 抗性鉴定表明 *Pigm-1* 对来自我国不同稻作区的多个稻瘟病生理小种均表现抗性, 具有广谱的抗性; *Pid2*^[15]位点是一个最独特的位点, 编码跨膜受体蛋白激酶(Receptor-like protein kinase, RLK), 在植物 PTI(Pattern-Triggered Immunity)和 ETI(Effector-Triggered Immunity)均发挥作用, 并且具有持久抗性。因此, 将这两个广谱、持久的抗性基因聚合到水稻不育系中, 培育的水稻新品种在今后生产上将具有较好的应用前景。

泰丰 A 是广东省农业科学院水稻研究所选育的整精米率高、垩白率低、食味好的籼型三系不育系^[16], 近年来在生产中有较好的应用, 但泰丰 A 同时也存在叶片偏软、茎秆较细、稻瘟病抗性弱等缺点。随着时间的推移, 部分杂交稻组合如泰丰优 2098 等已经在某些地区出现高感稻瘟病的现象^[17]。因此, 有必要通过 MAS 技术聚合多个主效抗病基因, 加快选育新的具有持久抗病特性的不育系。本研究通过多代回交、杂交, 结合 MAS 技术, 将广谱抗稻瘟病基因 *Pigm-1* 和持久抗稻瘟病基因 *Pid2* 导入泰丰 B 中, 并在选择过程中结合田间自然抗病鉴定, 以期创制出广谱、持久的抗稻瘟病优质不育系。通过对创制的不育系的配合力和杂种优势等进行测定, 分析杂交水稻产量构成特点以及亲本对杂种 F_1 各性状形成的影响, 并对新选育的不育系做出一定的评价, 同时也为不育系的选育和利用提供参考。

1 材料与方法

1.1 供试材料

供体亲本: 双抗 77009 携带有稻瘟病抗性基因 *Pigm-1*, 为福建省农业科学院水稻研究所种质资源

研究室保存,在安徽省黄山市、福建省上杭县、江西省井冈山市和湖北省宜昌市的抗性鉴定基地均表现出较强的稻瘟病抗性^[14]。地谷 B 携带有稻瘟病抗性基因 *Pid2*,为福建省农业科学院水稻研究所抗病育种团队提供。

受体亲本:泰丰 B(A),为广东省农业科学院水稻研究所选育的优质三系保持系(不育系),由福建省农业科学院水稻研究所保存。

稻瘟菌菌株:水稻稻瘟病菌 Guy11、18SH-D527、FJ2011、95085AZB、18NH-16-3 和 FJ81278 为福建农林大学植物免疫中心提供,其中稻瘟病菌 Guy11 是稻瘟病菌的野生型菌株,目前具有相对较强的致病性;KJ201、501-3、RB22 和 20-15 为福建省农业科学院田大刚研究员惠赠;MH86-1、MH86-3 和 M409 为本实验室自行分离。

1.2 分子标记检测与分析

待水稻生长至分蘖盛期在田间进行单株取样,使用开发的 *Pigm-1*^[14]和 *Pid2*^[18]基因功能标记对其进行标记基因型鉴定。将标记基因型鉴定结果结合田间单株表型进行选择,最终确定田间杂交试验的父本和母本。水稻叶片 DNA 的提取、样品 PCR 的扩增以及目标基因检测参照杨德卫等^[19]的方法。稻瘟病抗性基因的检测引物信息见表 1,引物由福州博尚生物技术有限公司合成。

1.3 不育系福梦 A (B) 及杂交组合的稻瘟病抗性鉴定

稻瘟病室内接种参照 Yang 等^[20]的方法进行。将稻瘟病菌过滤到 50~100 mL 锥形瓶中,摇匀后,利用细胞计数器测定孢子浓度,使其浓度保持在约 1×10⁵ 个/mL,然后均匀喷在生长 15 d 左右的水稻叶片上,黑暗处理 24 h,然后放置在温度 26℃、相对湿度 80% 的接菌室中进行诱导发病,7 d 后统计发病结果并拍照。

苗期自然诱发鉴定参照 Yang 等^[14]的方法进行。田间自然病圃设在福建省水稻品种稻瘟病抗性鉴定点上杭县茶地镇。鉴定材料于 5 月中旬播种,设 3 个重复,以发病重的重复为最终定级标准。供试材料(包含抗、感对照品种)的四周播种当地诱发品

种,每个株系约播 30~50 粒种子,株系间隔约 10 cm。栽培过程中偏施氮肥,当诱发品种出现 9 级病斑时(1 个月左右)统计各株系苗瘟发病情况,确定抗感类型及发病等级。

1.4 不育系福梦 A (B) 的育性鉴定

育性鉴定考查花粉不育度和套袋自交结实率。不育系盛花期,随机取样 100 株(穗),再从中取样 50 穗,每穗取上、中、下三朵颖花,每朵颖花取出全部花药捣碎压片,用 1% I₂-KI 溶液进行染色,在显微镜下观察 3 个代表性视野,统计典败、圆败以及染败花粉百分比,三者之和为花粉不育度,随机抽样 10 株(穗),调查柱头外露率。同时在不育系刚抽穗未开花时,随机取 20 株,用羊皮纸袋整株套袋,用回形针固定好自交袋并保持套袋后水稻有一定生长空间,15 d 后,调查不育株率,每株随机取 3 穗,共 60 穗,统计总结实粒数和总颖花数,计算不育度和自交结实率,以百分比表示。

1.5 不育系福梦 A (B) 主要农艺性状分析

农艺性状调查分析参照 Yang 等^[19]的方法进行。记录材料从播种到始穗的天数,在进入成熟期后(抽穗后 30 d 左右)每个材料抽取 10 个典型植株,调查其株高、穗长、剑叶长宽、主茎叶片数等表型性状。成熟后,收取 10 株典型植株,进行考种分析,记录各材料的单株有效穗数、每穗总粒数、每穗实粒数、结实率、千粒重及单株产量等农艺性状,并计算其平均值。

1.6 不育系福梦 A (B) 配合力和杂种优势分析

2024 年春季在海南省三亚市藤桥基地,不育系福梦 A 分别与籼、粳型恢复系测配,2024 年夏季在福建省南平市吴屯基地种植杂交 F₁,成熟后选取中间 5 株,统计收集并分析其株高、有效穗数、穗长、每穗总粒数、每穗实粒数、结实率、千粒重和单株产量等主要性状数据。

1.7 不育系福梦 A (B) 抑制恢复系感光特性分析

将团队选育的部分感光恢复系 H310、H366 和 H389 与不育系福梦 A、永兴 A、泰丰 A 分别进行杂交,收获 F₁ 代杂交组合,并将每一个杂交组合分成 2 份备用(短日照和长日照处理)。短日照处理:

表 1 目标基因及其紧密连锁标记
Table 1. Target genes and closely linked molecular markers

标记 Markers	引物序列 Forward primer (5' -3')	连锁的抗病基因 Target gene	目的片段 Fragment size(bp)
<i>Pigm-1</i>	TTATTTTCGTTTGCTATGC(F)	<i>Pigm-1</i>	164, 132
	GGACTATGTGATCGGTTA(R)		
<i>M-Pid2</i>	TGTGAAGCAAATGATCACCA(F)	<i>Pid2</i>	1009, 629
	GGCAGTCGTATTGCTGTGAA(R)		

2023 年冬季将一份上述杂交组合种植在海南省三亚市藤桥基地, 保证种植条件一致, 并统计各杂交组合的播抽期。长日照处理: 2024 年夏季, 将另外一份杂交组合在福建省南平市吴屯基地于 2024 年 5 月 10 日、5 月 20 日、5 月 30 日和 6 月 10 日分 4 期播种, 同一种植条件下种植上述杂交组合, 调查播抽期的变化情况。

2 结果与分析

2.1 不育系福梦 A (B) 选育过程

育种过程如图 1 所示, 2017 年冬季在三亚, 以

受体亲本泰丰 B 为母本, 分别与供体亲本双抗 77009(含 *Pigm-1* 基因)和地谷 B(含 *Pid2* 基因)杂交, 成熟后混收。2018 年秋季在福州种植 F_1 , 分别与受体亲本泰丰 B 回交。2018 年冬季在海南三亚, 种植 BC_1F_1 , 根据株叶形态选择优良单株, 并利用与目标基因紧密连锁的分子标记 *Pigm-1* 和 *M-Pid2* 进行基因型检测, 筛选出携带 *Pigm-1* 基因的单株 15 个和携带 *Pid2* 基因的单株 8 个。在抽穗期, 对入选单株进行农艺性状调查, 选择农艺性状优良的单株与泰丰 B 中选优株进行回交。2019 年秋季在福州, 按上述方法对 BC_2F_1 进行选择, 入选植株数分别为 21 株(携有 *Pigm-1* 基因)和 33 株(携有 *Pid2* 基因), 抽

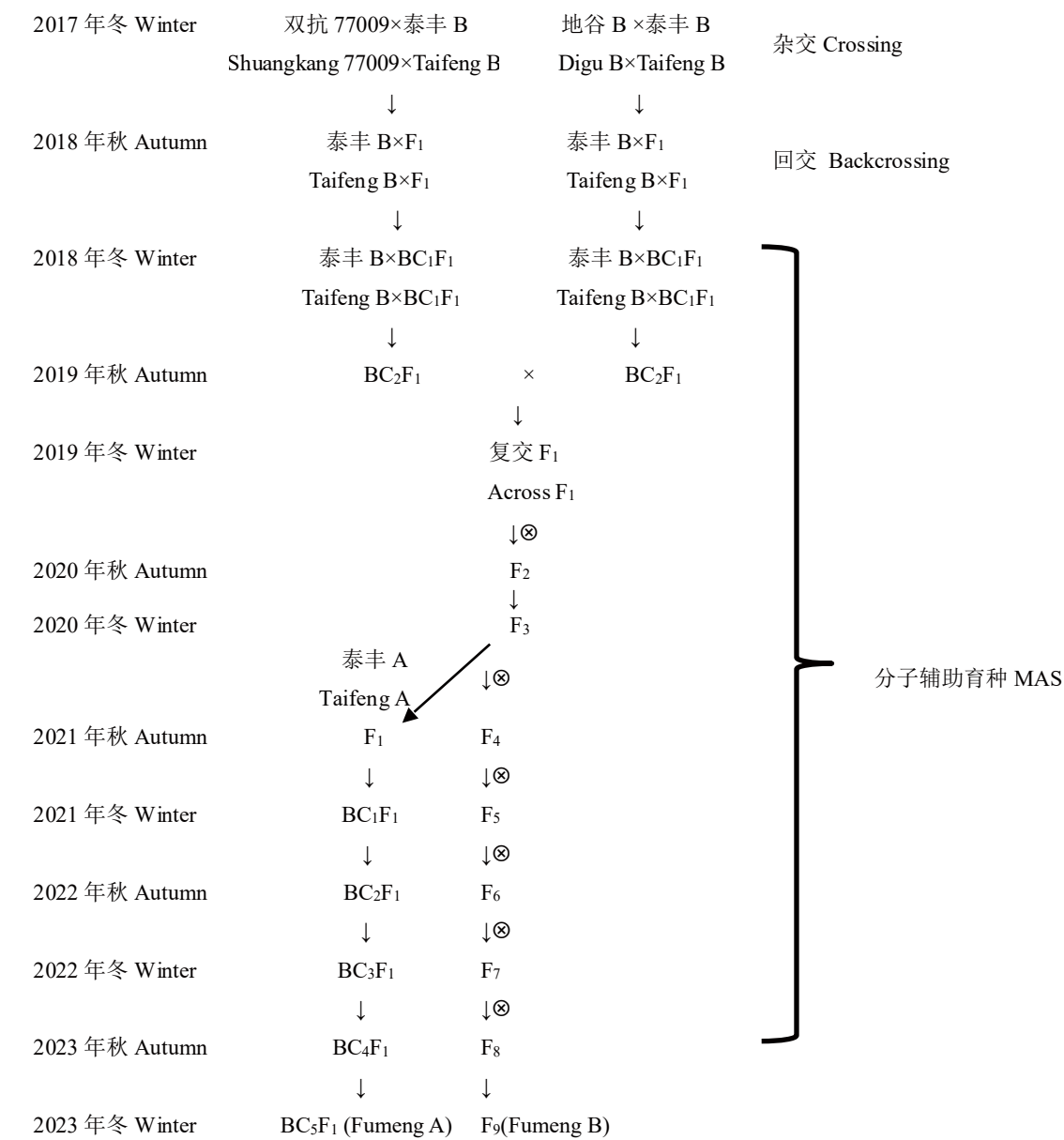


图 1 携有 *Pigm-1* 和 *Pid2* 基因不育系福梦 A 的分子标记聚合育种程序
Fig. 1. Breeding procedure of a new CMS line Fumeng A with *Pigm-1* and *Pid2* resistance genes by MAS

穗后分别从中选的单株中择优进行复交。2019年冬季在三亚种植 F_1 , 利用分子标记检测获得同时携带杂合 *Pigm-1* 和 *Pid2* 抗性基因的单株 11 个, 挂牌套袋, 成熟后, 收获上述中选单株的自交种子。2020年秋季在福州种植 F_2 群体, 通过分子标记检测获得具有双抗病基因纯合单株 (基因型为 *Pigm-1Pid2/Pigm-1Pid2*), 选择农艺性状优良的 5 个单株分别与泰丰 A 测交, 并对这 5 个株系进行室内接菌鉴定, 选择抗病单株成对回交, 对 BC_1F_1 株系进行分子标记鉴定, 筛选出含纯合抗病基因型的不育株继续进行回交, 通过有选择地向保持系方向回交, 至 BC_3F_1 性状基本趋于一致, 不育系之不育性彻底。选择育性彻底的不育系继续成对回交, 同时保持系自交, 直至 BC_4F_1 。此后按照相同方法进行回交和自交, 获得 BC_5F_1 。从 2022 年开始对育性稳定且基因型纯合的不育(保持)株系在福建省上杭县茶地镇和将乐县黄潭村稻瘟病重发区进行苗瘟自然诱发鉴定。2023 年冬季在海南三亚将抗病不育系与多个不同类型的恢复系测交进行杂种优势测定, 其中一个不育株系配组后代群体整齐、杂种优势强, 将该不育系命名为福梦 A, 其对应保持系命名

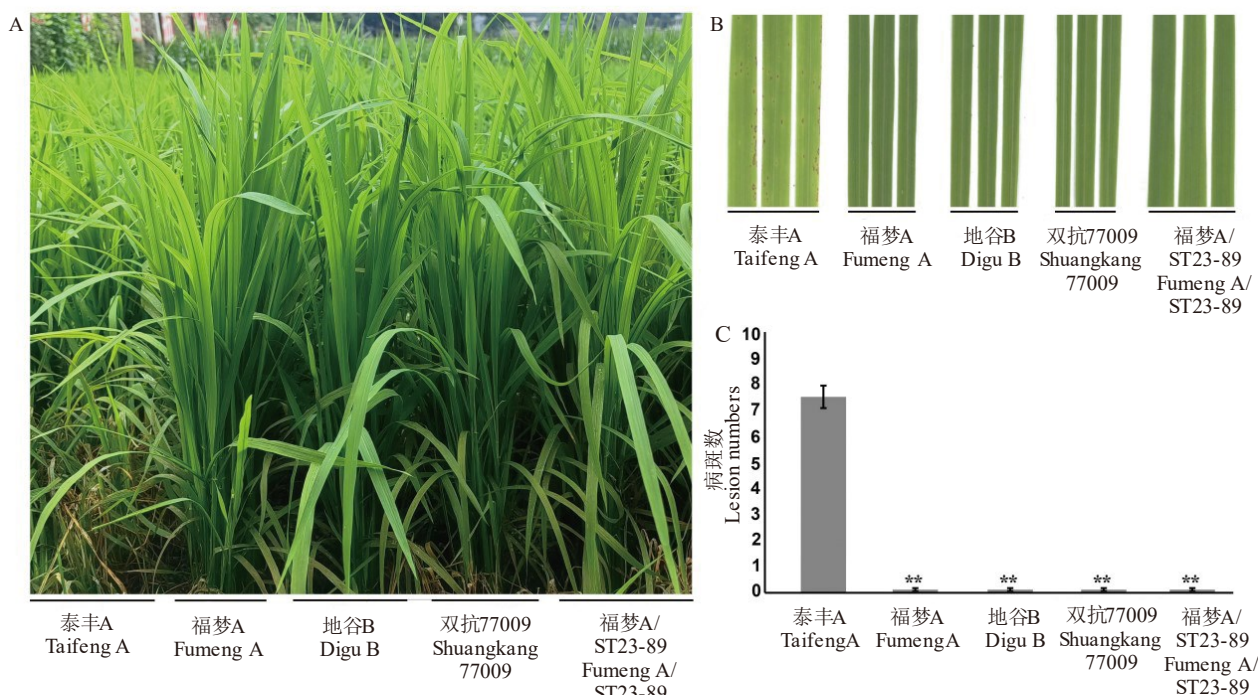
为福梦 B(图 1)。

2.2 不育系福梦 A (B) 和杂交组合的稻瘟病抗性鉴定和抗谱分析

为了分析不育系福梦 A 在自然条件下的稻瘟病抗性水平, 我们对福梦 A、泰丰 A、地谷 B、双抗 77009 以及组合福梦 A/ST23-89 种植在福建省上杭县国家稻瘟病抗性鉴定中心, 自然发病条件下进行田间抗性鉴定, 结果表明泰丰 A 表现感病, 福梦 A、地谷 B、双抗 77009 以及组合福梦 A/ST23-89 均表现抗病(图 2-A)。

为了分析不育系福梦 A 在室内稻瘟病抗性水平, 我们利用致病力较强的稻瘟病菌 Guy11, 对福梦 A、泰丰 A、地谷 B、双抗 77009 以及配制的组合福梦 A/ST23-89 进行室内接种鉴定, 结果表明泰丰 A 表现感病, 福梦 A、地谷 B、双抗 77009 以及组合福梦 A/ST23-89 均表现抗病(图 2-B)。

为了进一步分析不育系福梦 A 抗谱, 我们利用 12 个不同的稻瘟病菌对不育系福梦 A、泰丰 A 以及地谷 B 和双抗 77009 等进行抗性分析, 以感病品种 CO39 为对照。结果表明感病品种 CO39 对 12 个菌均表现感病, 泰丰 A 对大部分稻瘟病菌均表现感



A: 田间抗性鉴定结果, 泰丰 A 感稻瘟病, 福梦 A、地谷 B、双抗 77009 及组合福梦 A/ST23-89 抗稻瘟病; B: 室内抗性鉴定结果, 泰丰 A 感稻瘟病, 福梦 A、地谷 B、双抗 77009 及组合福梦 A/ST23-89 抗稻瘟病; C: 室内接种稻瘟病菌后, 水稻叶片上每 1 cm² 的损伤数 (平均值±标准差, $n>10$) 如图 B。

A, Field resistance test results showed that Taifeng A was susceptible to rice blast, Fumeng A, Digu B, Shuangkang 77009 and combination Fumeng A/ST23-89 were resistant to rice blast; B, Indoor resistance test results showed that Taifeng A was susceptible to rice blast, Fumeng A, Digu B, Shuangkang 77009 and combination Fumeng A/ST23-89 were resistant to rice blast; C, Lesion numbers per cm² on rice leaves (mean±SD, $n>10$) after indoor inoculation with blast fungus as in (B).

图 2 不育系福梦 A 及组合稻瘟病抗性鉴定

Fig. 2. Resistance identification of the sterile line Fumeng A and its combination to rice blast

表 2 不育系福梦 A 和泰丰 A 等抗谱分析

Table 2. Resistance spectrum analysis of sterile line Fumeng A and Taifeng A

稻瘟病菌 Blast fungus	双抗 77009 Shuangkang 77009	地谷 B Digu B	泰丰 A Taifeng A	福梦 A Fumeng A	CO39
18SH-D527	R	R	S	R	S
FJ2011	R	R	S	R	S
95085AZB	R	R	—	R	S
18NH-16-3	R	R	S	R	S
FJ81278	R	R	R	R	S
KJ201	R	R	S	R	S
501-3	R	R	S	R	S
RB22	R	R	S	R	S
20-15	R	R	—	R	S
MH86-1	R	R	S	R	S
MH86-3	R	R	S	R	S
M409	R	R	S	R	S

R 表示抗病, S 表示感病, —表示抗感表型未鉴定。
R, Resistance to disease; S, Susceptibility; —, Resistant phenotype has not been identified.

病, 而不育系福梦 A、保持系地谷 B 和双抗 77009 对这 12 个稻瘟病菌均表现抗病(表 2)。显然, 不育系福梦 A 稻瘟病抗性水平得到显著提高。

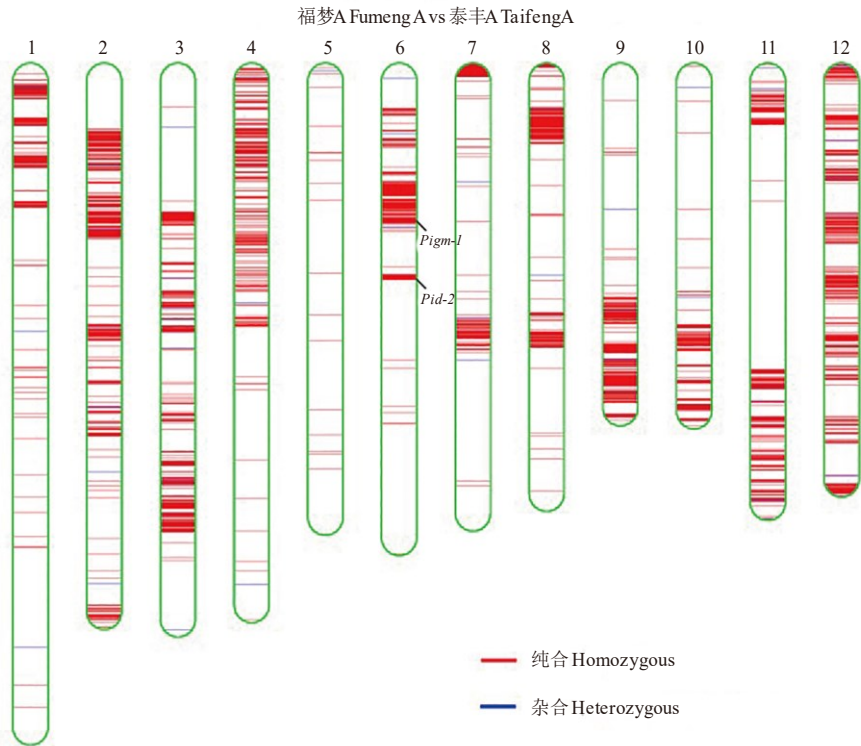
2.3 不育系福梦 A (B) 遗传背景分析

为了对选育的不育系福梦 A 进行遗传背景分析, 本研究利用 40 K 液相芯片技术对福梦 A 和泰丰 A 进行测序分析, 结果表明福梦 A 大部分恢复了泰丰 A 背景, 但还有一部分是地谷 A 与双抗

77009 的背景, 外源片段地谷 A 与双抗 77009 基本趋于纯合背景, 只有极个别的区域存在部分杂合的背景。进一步分析发现福梦 A 的外源纯合片段中包含 *Pigm-1* 和 *Pid2* 位点, 与分子标记辅助选择的结果一致(图 3)。

2.4 不育系福梦 A 的不育性鉴定

福梦 A 与泰丰 A 一样, 属于籼型核质互作雄性不育系, 柱头黑色呈羽毛状, 花药瘦小、干瘪,



白色底纹为泰丰 A 纯合背景, 红色底纹为外源片段地谷 A 或双抗 77009 的纯合背景, 而蓝色底纹为外源片段泰丰 A 与地谷 A 或泰丰 A 与双抗 77009 的杂合背景。
The white background is the homozygous background of Taifeng A, the red background is the homozygous background of exogenous Digu A or Shuangkang 77009, and the blue background is the heterozygous background of Taifeng A and Digu A or Taifeng A and Shuangkang 77009 or Digu A and Shuangkang 77009.

图 3 福梦 A 遗传背景分析

Fig. 3. Genetic background analysis of Fumeng A

表 4 福梦 A 及其保持系福梦 B 主要农艺性状

性状	福梦 A	泰丰 A	福梦 B	泰丰 B
Trait	Fumeng A	Taifeng A	Fumeng B	Taifeng B
株高 Plant height(cm)	83.44±1.82**	73.04±1.19	106.58±2.15**	92.66±1.27
播始历期 Sowing heading duration(d)	90	79	91	78
剑叶长 Flag leaf length(cm)	31.42±1.66**	24.64±1.23	41.24±1.59**	25.06±0.59
剑叶宽 Flag leaf width(cm)	1.23±0.02**	0.97±0.02	1.31±0.04**	1.08±0.03
有效穗数 Effective panicle number	14.2±0.66**	22.6±5.81	13.6±1.08**	23.4±1.78
主穗长 Main panicle length(cm)	21.09±0.63	20.74±0.24	23.33±0.45**	20.17±0.23
主穗总颖花数 Spikelets number per plant	160.22±15.09	133.22±6.57	233.33±8.91**	131.56±5.7
穗实粒数 Filled grains per panicle	-	-	181.11±9.24**	103.11±6.08
结实率 Seed setting rate(%)	-	-	77.62±2.86	78.1±2.06
粒长 Grain length(mm)	-	-	8.98±0.06**	10.95±0.03
粒宽 Grain width(mm)	-	-	2.47±0.02	2.45±0.03
千粒重 1000-grain weight(g)	-	-	18.64±0.24**	21.88±0.04
单株产量 Yield per plant(g)	-	-	45.91±2.34	52.79±3.11

***P*<0.01 表示极显著差异。
** *P*<0.01 indicates very significant difference.

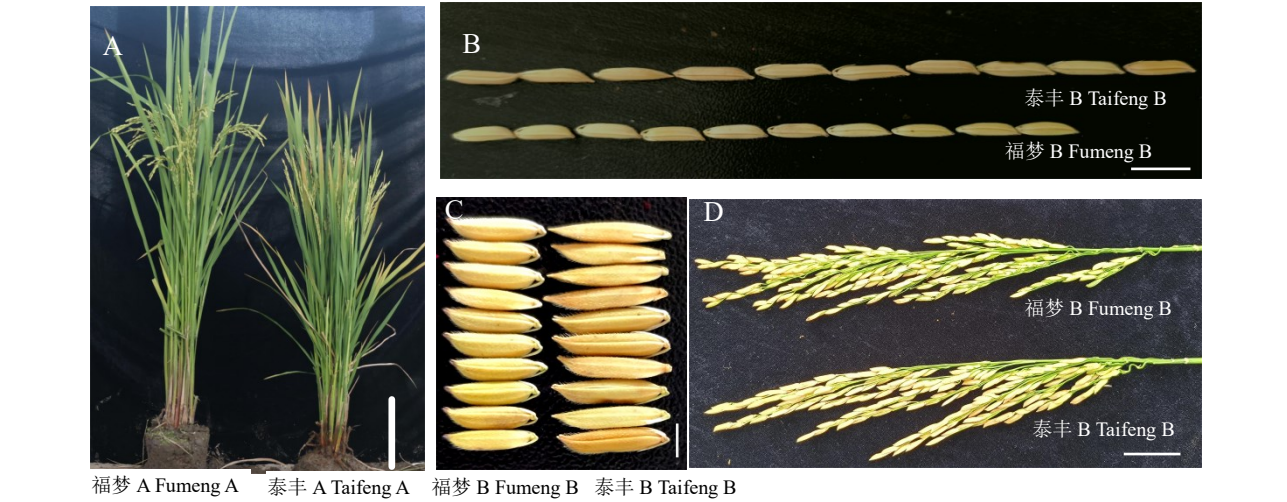


图 5 泰丰 A (B) 和福梦 A (B) 的主要农艺性状比较

A: 植株形态, 标尺为 15 cm; B: 粒长, 标尺为 1 cm; C: 粒宽, 标尺为 5 mm; D: 穗型, 标尺为 3 cm。
A, Plant morphology, bar=15 cm; B, Grain length, bar=1 cm; C, Grain width, bar=5 mm; D, Panicle traits, bar=3 cm.

Fig. 5. Comparison of major agronomic traits between recurrent Taifeng B and improved line Fumeng B

除了提高目标亲本的稻瘟病抗性外, 还要在最大程度上保留原有亲本优良的特征特性。前述研究结果表明获得的改良不育系福梦 A 外源纯合片段中包含有 *Pigm-1* 和 *Pid2* 位点, 并表现出较彻底的不育性和优良的农艺性状。为了进一步验证创制不育系的配合力及后代杂种优势, 本研究将福梦 A 分别与 20 个不同类型的恢复系进行测配, 以天优华占为对照进行杂种 F_1 生育期、产量和产量构成因素的考查, 并对杂种 F_1 的稻瘟病抗性进行鉴定。结果从表 5 可以看出, 20 个杂交组合播始历期 88~91 d, 尽管不育系生育期偏长(90 d), 但配制的杂交组合生育期趋向于早熟亲本, 表现为早熟不完全显性, 熟期

比对照天优华占短 3~6 d, 有利于在稻麦、稻油种植区水稻免耕直播区推广应用。福梦 A 配组的 F_1 遗传了母本性状, 即分蘖力和千粒重较少, 而着粒变密、穗粒数变多, 与对照天优华占相比, 20 个杂交组合分蘖数均低于对照, 有 3 个组合差异达极显著; 粒长显著变短, 粒宽则无差异, 导致千粒重减少, 最高 20.72 g; 穗长、穗粒数和实粒数显著增加(表 5)。一般而言, 有效分蘖数和穗粒数成反比, 即分蘖穗数多, 穗粒数就少, 而分蘖穗数少, 穗变更大, 穗粒数更多, 福梦 A 杂交组合穗粒数最多可达 305.00 粒, 最少也有 190.67 粒, 对照天优华占为 176.33 粒(表 5)。

表 5 福梦 A 的测交后代综合农艺性状比较分析

Table 5. Comparative analysis of agronomic traits between hybrid progeny of Fumeng A

杂交组合 Hybrid rice combination	播始历期 Sowing- heading duration(d)	株高 Plant height(cm)	分蘖数 Panicle number per plant	穗长 Panicle length(cm)	穗粒数 Grain number per panicle	穗实粒 Filled grains per panicle	结实率 Seed-setting rate(%)	千粒重 1000-grain weight(g)	单株产量 Yield per plant(g)	稻瘟病抗 性(叶瘟) Blast resistance
天优华占 Tianyouhuazhan	94	106.40±0.91	15.67±0.33	19.77±1.69	176.33±10.35	148.37±9.89	84.16±3.91	24.17±0.78	55.0	MR
福梦 A/HT102 Fumeng A/HT102	89	102.00±3.25	12.67±0.33	24.43±0.46**	258.00±14.73	216.00±23.18	83.24±4.42	18.79±0.21**	52.0	R
福梦 A/HT100 Fumeng A/HT100	91	114.17±1.29	10.67±1.76	26.30±0.92**	276.67±11.20*	248.33±5.81*	89.90±2.01	18.01±0.16**	63.0	R
福梦 A/HT89 Fumeng A/HT89	89	110.23±1.90	9.33±0.33**	24.57±0.55**	267.67±31.80*	234.00±33.08	87.04±2.70	18.36±0.25**	55.0	R
福梦 A/HT82 Fumeng A/HT82	91	119.67±0.33**	11.00±0.58	25.63±0.41**	274.33±27.91*	239.33±19.10*	87.63±2.56	17.01±0.19**	59.0	R
福梦 A/HT80 Fumeng A/HT80	88	113.43±4.28	13.00±2.08	25.37±0.50**	243.67±6.06	211.67±7.31	86.94±3.21	18.36±0.21**	52.0	R
福梦 A/HT78 Fumeng A/HT78	90	118.37±1.05**	10.67±0.33	25.70±0.82**	286.33±19.68**	258.67±19.89**	90.23±0.84	18.59±0.13**	63.0	R
福梦 A/HT71 Fumeng A/HT71	89	123.10±3.16**	9.67±0.33*	27.40±0.66**	305.00±44.28**	288.67±44.56**	94.33±1.33	19.35±0.28**	51.0	R
福梦 A/HT67 Fumeng A/HT67	89	107.73±1.83	8.67±0.33**	25.43±0.20**	264.67±7.62*	242.33±6.33*	91.63±2.23	19.38±0.13**	55.0	MS
福梦 A/HT66 Fumeng A/HT66	91	115.17±1.80	11.33±1.20	23.97±0.88**	233.33±9.53	207.00±21.66	88.25±5.72	19.73±0.24**	54.0	R
福梦 A/HT64 Fumeng A/HT64	90	115.73±1.19	11.67±0.88	25.20±1.47**	252.67±24.77	229.33±21.18	90.88±1.26	19.49±0.22**	65.0	R
福梦 A/HT56 Fumeng A/H56	90	113.57±0.66	13.00±2.31	24.73±0.15**	294.00±31.34**	261.00±33.51**	88.44±2.61	19.65±0.05**	69.0	R
福梦 A/HT43 Fumeng A/HT43	92	115.43±2.10	12.33±0.88	24.57±0.43**	246.00±20.79	222.67±20.17	90.46±2.79	19.84±0.13**	43.0	R
福梦 A/HT32 Fumeng A/HT32	89	106.60±2.65	9.33±0.67**	25.83±0.38**	225.33±11.20	206.67±11.35	77.48±13.85	20.82±0.15**	47.0	R
福梦 A/HT31 Fumeng A/HT31	92	107.30±1.94	11.00±1.15	24.07±0.58**	207.67±24.73	184.33±23.24	88.64±1.59	18.71±0.36**	51.0	R
福梦 A/HT28 Fumeng A/HT28	88	115.97±4.94	13.33±2.6	25.93±0.33**	250.67±5.36	232.00±3.61	92.58±1.02	19.64±0.20**	66.0	R
福梦 A/HT16 Fumeng A/HT16	90	119.33±0.58**	11.33±1.76	25.60±0.23**	234.00±9.87	215.33±10.93	91.98±1.43	18.66±0.13**	72.0	R
福梦 A/HT15 Fumeng A/HT15	91	116.37±1.11*	11.00±1.00	24.90±1.46**	243.67±21.09	221.33±22.64	90.58±2.07	19.72±0.53**	43.0	R
福梦 A/HT9 Fumeng A/HT9	91	110.43±2.11	10.67±0.33	26.20±0.46**	227.00±18.77	193.33±16.02	85.34±3.30	17.32±0.43**	48.0	R
福梦 A/HT8 Fumeng A/HT8	91	99.17±1.73	11.67±0.33	25.30±0.81**	190.67±14.33	177.33±14.24	92.94±1.27	20.72±0.75**	58.0	R
福梦 A/HT5 Fumeng A/HT5	90	107.90±1.32	11.33±0.33	26.03±0.68**	211.67±5.81	187.33±2.03	88.59±1.53	20.52±0.15**	54.0	R

表中数据表示为均值±标准误，以天优华占为对照。*和**分别表示 $P\leq 0.05$ 和 0.01 。
Data present as mean ± SE, with Tianyouhuazhan as control. * and ** represent P -value ≤ 0.05 and 0.01 , respectively.

福梦 A 具有较好的广亲和性。配制的 20 个组合中，除福梦 A/HT32 的结实率为 77.48%外，其余组合结实率 83.24%~94.33%，最高的为福梦 A/HT71 达到 94.33%，对照天优华占结实率为 84.16%(表 5)。穗粒数和结实率显著的增加，可以获得较高的单株产量，在 20 个杂交组合中有 10 个组合单株产量高于对照，其中福梦 A/HT16 的单株产量 72.0 g，显著高于对照天优华占(表 5)，具有较好的生产应用潜力。福梦 A 所配组合在福建省上杭县稻瘟病高发区田间苗叶瘟自然抗性鉴定中多数

表现出较高的抗性，有趣的是，福梦 A/HT67 表现中感，而父本 HT67 在上杭县田间苗叶瘟自然抗性鉴定中连续 3 年均表现抗稻瘟病，推测可能是双亲稻瘟病抗性基因或对应等位基因之间相互作用以及在杂交过程中抗性基因发生重组，导致对稻瘟病菌的抗性减弱。

2.7 不育系抑制恢复系感光的特性分析

前述研究发现在福梦 A 测配过程中杂种 F₁ 生育期趋向于早熟亲本福梦 A，表现早熟不完全显性，且与感光恢复系配组杂交组合能够正常抽穗。为了

进一步分析其抑制杂种感光效应, 本研究利用团队选育的感光恢复系 H310、H366 和 H389 与不育系福梦 A、永兴 A、泰丰 A 分别进行杂交, 杂交组合分别在短日照和长日照条件下种植, 通过对各杂交组合的抽穗期比较研究发现, 短日照条件下, 在海南省三亚市藤桥基地种植的所有组合均能正常抽穗, 其中福梦 A 所配组合播抽期在 89~92 d 之间, 永兴 A 和泰丰 A 所配组合播抽期在 83~99 d 之间; 长日照条件下, 在福建省南平市吴屯基地, 福梦 A 所配组合在各时期均能正常抽穗, 5 月 10 日播种的播抽期为 88~91 d, 5 月 20 日和 5 月 30 日播种的播抽期为 83~90 d, 6 月 10 日播种的播抽期为 80~85 d; 而永兴 A 和泰丰 A 所配组合最早一批直至 9 月 26 日才有部分组合抽穗, 其播抽期均大于 138 d。因此, 推测与其他不育系相比, 福梦 A 能够抑制感光、让感光恢复系所配组合正常抽穗(表 6)。

3 讨论

3.1 MAS 在基因聚合中的应用

培育优质、高产、多抗的水稻品种一直是水稻改良的主要目标, 是保障粮食安全、维持农业绿色持续发展最经济最有效的措施^[21], 然而在田间条件下稻瘟病菌生理小种存在多样性分布及高度变异, 单一抗性品种易随种植年限增加而发生抗性衰退甚至失去抗性, 从而失去其应用价值。因而, 培育具有广谱而持久抗性的水稻品种具有重要意义^[22]。近年来, 育种家已开始将多个抗病基因聚合到同一个品种中, 从而延长品种的使用年限^[23]。而基于 MAS 技术的基因聚合育种是将不同抗源种质的多个抗病基因聚合到一个品种中, 基因聚合后不仅仅

表现为各抗性基因抗谱之间的简单累加, 而且还表现不同抗性基因之间聚合后产生的不同抗性效应。Yang 等^[24]以华 1201S(携带 *Pi2*)、华 1015S(携带 *Xa23*)为母本, 分别和华 1165S(携带 *Bph14*、*Bph15*)杂交、回交, 结合 MAS 得到了含有单个目标基因的丰 39S 近等基因系材料, 再通过复交结合 MAS, 得到了含有 4 个抗病基因的丰 39S。张世玺等^[25]以携带 *Xa23* 基因中间材料 RF76 及携带 *Pia* 基因的甬优 1540(F₁)为供体材料, 与多个优良杂交水稻恢复系进行多代杂交和回交, 结合 MAS, 获得农艺性状稳定且含有目标基因的恢复系。

3.2 水稻抗病多基因聚合体系

多基因聚合能提高水稻品种的稻瘟病抗性, 但抗性并不简单地表现为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, 协同抵抗单个抗病基因不能抵抗的生理小种。一般来说, 抗性基因聚合的理想效果是, 不仅能够有效提高抗性水平和扩大抗谱, 而且还能够抵抗单个抗性基因不能对抗的生理小种, 这是多基因聚合后抗谱拓宽、抗性增强的重要原因。近年来, *Pigm-1* 基因的功能标记和 *Pid2* 基因的连锁标记已成功运用到水稻的抗病育种改良中^[11,18,26]。本研究通过两两亲本先杂交, 再复交的方法, 利用 *Pigm-1* 基因的功能标记和 *Pid2* 基因的连锁标记进行跟踪辅助选择, 筛选并获得携带 *Pigm-1* 和 *Pid2* 抗病基因的新材料, 经室内接种和田间自然抗病鉴定, 均表现抗稻瘟病, 进一步通过回交转育, 得到抗稻瘟病的不育系及对应保持系, 改良的不育系与多个恢复系进行测配, 杂交组合对稻瘟病具有较好的综合抗性水平。另外, 本团队通过两两亲本先杂交, 再复交的方法, 利用 *Pigm-1* 和 *Xa23* 基因功能标记

表 6 福梦 A 和其他不育系所配组合在海南省三亚市和福建省南平市吴屯基地的播抽期比较
Table 6. Comparison of heading date among the hybrids derived from Fumeng A and other CMS lines at Sanya, Hainan Province and Nanping, Fujian Province

组合 Hybrid	播抽日期(海南三亚) Sowing date(Sanya, Hainan) (d)	播抽日期(南平吴屯) Sowing date(Wutun, Nanping, Fujian) (d)			
		05-10	05-20	05-30	06-10
福梦 A/H310 Fumeng A/H310	89	88	87	88	82
福梦 A/H366 Fumeng A/H366	91	88	83	83	80
福梦 A/H389 Fumeng A/H389	92	91	90	89	85
泰丰 A/H310 Taifeng A/H310	83	138	145	139	144
泰丰 A/H366 Taifeng A/H366	85	145	148	144	148
泰丰 A/H389 Taifeng A/H389	87	144	150	143	141
永兴 A/H310 Yongxing A/H310	90	149	>150	>150	>150
永兴 A/H366 Yongxing A/H366	97	148	>150	>150	>150
永兴 A/H389 Yongxing A/H389	99	145	>150	>150	>150

跟踪选择, 获得同时含有稻瘟病抗性基因 *Pigm-1* 和白叶枯病抗性基因 *Xa23* 的 5 个稳定的双抗改良系 R21-1、R21-2、R21-3、R21-4 和 R21-5, 其中 R21-1 可作为恢复系参加三系配组^[11]。

3.3 新不育系福梦 A 应用分析

本研究利用 MAS 技术将稻瘟病抗性基因 *Pigm-1* 和 *Pid2* 聚合于一体, 再通过回交转育的方法, 获得了稻瘟病抗性得到提高的不育系福梦 A。首先, 该不育系具有较好的广亲和性, 配制的组合中结实率基本都为 83.24%~94.33%。其次, 该不育系具有较好的丰产性, 配制的 20 个组合中, 有一半组合平均单株产量高于对照。再次, 该不育系具有早熟显性效应、抑制恢复系感光特性。例如, 在配制的 20 个杂交组合中, 全生育期超过 120 d, 比天优华占早 7 d 左右, 这些适合在长江中下游稻麦、稻油种植区水稻免耕直播区推广应用, 极大地提高耕地复种指数和综合效益。

水稻抽穗期是决定水稻品种地区与季节适应性的重要农艺性状, 在育种研究中, 具有广适性和高产的品种是育种成功的关键, 抽穗期对两者的形成都至关重要^[27]。一方面, 短生育期水稻品种可在一定程度上解决机插双季稻因季节矛盾而形成的品种选择和搭配问题, 对推进双季稻全程机械化, 稳定双季稻生产面积具有重要的意义^[28]。另一方面, 水稻籼粳亚种间的杂种优势利用对于提高我国水稻产量有着重要的意义, 籼粳亚种间 F_1 的生育期超亲晚熟是影响杂种优势利用的主要因素之一。研究者利用携带感光抑制基因或早熟基因的亲本配制杂交组合, 避免杂种双亲存在非等位互补的主效感光基因效应, 将能很好地解决亚种间杂交超亲晚熟问题^[29]。显然, 本研究选育的福梦 A 具有广亲和性且能抑制杂种感光, 在今后的籼型抗病、高产、早熟以及籼粳早熟新品种选育方面很可能具有较广的应用前景。

参考文献:

- [1] Skamnioti P, Gurr S J. Against the grain: Safeguarding rice from rice blast disease[J]. *Trends in Biotechnology*, 2009, 27(3): 141-150.
- [2] Deng Y W, Zhai K R, Xie Z, Yang D Y, Zhu X D, Liu J Z, Wang X, Qin P, Yang Y Z, Zhang G M, Li Q, Zhang J F, Wu S Q, Milazzo J, Mao B Z, Wang E T, Xie H A, Tharreau D, He Z H. Epigenetic regulation of antagonistic receptors confers rice blast resistance with yield balance[J]. *Science*, 2017, 355(6328): 962-965.
- [3] 谢华安. 杂交水稻抗病虫育种实践与思考[J]. 中国稻

米, 2020, 26(1): 1-5.

- Xie H A. Practice and thinking of hybrid rice breeding with disease-resistant and insect-resistance[J]. *China Rice*, 2020, 26(1): 1-5. (in Chinese with English abstract)
- [4] 王如意, 刘杰, 冯琴, 张熠珩, 肖宁, 吴俊, 郑文静, 李爱宏, 宁约瑟. 稻瘟病抗性分子机制及抗病育种策略研究进展[J]. 植物保护, 2023, 49(5): 32-42.
- Wang R Y, Liu J, Feng Q, Zhang Y Y, Xiao N, Wu J, Zheng W J, Li A H, Ning Y S. Deciphering the molecular mechanism of rice blast resistance and research progress of resistance breeding strategy[J]. *Plant Protection*, 2023, 49(5): 32-42. (in Chinese with English abstract)
- [5] 吴俊, 刘雄伦, 戴良英, 王国梁. 水稻广谱抗稻瘟病基因研究进展[J]. 生命科学, 2007, 19(2): 233-238.
- Wu J, Liu X L, Dai L Y, Wang G L. Advances on the identification and characterization of broad-spectrum blast resistance genes in rice[J]. *Chinese Bulletin of Life Sciences*, 2007, 19(2): 233-238. (in Chinese with English abstract)
- [6] 危文亮, 赵应忠. 分子标记在作物育种中的应用[J]. 生物技术通报, 2000(2): 12-16.
- Wei W L, Zhao Y Z. Applications of molecular markers in crop[J]. *Biotechnology Bulletin*, 2000(2): 12-16. (in Chinese with English abstract)
- [7] 孙富, 唐梅, 何聪, 卢宏琮. 分子标记辅助聚合基因 *Pi1* 和 *Pi2* 改良红色特种籼稻稻瘟病抗性研究[J]. 湖北农业科学, 2018, 57(18): 23-27.
- Sun F, Tang M, He C, Lu H C. Improvement of rice blast resistance in red rice by pyramiding of *Pi1* and *Pi2* through molecular marker-assisted selection[J]. *Hubei Agricultural Sciences*, 2018, 57(18): 23-27. (in Chinese with English abstract)
- [8] 柳武革, 王丰, 李金华, 朱满山, 廖亦龙, 付崇允, 刘迪林, 曾学勤, 马晓智, 霍兴, 孔乐. 水稻三系不育系的分子设计改良与应用[J]. 广东农业科学, 2021, 48(10): 69-77.
- Liu W G, Wang F, Li J H, Zhu M S, Liao Y L, Fu C Y, Liu D L, Zeng X Q, Ma X Z, Huo X, Kong L. Improvement of three-line rice male sterile lines by molecular design and their application[J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2021, 48(10): 69-77. (in Chinese with English abstract)
- [9] 陈学伟, 李仕贵, 马玉清, 黎汉云, 周开达, 朱立煌. 水稻抗稻瘟病基因 *Pi-d(t)¹*、*Pi-b*、*Pi-ta²* 的聚合及分子标记选择[J]. 生物工程学报, 2004, 20(5): 708-714.
- Chen X W, Li S G, Ma Y Q, Li H Y, Zhou K D, Zhu L H. Marker-assisted Selection and Pyramiding for three blast resistance genes, *Pi-d(t)¹*, *Pi-b*, *Pi-ta²*, in rice[J]. *Chinese Journal of Biotechnology*, 2004, 20(5): 708-714. (in Chinese with English abstract)
- [10] 楼珏, 杨文清, 李仲愷, 罗天宽, 谢永楚, 郑国楚, 岳高红, 徐建龙, 卢华金. 聚合稻瘟病、白叶枯病和褐飞

- 虱抗性基因的三系恢复系改良效果的评价[J]. 作物学报, 2016, 42(1): 31-42.
- Lou J, Yang W Q, Li Z X, Luo T K, Xie Y C, Zheng G C, Yue G H, Xu J L, Lu H J. Evaluation of improvement effect of restorer lines on pyramiding genes resistant to rice blast, bacterial leaf blight and brown planthopper[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2016, 42(1): 31-42. (in Chinese with English abstract)
- [11] 杨德卫, 何旒清, 黄凤凰. 利用分子标记辅助选择聚合水稻抗病基因 *Pigm-1* 和 *Xa23*[J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2023, 51(11): 37-45.
- Yang D W, He N Q, Huang F H. Pyramiding *Pigm-1* and *Xa23* genes in rice (*Oryza sativa* L.) by marker-assisted selection[J]. *Journal of Northwest A&F University: Natural Science Edition*, 2023, 51(11): 37-45. (in Chinese with English abstract)
- [12] 陈志伟, 官华忠, 王宗华, 周元昌, 潘润森, 毛大梅, 段远霖, 吴为人. 利用基因聚合技术改良一个优质水稻不育系的稻瘟病抗性[J]. 福建农林大学学报: 自然科学版, 2012, 41(5): 449-455.
- Chen Z W, Guan H Z, Wang Z H, Zhou Y C, Pan R S, Mao D M, Duan Y L, Wu W R. Improvement of the resistance to rice blast in a high quality rice CMS line by gene pyramiding[J]. *Journal of Fujian Agriculture and Forestry University: Natural Science Edition*, 2012, 41(5): 449-455. (in Chinese with English abstract)
- [13] 陈志伟, 官华忠, 毛大梅, 潘润森, 周元昌, 吴为人. 抗稻瘟病和抗白叶枯病两系水稻不育系的选育及其初步应用[J]. 植物遗传资源学报, 2020, 21(5): 1078-1088.
- Chen Z W, Guan H Z, Mao D M, Pan R S, Zhou Y C, Wu W R. Development and preliminary application of a two-line rice male sterile line with resistance to rice blast and bacterial blight[J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2020, 21(5): 1078-1088. (in Chinese with English abstract)
- [14] Yang D W, Li S P, Lu L, Fang J B, Wang W, Cui H T, Tang D Z. Identification and application of the *Pigm-1* gene in rice disease-resistance breeding[J]. *Plant Biology*, 2020, 22(6): 1022-1029.
- [15] 朱满山, 黄慧君, 王丰, 刘振荣, 柳武革, 廖亦龙, 李金华, 陈建伟. 优质抗稻瘟病弱感光型杂交晚稻新组合泰丰优 55[J]. 杂交水稻, 2013, 28(6): 76-77.
- Zhu M S, Huang H J, Wang F, Liu Z R, Liu W G, Liao Y L, Li J H, Chen J W. Taifengyou 55, a new indica hybrid rice combination with weak photosensitivity, fine grain quality and blast resistance[J]. *Hybrid Rice*, 2013, 28(6): 76-77. (in Chinese with English abstract)
- [16] Li J B, Sun Y D, Liu H, Wang Y Y, Jia Y L, Xu M H. Natural variation of rice blast resistance gene *Pi-d2*[J]. *Genetics and Molecular Research*, 2015, 14(1): 1235-1249.
- [17] 涂诗航, 周鹏, 郑轶, 张水金, 董瑞霞, 王洪飞, 王晓方, 游晴如, 黄庭旭, 郑家团. 优质不育系泰丰 A 系列杂交组合的恢复系选育杂交水稻[J]. 2018, 33(4): 13-16.
- Tu S H, Zhou P, Zheng Y, Zhang S J, Dong R X, Wang H F, Wang X F, You Q R, Huang T X, Zheng J T. Breeding of restorer lines for high quality CMS line Taifeng A[J]. *Hybrid Rice*, 2018, 33(4): 13-16. (in Chinese with English abstract)
- [18] 高利军, 邓国富, 高汉亮, 高国庆, 周萌, 周维永, 颜群, 张晋, 戴高兴. 水稻抗稻瘟病基因 *Pi-d2* 基因标签的建立与应用[J]. 西南农业学报, 2010, 23(1): 77-82.
- Gao L J, Deng G F, Gao H L, Gao G Q, Zhou M, Zhou W Y, Yan Q, Zhang J, Dai G X. Establishment and application of gene tagging linked to rice blast resistance gene *Pi-d2*[J]. *Southwest China Journal of Agriculture Sciences*, 2010, 23(1): 77-82. (in Chinese with English abstract)
- [19] Yang D W, Ye X F, Zheng X H, Cheng C P, Ye N, Huang F H. Development and evaluation of chromosome segment substitution lines carrying overlapping chromosome segments of the whole wild rice genome[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 1737.
- [20] Yang D W, Li S P, Xiao Y P, Lu L, Zheng Z C, Tang D Z, Cui H T. Transcriptome analysis of rice response to blast fungus identified core genes involved in immunity[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2021, 44(9): 3103-3121.
- [21] 邓一文, 刘裕强, 王静, 陈学伟, 何祖华. 农作物抗病虫研究的战略思考[J]. 中国科学: 生命科学, 2021, 51(10): 1435-1446.
- Deng Y W, Liu Y Q, Wang J, Chen X W, He Z H. Strategic thinking and research on crop disease and pest resistance in China[J]. *Scientia Sinica Vitae*, 2021, 51(10): 1435-1446. (in Chinese with English abstract)
- [22] 刘潮, 韩利红, 褚洪龙, 王海波, 高永, 唐利洲. 植物抗病研究进展与展望[J]. 植物保护, 2018, 44(4): 1-8.
- Liu C, Han L H, Chu H L, Wang H B, Gao Y, Tang L Z. Progresses in and prospects for plant disease resistance research[J]. *Plant Protection*, 2018, 44(4): 1-8. (in Chinese with English abstract)
- [23] 鲁秀梅, 张宁, 陈劲枫, 钱春桃. 作物基因聚合育种的研究进展[J]. 分子植物育种, 2017, 15(4): 1445-1454.
- Lu X M, Zhang N, Chen J F, Qian C T. The research progress in crops pyramiding breeding[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2017, 15(4): 1445-1454. (in Chinese with English abstract)
- [24] Yang D B, Xiong L Z, Mou T M, Mi J M. Improving the resistance of the rice PTGMS line Feng 39S by pyramiding blast, bacterial blight, and brown planthopper resistance genes[J]. *The Crop Journal*, 2022, 10(4): 1187-1197.
- [25] 张世玺, 姚坚, 杨海龙, 王蕾, 李白. 聚合抗稻瘟病基因 *Pia* 和抗白叶枯病基因 *Xa23* 的广亲和恢复系选育

- [J]. 江苏农业科学, 2024, 52(11): 111-115.
- Zhang S X, Yao J, Yang H L, Wang L, Li B. The selection of broadly compatible restorer lines with resistance to rice blast disease gene *Pia* and bacterial blight disease gene *Xa23*[J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2024, 52(11): 111-115. (in Chinese with English abstract)
- [26] 何旒清, 杨德卫, 郑向华, 黄凤凰, 程朝平, 叶宁. 分子标记辅助选择 *Pigm-1* 基因改良恢复系 R20 稻瘟病抗性[J]. 核农学报, 2022, 36(2): 0245-0250.
- He N Q, Yang D W, Zheng X H, Huang F H, Cheng C P, YE N. Improving blast resistance of R20 by molecular marker-assisted selection of *Pigm-1* gene[J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2022, 36(2): 0245-0250. (in Chinese with English abstract)
- [27] Gao H, Jin M N, Zheng X M, Chen J, Yuan D Y, Xin Y Y, Wang M Q, Huang D Y, Zhang Z, Zhou K N, Sheng P K, Ma J, Ma W W, Deng H F, Jiang L, Liu S J, Wang H Y, Wu C Y, Yuan L P, Wan J M. Days to heading 7, a major quantitative locus determining photoperiod sensitivity and regional adaptation in rice[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 11(46): 16337-42.
- [28] Li X, Zhang R C, Chen G, Xie J X, Xiao Z W, Cao F B, Ali I, Lqbal A, Wahab A, Huang M, Chen J N. Increasing grain weight and yield stability by increasing pre-heading non-structural carbohydrate reserves per spikelet in short-growth duration rice[J]. *The Crop Journal*, 2023, 11(6): 1912-1920.
- [29] 周振玲, 孙志广, 徐卫平, 徐艳, 杨波, 刘艳, 王宝祥, 江玲, 徐大勇. 水稻显性感光抑制基因 *Su-E1(t)* 的定位及遗传分析[J]. 植物遗传资源学报, 2020, 21(4): 945-953.
- Zhou Z L, Sun Z G, Xu W P, Xu Y, Yang B, Liu Y, Wang B X, Jiang L, Xu D Y. Genetic mapping of a dominant photosensitive suppresser gene, *Su-E1(t)* in *Oryza sativa*[J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2020, 21(4): 945-953. (in Chinese with English abstract)