

抗条纹叶枯病基因 *STV11* 的功能性分子标记建立及粳型抗源筛选

毛艇 李旭 张战 付立东 李振宇*

(辽宁省盐碱地利用研究所, 辽宁 盘锦 124010; * 通讯联系人, E-mail: lyskjb@126.com)

Development of Functional Marker for *Rice stripe virus* Resistant Gene *STV11* and Resistant Germplasm Selection in *japonica* Rice

MAO Ting, LI Xu, ZHANG Zhan, FU Li-dong, LI Zhen-yu*

(Liaoning Province Saline and Alkaline Land Utilization and Research Institute, Panjin 124010, China; * Corresponding author, E-mail: lyskjb@126.com)

MAO Ting, LI Xu, ZHANG Zhan, et al. Development of functional marker for *Rice stripe virus* resistant gene *STV11* and resistant germplasm selection in *japonica* rice. *Chin J Rice Sci*, 2016, 30(6): 661–667.

Abstract: The *Rice stripe virus* (RSV) causes one of the most serious viral diseases of rice (*Oryza sativa* L.). *STV11* is a rice stripe virus resistant gene derived from *india* rice Kasalath. We developed a simple PCR-based functional marker named qstv11 which targets the functional six bp deletion polymorphism at *STV11*^{KAS}. The genotype on *STV11* and rice stripe virus resistance of 299 varieties was analyzed, including five resistant varieties, five susceptible varieties, 41 varieties from Liaoning Province, 17 Japanese *japonica* varieties, 142 recombinant inbred lines (Akihikari/Qishanzhan, population A), 85 backcross recombinant inbred lines (Sasanishiki/Habataki//Sasanishiki population, B) and 4 parents. The newly developed functional marker was highly efficient in discriminating resistant genotypes from susceptible ones and showed perfect co-segregation with the trait of rice stripe virus resistance in the test varieties. One variety “Kangyan 100” was identified with *STV11*-R from Liaoning varieties. All the varieties from Japanese *japonica* varieties were susceptible to rice stripe virus. Twenty four and six varieties were identified with *STV*-R from population A and population B, respectively. Several varieties with *STV11*-R type with *japonica* background were detected.

Key words: rice; rice stripe virus; *STV11*; functional marker; *japonica* type

毛艇, 李旭, 张战, 等. 抗条纹叶枯病基因 *STV11* 的功能性分子标记建立及粳型抗源筛选. 中国水稻科学, 2016, 30(6): 661–667.

摘要: 条纹叶枯病是水稻(*Oryza sativa* L.)上最严重的病害之一。*STV11* 是从籼稻 Kasalath 中鉴定的条纹叶枯病抗性基因, 根据 Kasalath 型条纹叶枯病基因 *STV11*^{KAS} 6 个碱基缺失的功能性多态性序列差异, 设计基于 PCR 的功能性分子标记 qstv11。利用此标记对 299 份试验材料[5 份抗病品种、5 份感病品种、41 份辽宁省育种材料、17 份日本粳型材料、142 份秋光/七山占重组自交系(群体 A)、85 份笹锦/Habataki//笹锦回交重组自交系(群体 B)、群体亲本 4 份]进行基因型分析并进行抗病性鉴定。结果表明, qstv11 能够较好区分抗感基因型, 而且在测试材料中与条纹叶枯抗性整体呈现共分离。41 份辽宁材料中鉴定出含有 *STV11*-R(抗)材料 1 份; 日本粳型材料该位点均为 *STV11*-S(感); 群体 A 和 B 中分别筛选出粳稻背景 *STV11*-R 型材料 24 份和 6 份。

关键词: 水稻; 条纹叶枯病; *STV11*; 功能性标记; 粳型材料

中图分类号: S435.111.4⁺2; S511.032

文献标识码: A

文章编号: 1001-7216(2016)06-0661-07

近年来,随着分子标记技术的迅速发展,利用功能性标记(functional markers)进行辅助选择育种(MAS)成为一种主流技术手段^[1-4],被广泛应用于水稻产量、品质及抗性的辅助选择中^[5-8],成功创制出一批聚合多个有利基因的育种材料^[9-12]。水稻条

纹叶枯病是一种由灰飞虱传播的病毒性病害,由于滨海稻区存在灰飞虱越冬的有利条件,水稻受害较严重^[13-14],选育抗性品种意义重大。江苏省针对来源于籼稻品种 Modan 的主效抗条 QTL (*stv-b*)开展 MAS 工作,育成一批抗性材料,应用效果较

收稿日期: 2016-03-31; 修改稿收到日期: 2016-05-17。

基金项目: 辽宁省农业领域青年科技创新人才培养计划资助项目(2015035, 2015036)。

好^[14];但由于 *stv-b* 并未克隆,其功能性及鉴定均存在一定局限性;2014 年来源于籼稻品种 Kasalath 的抗条基因 *STV11* 被成功克隆^[15]。它编码磺基转运酶 OsSOT1 催化水杨酸(SA)转化为磺基水杨酸(SSA)抑制水稻条纹病毒(RSV)复制;籼稻该位点多为 *STV11-R*,粳稻为 *STV11-S*,为抗条育种提供了重要的理论依据。目前针对该基因的应用还不多见^[16]。

东北粳稻区为我国重要的优质米生产基地,其中,辽宁的滨海稻区较易感染条纹叶枯病,而吉林、黑龙江几乎未见该病,故辽宁地区抗性基因的引进与筛选迫在眉睫^[17-18]。本研究通过设计功能性标记,对辽宁育种材料、日本粳型材料、籼粳交后代材料进行基因型分析及遗传背景分析,结合抗病鉴定,筛选粳型抗病资源并探讨其利用价值,以期对辽宁地区水稻抗条纹叶枯病育种提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试材料包括抗感对照品种各 5 份^[15],辽宁省近 20 年审定品种 41 份,日本粳型材料 17 份,秋光/七山占(群体 A)142 份,屉锦/Habataki//屉锦(群体 B)85 份以及群体 A 和 B 的亲本 4 份。秋光及屉锦为典型粳稻,七山占及 Habataki 为典型籼稻。材料共计 299 份,详见表 1(由于材料众多,群体 A 及

B 鉴定为 *STV11-S* 型材料未列出)。

1.2 材料种植

供试材料分别于 2014 年和 2015 年两个生长季种植于辽宁省盐碱地利用研究所试验基地(辽宁,盘锦)。在虫源丰富的小麦田附近育秧,2014 年 4 月 15 日播种,5 月 20 日移栽;2015 年 4 月 18 日播种,5 月 22 日移栽。随机区组设计,3 次重复,小区面积 2 m²,高密度种植(行株距为 30.0 cm×6.65 cm,每小区 100 穴,每穴插 15 株秧苗),创造高温、高湿条件诱使发病;全生育期不施杀虫剂,其他肥水管理同大田。

1.3 抗病鉴定

参照白雪亮及周彤方法于分蘖盛期进行条纹叶枯病发病情况调查^[19-20],根据两年平均发病率确定抗病级别:免疫(发病率为 0%);高抗(0%~5%);抗(5%~15%);中感(15%~30%);感病(30%~50%);高感(50%以上)。两年抗性级别不一致的取发病率最高级别。

1.4 *STV11* 功能性标记设计及检测

1.4.1 *STV11* 功能性标记设计

通过 NCBI 查找克隆序列(登录号:LOC_Os11g30910),针对其第 640 位及 670—675 位核苷酸在抗感品种上的差异序列,通过 Primer 3.0 在线引物([http://bioinfo. ut. ee/primer3-0. 4. 0/primer3/](http://bioinfo.ut.ee/primer3-0.4.0/primer3/))软件进行引物设计(图 1)。

***STV11-S*: 601 TTCACCATGAGCAACATGGTGAAGGGGTGTCACAACGACCCGGACGACGAACACCACCCGGCG**
qstv11-F: 5'-ACCATGAGCAACATGGTGA-3'

***STV11-R*: 601 TTCACCATGAGCAACATGGTGAAGGGGTGTCACAACGACCTCGGACGAACACCACCCGGCG**

***STV11-S*: 661 GCGGCGGCGGCGGCCCATCGATCGAGCAGGTGTTTCGACCTGTTCTGCGACGGGCGGAGC**

***STV11-R*: 661 GCGGCGGCG———CCATCGATCGAGCAGGTGTTTCGACCTGTTCTGCGACGGGCGGAGC**

***STV11-S*: 721 ATCGCTGGGCCGCGAGTGGCACCACGTCCGCGAGTACTGGGAGGAGAGCCGGAGGCGGCCG**

***STV11-R*: 721 ATCGCTGGGCCGCGAGTGGCACCACGTCCGCGAGTACTGGGAGGAGAGCCGGAGGCGGCCG**

***STV11-S*: 781 GAGAAGGTCCTCTTCTCCGGTACGAGGAGATGCTGCGCGAGCCGGCGCGCAACGTGGAG**

qstv11-R: 5'-TACCGGAGGAAGAGGACCTT-3'

***STV11-R*: 781 GAGAAGGTCCTCTTCTCCGGTACGAGGAGATGCTGCGCGAGCCGGCGCGCAACGTGGAG**

红色表示引物结合位点,蓝色表示序列差异位点。

Primer binding sites are shown in red, sites with different sequence are shown in blue.

图 1 抗性基因 *STV11* 引物设计策略

Fig.1. Design strategies for *STV11* marker.

1.4.2 *STV11* 功能性标记对试验材料的检测

全基因组 DNA 提取选用全式金生物技术有限公司的植物 DNA 提取试剂盒进行(具体操作按照产品说明书进行)。

PCR 扩增反应体系如下:20 μ L PCR 体系包括 DNA (50 ng/ μ L) 2.0 μ L,正反引物(4 μ mol/L)各 1.0 μ L,PCRMix (带染料,康为世纪) 10.0 μ L, ddH₂O 6 μ L。

反应程序如下:94℃下预变性 4 min;94℃下变性 30 s,55℃下复性 30 s,72℃下延伸 30 s, 35 次循环,72℃下延伸 10 min,4℃下冷却 10 min 后,反应产物在 4%琼脂糖凝胶上电泳 2 h(用 100 V 恒压),经溴化乙锭染色后于凝胶成像系统下观察,记载。

1.5 群体 A 及 B 遗传背景分析

群体 A 遗传背景分析选用亲本中差异显著的 122 对 SSR 引物进行统计^[21],群体 B 分子数据由日本农业生物资源研究所 Yano 博士提供;群体的遗传背景以 D_j 值计算:与粳型亲本基因型相同的视为粳性位点,记为 B;与籼型亲本基因型相同的视为籼性位点,记为 A。后代个体的 D_j 值=B 位点数/(A 位点数+B 位点数) $\times 100\%$ 。根据 D_j 值划分为籼型(D_j 值:0%~25%)、偏籼型(D_j 值,26%~50%)、偏粳型(D_j 值,51%~75%)及粳型(D_j 值,76%~100%)。

1.6 数据分析

数据分析采用 Excel 2010 软件进行。

2 结果与分析

2.1 供试材料的遗传背景分析

供试材料中辽宁省 41 份育种材料含有一定的籼型血缘,但总体划分仍为粳稻背景^[17],本研究不再进行遗传背景分析;图2显示了两群体后代的籼

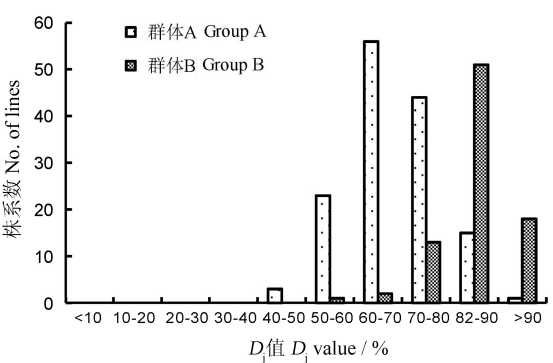


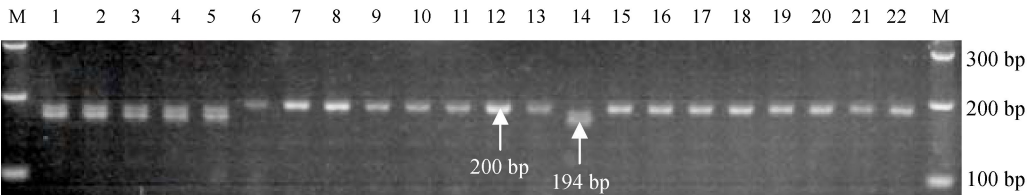
图 2 群体(A,B) D_j 值频率分布
Fig. 2. Frequency distribution of D_j value for group A and B.

粳分布:群体 A 中为偏籼型材料 3 份,其余均为粳型及偏粳背景,群体 B 均为粳型及偏粳型。

2.2 供试材料 *STV11* 基因位点的基因型检测

采用 qstv11 对抗感对照品种(各 5 个)进行 *STV11* 基因位点检测。抗病品种相比感病品种缺失 6 个碱基,凝胶电泳显示(图 3),PCR 产物大小分别为 200 bp(*STV11*-S)及 194 bp(*STV11*-R)。由于选取抗感对照品种均为该基因位点已测序材料^[15],证实了 qstv11 的有效性 & 准确性。

对辽宁省育种材料进行基因型分析(表 1),仅抗盐 100 该位点为 *STV11*-R 型(加粗字体),其余均为 *STV11*-S 型。日本粳型材料在该位点均为 *STV11*-S 型。群体 A 及 B 亲本基因型存在抗感差异,其中群体 B 亲本 Habataki 为日本籼稻,亦为 *STV11*-R 型;群体 A 后代中 *STV11*-R 型材料 27 份,其中,偏籼型材料 3 份,粳型及偏粳型 24 份;群体 B 后代中 *STV11*-R 型材料 6 份,均为粳型或偏粳型;两群体共筛选出 33 份 *STV11*-R 型资源(加粗字体),其中粳型背景 30 份。



M—DNA 标准分子量; 1~5 为抗病对照; 6~10 为感病对照; 11~22 为辽宁育种材料,其中 14 为抗盐 100。
M, DNA marker; Lanes 1 to 5, Resistance control; Lanes 6 to 10, Susceptible control; Lanes 11 to 22, Materials from Liaoning Province; Lane 14 was Kangyan 100.

图 3 供试水稻品种 *STV11* 基因型检测
Fig. 3. Molecular detections of *STV11* in tested rice materials.

表 1 供试材料的基因型及表型分析

Table 1. Analysis of genotype and phenotype of tested materials.

编号 Number	品种(系)名称 Variety (or line) name	亚种属性 Subspecies	基因型 Genotype	抗病鉴定 Phenotype	
				2014	2015
1	特青 Teqing	I	STV11-R	HR	HR
2	扬稻 8 号 Yangdao 8	I	STV11-R	HR	HR
3	2134	I	STV11-R	HR	HR
4	BJ 1	I	STV11-R	HR	HR
5	Modan	I	STV11-R	HR	HR
6	越光 Koshihikari	J	STV11-S	S	MS
7	沈农 265 Shennong 265	J	STV11-S	MS	S
8	辽粳 294 Liaojing 294	J	STV11-S	S	S
9	辽粳 287 Liaojing 287	J	STV11-S	MS	S
10	牡丹江 2 号 Mudanjiang 2	J	STV11-S	S	S
11	七山占 Qishanzhan	I	STV11-R	HR	HR
12	秋光 Akihikari	J	STV11-S	MS	S
13	Habataki	I	STV11-R	HR	HR
14	展锦 Sasanishiki	J	STV11-S	HS	HS
15	盐粳 68 Yanjing 68	J	STV11-S	R	R
16	盐粳 933 Yanjing 933	J	STV11-S	S	S
17	盐粳 98 Yanjing 98	J	STV11-S	MS	S
18	盐粳 188 Yanjing 188	J	STV11-S	HS	HS
19	盐粳 48 Yanjing 48	J	STV11-S	S	MS
20	盐粳 218 Yanjing 218	J	STV11-S	R	R
21	盐粳 228 Yanjing 228	J	STV11-S	MS	S
22	盐粳 927 Yanjing 927	J	STV11-S	S	S
23	盐粳 939 Yanjing 939	J	STV11-S	HS	HS
24	盐粳 166 Yanjing 166	J	STV11-S	HS	HS
25	桥科 951 Qiaoke 951	J	STV11-S	HS	HS
26	盐丰 47 Yanfeng 47	J	STV11-S	R	R
27	龙盘 5 号 Longpan 5	J	STV11-S	HS	S
28	辽星 1 号 Liaoxing 1	J	STV11-S	S	MS
29	辽星 21 Liaoxing 21	J	STV11-S	HS	HS
30	辽粳 9 号 Liaojing 9	J	STV11-S	S	MS
31	辽粳 371 Liaojing 371	J	STV11-S	HS	HS
32	辽粳 294 Liaojing 294	J	STV11-S	HS	HS
33	盐粳 50 Yanjing 50	J	STV11-S	S	MS
34	盐粳 16 Yanjing 16	J	STV11-S	HS	HS
35	沈农 9816 Shennong 9816	J	STV11-S	HS	S
36	辽盐 2 号 Liaoyan 2	J	STV11-S	R	R
37	盐粳 456 Yanjing 456	J	STV11-S	S	MS
38	沈农 9816 Shennong 9816	J	STV11-S	S	S
39	沈农 9903 Shennong 9903	J	STV11-S	HS	S
40	港源 8 号 Gangyuan 8	J	STV11-S	R	R
41	铁粳 1 号 Tiejing 1	J	STV11-S	S	HS
42	铁粳 7 号 Tiejing 7	J	STV11-S	MS	S
43	辽粳 5 号 Liaojing 5	J	STV11-S	S	S
44	辽粳 326 Liaojing 326	J	STV11-S	MS	MS
45	LDC119	J	STV11-S	S	S
46	抗盐 100 Kangyan 100	J	STV11-R	HR	HR
47	辽盐 241 Liaoyan 241	J	STV11-S	S	S
48	铁粳 12 Tiejing 12	J	STV11-S	S	S
49	铁粳 9 号 Tiejing 9	J	STV11-S	S	MS
50	铁粳 11 Tiejing 11	J	STV11-S	S	S
51	铁粳 7 号 Tiejing 7	J	STV11-S	S	S
52	富禾 90 Fuhe 90	J	STV11-S	MS	S
53	美锋 9 号 Meifeng 9	J	STV11-S	S	S
54	美锋 1 号 Meifeng 1	J	STV11-S	S	MS
55	铁粳 6 号 Tiejing 6	J	STV11-S	S	S
56	A1	J	STV11-R	R	R

续表 1：

编号 Number	品种(系)名称 Variety (or line) name	亚种属性 Subspecy	基因型 Genotype	抗病鉴定 Phenotype	
				2014	2015
57	A2	J	STV11-R	HR	R
58	A3	J	<i>STV11-R</i>	R	HR
59	A4	J	<i>STV11-R</i>	R	HR
60	A5	J	<i>STV11-R</i>	R	R
61	A6	J'	<i>STV11-R</i>	HR	R
62	A7	J'	<i>STV11-R</i>	R	R
63	A8	J'	<i>STV11-R</i>	HR	HR
64	A9	J'	<i>STV11-R</i>	R	HR
65	A10	J'	<i>STV11-R</i>	HR	R
66	A11	J'	<i>STV11-R</i>	R	R
67	A12	J'	<i>STV11-R</i>	HR	R
68	A13	J'	<i>STV11-R</i>	R	R
69	A14	J'	<i>STV11-R</i>	R	HR
70	A15	J'	<i>STV11-R</i>	R	R
71	A16	I'	STV11-R	R	HR
72	A17	I'	STV11-R	HR	R
73	A18	I'	STV11-R	R	R
74	A19	J	STV11-R	HR	R
75	A20	J'	STV11-R	R	R
76	A21	J'	STV11-R	HR	HR
77	A22	J'	STV11-R	R	R
78	A23	J'	STV11-R	HR	R
79	A24	J'	STV11-R	R	R
80	A25	J'	STV11-R	R	R
81	A26	J'	STV11-R	HR	HR
82	A27	J'	<i>STV11-R</i>	R	R
83	B1	J	STV11-R	R	HR
84	B2	J	STV11-R	R	HR
85	B3	J	STV11-R	R	HR
86	B4	J'	STV11-R	R	R
87	B5	J'	STV11-R	HR	HR
88	B6	J'	STV11-R	R	R
89	生拔 Shengba	J	<i>STV11-S</i>	S	MS
90	接冠 Jieguan	J	<i>STV11-S</i>	MS	S
91	取手 1 号 Toride 1	J	<i>STV11-S</i>	S	S
92	誉锦 Yujin	J	<i>STV11-S</i>	S	S
93	青系 96 Aokei 96	J	<i>STV11-S</i>	S	MS
94	福锦 Fukunishiki	J	<i>STV11-S</i>	S	S
95	一目惚 Hitomebore	J	<i>STV11-S</i>	MS	S
96	福响 Fukuhibiki	J	<i>STV11-S</i>	HS	HS
97	岁华 Suihua	J	<i>STV11-S</i>	S	HS
98	丰锦 Toyonishiki	J	<i>STV11-S</i>	S	S
99	新秋誉 Xinqiuyu	J	<i>STV11-S</i>	MS	S
100	秋田小町 Akitakomachi	J	<i>STV11-S</i>	S	S
101	初星 Hatsuboshi	J	<i>STV11-S</i>	S	S
102	出羽粲 Chuyucan	J	<i>STV11-S</i>	S	MS
103	农林 3 号 Norin 3	J	<i>STV11-S</i>	MS	S
104	秀峰 Syuuhou	J	<i>STV11-S</i>	S	S
105	山形 80 Yamagata 80	J	<i>STV11-S</i>	MS	S

HR—高抗；R—抗病；MS—中感；S—感病；HS—高感；J—典型粳稻；J'—偏粳型；I—典型籼稻；I'—偏籼型。编号 1~10 为对照材料,11~14 为群体亲本,15~55 为辽宁育种材料,56~88 为群体后代 *STV11-R* 型材料,89~105 为日本粳型材料。

HR, Highly resistant; R, Resistant; MS, Moderate susceptible; S, Susceptible; HS, Highly susceptible; J, Typical *japonica*; J', *japonicalinous*; I, Typical *indica*; I', *indicalinous*. Numbers of 1—10 are control groups, 11—14 are parents of groups, 15—55 are varieties (or lines) from Liaoning Province; 56—58 are offsprings of the group with *STV11-R*; 89—105 are Japanese varieties (or lines).

2.3 供试材料抗病鉴定分析

表1显示了2014—2015两个生长季的抗病鉴定情况。抗病对照材料及群体亲本七山占、Habataki在两年发病率均低于5%,感病对照及群体亲本秋光、屈锦两年均为感或高感,证实了抗病鉴定的准确性。辽宁材料中,STV11-R型品种抗盐100两年结果均为高抗;STV11-S型材料中盐粳68、盐丰47、盐粳218、辽盐2号及港源8号表现为抗(高亮标记),其余均为感病及高感。两群体后代STV11-R型两年结果均为抗或高抗,STV11-S型材料均未达到抗,表现为中感、感及高感(由于材料众多,数据未列出)。

2.4 抗盐100系谱分析

供试材料中辽宁审定品种仅抗盐100携带STV11-R抗性基因,有必要对其进行系谱分析。抗盐100于1994年审定^[22],由于其耐盐能力较强,多年在辽宁滨海盐碱稻区具有一定的种植面积,抗盐100母本为N84-5,父本丰锦,有性杂交后通过系谱选育获得。父本丰锦来源于日本,为典型粳稻,检测结果为STV11-S型;母本N84-5为农艺性状较好的粳型耐盐材料,基因型为STV11-R,表明抗盐100的抗性基因来源于其粳稻亲本。

3 讨论

功能性标记qstvl1可以对来源于粳稻品种Kasalath的抗条基因STV11做出准确鉴定,应用效果较好;对比表型鉴定,携带STV11-R位点品种(系)均表现为抗及高抗条纹叶枯病,表明STV11基因在辽宁抗条育种上具有重要利用价值。本研究成功筛选出遗传背景为粳型STV11-R型材料多份,其中审定品种1份(抗盐100),粳粳交后代材料30份。

粳粳分化是亚洲栽培稻分化的主流^[23-26],随着基因定位及克隆的进展,亚种间有利基因的渗入应用得以实现^[15-17];而来源于粳稻品种Kasalath的抗条纹叶枯病基因STV11在辽宁育种材料中极少被利用,这值得探讨。笔者认为,首先,STV11克隆较晚,缺乏功能性标记进行辅助选择;其次,抗源多来源于粳稻,粳粳交育种需要通过回交及复交克服诸多困难,造成该基因位点的渗入几率大大降低;而且由于环境影响灰飞虱的迁移,条纹叶枯病的发生年际间差异较大,田间选择较难。

本研究筛选出几份基因型为STV11-S、表型为

抗的粳稻资源,其基因型与表型未共分离,这些品种在辽宁滨海稻区均多年大面积种植,未出现大面积条纹叶枯病发生;同样,Wang等^[15]研究中亦有两份材料Patnai 23*及JC92*存在同样情况,上述材料是否含有其他抗条主效QTL(qstvl1^{IR24}, qstvl1^{TQ}, qstvl1^{SG})需进一步调查。目前来看,由于这几份材料抗性未达到高抗,且缺乏分子标记进行辅助选择,开展相关的MAS工作较难。

综上所述,目前辽宁地区抗条纹叶枯病水稻品种缺乏,应尽快引入抗性基因以解决这一问题;文中研究表明抗性基因STV11在辽宁地区应用效果较好,并成功筛选出了可用分子标记及抗性资源,为抗条品种的选育奠定了坚实的基础;但品种的选育需要关注众多的农艺性状,本研究中鉴定的抗盐100,相比于目前主栽品种,农艺性状较差,群体后代抗性资源农艺性状亦不突出,很难达到审定推广的目标,后续工作需要利用上述资源开展分子标记辅助育种,进行抗条纹叶枯病品种的选育。

参考文献:

- [1] Jiang H C, Feng Y T, Bao L, et al. Improving blast resistance of Jin 23B and its hybrid rice by marker-assisted gene pyramiding. *Mol Breeding*, 2012, 30: 1679-1688.
- [2] Ni D H, Song F S, Ni J L, et al. Marker-assisted selection of two-line hybrid rice for disease to rice. *Field Crops Res*, 2015, 184: 1-8.
- [3] Ishimaru K, Hirotsu N, Madokai Y, et al. Loss of function of the IAA-glucose hydrolase gene. *Nat Genet*, 2013, 45(6): 707-713.
- [4] Fan C C, Xing Y Z, Mao H L, et al. GS3, a major QTL for grain length and weight and minor QTL for grain. *Theor Appl Genet*, 2006, 112: 1164-1171.
- [5] Qu S H, Liu G F, Zhou B, et al. The broad-spectrum blast resistance gene *Pi9* encodes a multigene family in rice. *Genetics*, 2006, 172: 1901-1914.
- [6] Zhu X Y, Chen S, Yang J Y, et al. The identification of *Pi50* (t), a new member of the rice blast resistance *Pi2/Pi9* multigene family. *Theor Appl Genet*, 2012, 124: 1295-1304.
- [7] Andersen J R, Lubberstedt T. Functional markers in plants. *Trends Plant Sci*, 2002, 8(11): 554-560.
- [8] Wang S K, Wu K, Yuan Q B, et al. Control of grain size, shape and quality by *OsSPL16* in rice. *Nat Genet*, 2012, 44(8): 1-6.
- [9] Ramadevi S J S, Singh K, Umakanth B, et al. Development and identification of novel rice blast resistant sources and their characterization using molecular markers. *Rice Sci*, 2015, 22(6): 300-308.

- [10] Fjellstrom R, Conaway-Bormans C A. Development of DNA markers suitable for marker assisted selection of three *Pi* genes conferring resistance to multiple *Pyricularia grisea* pathotypes. *Crop Sci*, 2004, 44: 1790-1798.
- [11] Hu B, Wang W, Ou S J, et al. Variation in *NRT1.1B* contributes to nitrate-use divergence between rice subspecies. *Nat Genet*, 2015, 47: 834-838.
- [12] 陈涛, 骆名瑞, 张亚东, 等. 粳稻 BT 型细胞质雄性不育恢复基因功能标记的开发与应用. 中国水稻科学, 2013, 27(3): 259-264.
Development and application of a functional marker associated with fertility-restoring-gene for BT-type cytoplasmic male sterility (CMS) in japonica rice. *Chin J Rice Sci*, 2013, 27(3): 259-264. (in Chinese with English abstract)
- [13] 姚姝, 陈涛, 张亚东, 等. 分子标记辅助选择聚合水稻暗胚乳突变基因 *Wx-mq* 和抗条纹叶枯病基因 *Stv-bⁱ*. 中国水稻科学, 2010, 24(4): 341-347.
Pyramiding of translucent endosperm mutant gene *wx-mq* and rice stripe disease resistance gene *Stv-bⁱ* by marker-assisted selection in rice (*Oryza sativa*). *Chin J Rice Sci*, 2010, 24(4): 341-347. (in Chinese with English abstract)
- [14] 王才林. 江苏省水稻条纹叶枯病抗性育种研究进展. 江苏农业科学, 2006(3): 1-5.
Wang C L. Advances in breeding of rice with resistance to rice stripe disease in Jiangsu, China. *Jiangsu Agric Sci*, 2006(3): 1-5. (in Chinese)
- [15] Wang Q, Liu Y Q, He J, et al. *STV11* encodes a sulphotransferase and confers durable resistance to rice stripe virus. *Nat Commun*, 2014, 05: 1-8.
- [16] Zhang Y X, Wang Q, Jiang L, et al. Fine mapping of *qSTV11^{KAS}*, a major QTL for rice stripe disease resistance. *Theor Appl Genet*, 2011, 122(8): 1591-1604.
- [17] Sun J, Liu D, Wang J Y, et al. The contribution of intersub-specific hybridization to the breeding of super-high-yielding japonica rice in northeast China. *Theor Appl Genet*, 2012, 125(6): 1149-1157.
- [18] 陈温福, 潘文博, 徐正进. 我国粳稻生产现状及发展趋势. 沈阳农业大学学报, 2006, 37(6): 801-805.
Chen W F, Pan W B, Xu Z J. Current situation and trends in production of japonica rice in China. *J Shenyang Agric Univ*, 2006, 37(6): 801-805. (in Chinese with English abstract)
- [19] 周彤, 周益军, 程兆榜, 等. 粳稻品种对水稻条纹叶枯病的抗性鉴定及抗病品种镇稻 88 的遗传分析. 植物保护学报, 2007, 34(5): 475-479.
Zhou T, Zhou Y J, Cheng Z B, et al. Identification of resistance to *Rice stripe virus* in japonica rice varieties and analysis for its inheritance of Zhendao 88. *Acta Phytophyl Sin*, 2007, 34(5): 475-479. (in Chinese with English abstract)
- [20] 白雪亮, 王金菊, 周维, 等. 水稻条纹叶枯病的研究进展. 生物学通报, 2007, 42(8): 4-6.
Bai X L, Wang J J, Zhou W, et al. Research advance in *Rice stripe virus*. *Bull Biol*, 2007, 42(8): 4-6. (in Chinese)
- [21] 毛艇, 徐海, 郭艳华, 等. 粳梗稻杂交后代群体形态分化与遗传分化的比较. 中国水稻科学, 2009, 23(3): 323-326.
Mao T, Xu H, Guo Y H, et al. Comparative study on morphological differentiation and genetic differentiation in filial generation of cross between indica and japonica rice. *Chin J Rice Sci*, 2009, 23(3): 323-326. (in Chinese with English abstract)
- [22] 李继开, 郎育农. 水稻新品种“抗盐 100 号”选育技术报告. 盐碱地利用, 1993(3): 4-7.
Li J K, Lang Y N. Breeding technical report of rice new variety Kangyan 100. *Util Sal Alk Land*, 1993(3): 4-7. (in Chinese)
- [23] 孙传清, 王象坤, 吉村淳, 等. 普通野生稻和亚洲栽培稻线粒体 DNA 的 RFLP 分析. 遗传学报, 1998, 25(1): 40-45.
Sun C Q, Wang X K, Ji C C, et al. RFLP analysis on mitochondrial DNA in common wild rice (*O. rufipogon* Griff.) and cultivated rice (*O. sativa* L.). *Acta Genet Sin*, 1998, 25(1): 40-45. (in Chinese with English abstract)
- [24] 梅捍卫, 黎志康, 王一平, 等. “Lemont/特青”重组自交系的六性状籼粳分类. 中国水稻科学, 1997, 11(4): 193-197.
Mei H W, Li Z K, Wang Y P, et al. The indica/japonica classification of Lemont/Teqing recombinated inbred lines (RILs) using Cheng's index. *Chin J Rice Sci*, 1997, 11(4): 193-197. (in Chinese with English abstract)
- [25] 姜国勇, 祁建民, 杨仁崔, 等. 亚洲栽培稻起源与演化. 福建农林大学学报, 2002, 31(1): 5-10.
Jang G Y, Qi J M, Yang R C, et al. Origin evolution and cultivation diversification of Asian cultivated rice. *J Fujian Agric Forestry Univ*, 2002, 31(1): 5-10. (in Chinese with English abstract)
- [26] 蔡星星, 刘晶, 仇吟秋, 等. 籼稻 93-11 和粳稻日本晴 DNA 插入缺失差异片段揭示的水稻籼、粳分化. 复旦学报: 自然科学版, 2006, 45(3): 309-315.
Cai X X, Liu J, Qiu Y Q, et al. Differentiation of indica-japonica rice revealed by insertion/deletion fragments obtained from comparative genomic study of DNA sequences between 93-11 (indica) and Nipponbare (japonica). *J Fudan Univ: Nat Sci*, 2006, 45(3): 309-315. (in Chinese with English abstract)