

野生稻优异基因挖掘及其在水稻育种中的利用研究进展

潘英华^{1,2}, 陈成斌¹, 梁世春¹, 黄娟¹, 徐志健¹, 曾华忠¹, 梁云涛^{1,3*} (1. 广西农业科学院水稻研究所, 广西南宁 530005; 2. 中国农业大学农业与生物技术学院作物遗传育种系, 北京 100193; 3. 中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081)

摘要 野生稻为水稻的野生近缘种, 由于生长在自然环境中, 未受到人为选择, 其中蕴含着大量栽培稻已丢失的优异基因, 是重要的基因宝库。长期以来, 各国科学家不断努力挖掘野生稻的优异种质, 探索其优异性状的内在遗传规律, 用于水稻育种改良。从野生稻优异基因挖掘和利用的角度出发, 系统回顾了近几年野生稻的不育性、抗虫性、抗病性以及抗逆性等优异性状的研究进展, 并对现存的问题和采取的对策进行了探讨。

关键词 野生稻; 不育; 抗虫; 抗病; 抗逆

中图分类号 S511 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2013)24-09908-03

Research Progress and Discovery of Favorable Genes of Wild Rice in Rice Breeding

PAN Ying-hua et al (Rice Institute of Guangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanning, Guangxi 530005)

Abstract Wild rice is wild relative of rice cultivars. Under natural environment, without artificial selection, wild rice contains a lot of excellent characters. Wild rice is valued as a unique source of genetic variation. Scientists discover excellent characters of wild rice, study inheritance of excellent characters. Starting from the perspective of excellent gene mining and utilization, the research advance of excellent characters of wild rice, such as sterility, insect resistance, disease and stress resistance were reviewed, the existing problems and countermeasures were discussed.

Key words Wild rice; Male sterility; Insect resistance; Disease resistance; Stress resistance

水稻是全球第二大粮食作物, 稻属包括 22 个种, 其中含有 20 个野生稻种和 2 个生产上应用的栽培种^[1]。野生稻是栽培稻的祖先^[2], 由于分布广泛, 野生稻蕴含着宝贵而丰富的基因资源。野生稻主要分布在东南亚、南亚、非洲东部和南部许多地区^[3-4]、中美、南美、澳大利亚、印度尼西亚、新几内亚及斯里兰卡等地区^[5]。野生稻多分布于冲积平原或是河脉附近地区^[6-7], 分布于马来西亚, 尼泊尔、越南湄公河一带, 泰国、老挝, 缅甸全境^[8]。我国的野生稻分布东起台湾桃园(121°15'E), 西至云南省盈江县(97°56'E), 南起海南省三亚市(18°09'N), 北抵江西省东乡县(28°14'N)^[9]。野生稻分布广泛, 具有极强的自然适应性和许多独特的特点。

野生稻经过漫长的自然选择, 具备许多非生物抗性以及独特的性状。例如野生稻具有的雄性不育特性、耐旱及抗褐飞虱、白背飞虱、黑尾叶蝉、白叶枯病、稻瘟病、纹枯病等特点^[5]。如何挖掘和利用野生稻中优异的基因来改良栽培稻, 成为水稻研究和育种中亟待解决的问题。

在育种利用上, 科学家们利用传统的杂交与回交手段, 将野生稻中的有利基因导入到栽培稻中, 获得了具有各种特点和优良性状的品种。随着生物技术的发展, 研究者们利用标记、转基因及测序等技术对野生稻进行了深入的研究与挖

掘。随着常规手段和现代生物技术的结合, 野生稻的大量优异基因会被挖掘利用, 不断提高水稻的抗逆、品质和产量水平, 对水稻的生产产生巨大的影响。

1 野生稻优异基因的挖掘

1.1 育性相关基因的研究进展 研究表明, 野生稻的育性受主效基因和微效基因的控制。野败型不育系的育性恢复性状受两对独立的显性基因控制^[10]。恢复基因 *Rf-3* 被定位于 1 号染色体上^[11], 恢复基因 *Rf4* 被定位在 10 号染色体长臂标记 RM171 与 RM6737 之间^[12]。有研究定位了 1 个控制育性的主效 QTL *qRf-10* 与 3 个微效 QTL^[13]。控制野败型细胞质雄性不育的基因 WA352 被克隆, 该基因与核基因编码的线粒体定位蛋白 COX11 互作, 2 个由核编码的恢复基因 *Rf3* 与 *Rf4* 会不同程度抑制 WA352 的表达, 从而使育性恢复^[14]。

在对红莲型育性相关基因进行研究发现, *orfH79* 是水稻红莲型细胞质的雄性不育基因, 被定位在 *atp6* 基因的下游^[15]。*orfH79* 在平衡雄配子体的发育及根的生长方面起着关键作用^[16]。红莲型的恢复育性基因, *Rf5* 与 *Rf6* 被定位在 10 号染色体上, *Rf5* 与标记 RM3150 共分离, *Rf6* 与标记 RM5373 共分离^[17]。甘氨酸蛋白 GRP162, 与 *Rf5* 直接相互作用, 对恢复育性起着重要作用^[18]。

对矮败型育性相关基因和水稻矮败型育性恢复基因研究, 检测到 1 个 10 号染色体上的主效 QTL 和分别处于 3 个染色体上的 3 个微效 QTL^[19]。

1.2 抗虫基因的挖掘研究进展 60% 的野生稻都具有抗虫的特性。已经有 23 个抗褐飞虱 QTL 被定位。来自药用野生稻的抗褐飞虱的基因 *Bph14* 已被克隆, 该基因编码 1 个亮氨酸富集蛋白 (CC-NB-LRR), 识别害虫的入侵信号并激活防御机制^[20]。普通野生稻中抗褐飞虱的 2 个 QTL *bph20(t)* 被定位在 6 号染色体标记 RM435 与 RM540 之间, *bph21(t)* 被定位在 10 号染色体上标记 RM222 与 RM244 之间^[21]。Qiu 等

基金项目 广西自然科学基金项目(桂科青 0991053); 广西农业科学院基本科研业务专项(200923); 广西农业科学院面上项目(2007027); 广西自然科学基金项目(桂科青 0933001z, 桂科青 0832001z); 广西农业科学院院基金项目(200901Z); 广西农业科学院发展基金项目(2005002z); 广西农业科学院科技发展基金项目(桂农科 2012JZ02); 广西科学研究与技术开发计划项目(桂科攻 1123001-3A)。

作者简介 潘英华(1981-), 女, 广西田东人, 助理研究员, 硕士, 从事水稻育种工作, E-mail: panyinghua2008@163.com。* 通讯作者, 助理研究员, 硕士, 从事水稻分子生物学, E-mail: Lian-gyt@sina.com。

收稿日期 2013-07-22

将阔叶野生稻抗稻飞虱基因 *Bph6* 定位在 4 号染色体 1.9cM 的区间内^[22]。有研究者用澳洲野生稻与粳稻 *Junambyeo* 杂交,利用获得的后代群体与标记,将抗褐飞虱基因 *Bph18* 定位在 12 号染色体的标记 RM511 与 RM1584 之间^[23]。广西野生稻的抗褐飞虱基因 *BPH27* 被定位 4 号染色体上 86.3 kb 的区间内,该区间内有 11 个候选基因,其中有 3 个基因编码抗病相关的蛋白^[24]。然而,除了褐飞虱之外,野生稻对其他害虫的抗性研究较少,有研究将普通野生稻中抗白背飞虱的 3 个 QTL 定位在第 2、5、9 号染色体上^[25]。

1.3 抗病基因研究进展 白叶枯病与稻瘟病是水稻病害研究的热点。35 个已鉴定的水稻抗白叶枯病基因中,*Xa21*、*Xa23*、*Xa27(t)*、*Xa29(t)*、*WBB2* 是从野生稻中鉴定的。其中 *Xa21* 源自于西非长雄蕊野生稻^[26],*Xa27* 源自于四倍体小粒野生稻^[27],*Xa27* 编码 1 个未知功能蛋白,依赖于 N 端的信号转导序列定位在质外体中,对白叶枯病菌起着抵抗作用^[28]。*Xa23* 源自于普通野生稻^[29],*Xa29* 源自于药用野生稻^[30],*WBB2* 来源于普通野生稻。源自澳洲野生稻的白叶枯病抗性基因 *Xa-32(t)*,被定位于水稻第 11 染色体上标记 RM2064 ~ RM6293 之间^[31]。郭嗣斌等将小粒野生稻的抗白叶枯病基因导入栽培稻 IR24 中,将其定位在水稻第 11 号染色体长臂上,与标记 RM144 共分离^[32]。通过将来源于疣粒野生稻的新种质 Y76 与“大粒香”回交构建群体,将 *Xa32(t)* 定位在第 12 号染色体长臂上,与标记 RM8216 连锁^[33]。Y73 同样是野生稻和“大粒香”构建的抗白叶枯病的近等基因系,对 Y73 进行白叶枯病菌感染,并进行芯片分析,发现 1 个含有 NAC-保守结构域的基因、葡糖转基酶基因、2 个转录因子的表达在受到白叶枯病感染后上调^[34]。同时,研究者利用 Y73 与高感品种 IR24 构建了抗白叶枯病基因的特异遗传连锁图谱,包含了 155 个 SSR 标记和 56 个 STS 标记,覆盖了基因组上 15 400 cM 的区间^[35]。

从普通野生稻中获得了抗稻瘟病的同源基因 *Pid3-A4*,转基因后发现转基因植株对稻瘟病表现出较高的抗性^[36]。有研究从根茎野生稻中克隆了 1 个具有广谱抗性的抗稻瘟病基因 *Pi54*,该基因属于抗病基因家族 CC-NBS-LRR^[37]。在普通野生稻中研究抗稻瘟病基因 *Pi-ta*,发现 *Pi-ta* 在野生稻中含有 2 种有别于栽培稻的单倍型 H1 与 H2,H2 普遍存在于野生稻中,H1 从 H2 进化而来^[38]。在野生稻抗纹枯病鉴定方面,我国曾在“八五”期间鉴定了 2 000 份具有对纹枯病的抗性的普通野生稻,发现部分中抗纹枯病的材料^[39]。有报道,在印度野生稻、巴蒂野生稻、南方野生稻、药用野生稻等种质中发现抗纹枯病的材料^[40]。Eizenga 等用 2 份抗纹枯病的野生稻作为亲本,与栽培稻 Bengal 杂交构建群体,定位抗纹枯病的 *QTLqShB6* 与抽穗期的 DH-QTL 被定位在同一个区间^[41]。

1.4 野生稻抗逆 QTL 研究 野生稻的抗逆研究主要集中在抗旱、耐冷等方面。对比 3 个居群的东乡野生稻与 15 份栽培稻的苗期抗旱性,发现东乡普通野生稻在 6 个性状方面比栽培稻表现更优良^[42]。利用东乡野生稻与协青早 B 构建

了回交重组自交系,并对其进行苗期抗旱分析,结果表明,东乡野生稻苗期抗旱性表现为质量-数量性状特征,并筛选出了 4 个强抗旱基因渗入系^[43]。对有东乡野生稻背景的 BIL 群体进行全生育期抗旱性鉴定,检测了 12 个与抗旱相关的形态和生理指标,发现单株产量对水分胁迫影响最敏感,通过分析,发现 6 个性状与水稻抗旱性有显著的相关性^[44]。有研究利用普通野生稻与日本晴构建回交重组自交系 BRILs,并进行抗旱 QTL 的定位,6 个以上的抗旱 QTL 被检测到。

有研究以用东乡野生稻和栽培稻构建定位群体,检测到 2 个苗期耐冷 QTL *qRC10-1* 和 *qRC10-2*,对表型的贡献率分别为 34.13% 和 37.02%^[45]。将普通野生稻 W1943 与冷敏感籼稻广陆矮 4 杂交组配群体,定位了 3 个苗期耐冷 QTL,其中贡献率为 40% 的主效 QTL *qCtss11* 被定位在 11 号染色体 60.0 kb 区间内,仅有 6 个候选基因^[46]。从东乡野生稻中分离了 1 个 *bHLH* (basic helix-loop-helix) 基因,编码 1 个类 icel 蛋白,发现该基因被盐胁迫诱导,将其转入到拟南芥中,结果证明转基因拟南芥提高了抗冻与耐盐的能力。

2 野生稻特性的利用

2.1 育性的利用 利用野生稻不育特性的体系有 3 类。利用野生稻不育特性育成不育系最著名的例子为杂交水稻三系配套体系的产生。袁隆平发现,利用雄性不育野生稻成为突破“三系”配套的关键。珍汕 97A 和 V20A 就是用野生稻育成的野败型 (CMS-WA) 不育系。另一类利用野生稻不育特性的是朱英国院士选用海南红芒普通野生稻作母本,与早籼莲塘早杂交和多次回交,育成红莲型 (CMS-HL) 莲塘早不育系^[47]。这一类型的不育系有红莲 A、粤泰 A、粤丰 A 等。第 3 种类型是矮败型,是利用江西矮小野生稻的雄性不育特性育成的不育系。不育系的代表是协青早 A 等^[48]。王云生利用籼型温敏不育系 6311S 转育为矮败型不育系 6311A,从回交后代中获得了单株全不育的株系^[49]。宋昕蔚等选育了广亲和粳稻不育系矮败型春江 95A^[50]。

生产上野败型和红莲型多用于籼型杂交稻,杂交水稻至今已经推广了 1 466.67 万 hm^2 。

2.2 抗虫特性的利用 秦学毅等将普通野生稻的高抗褐飞虱的基因导入栽培稻中,获得一批具有抗性的中间材料^[51]。JENA 用栽培稻与药用野生稻杂交并连续回交获得了具有药用野生稻抗褐飞虱和抗白背飞虱基因的异源单体附加系^[52]。余金文等用药用野生稻作为供体,以栽培稻为受体,回交后获得抗褐飞虱的中间材料^[53]。颜辉煌等用 2 个感虫栽培稻品种作为母本,与抗褐飞虱的药用野生稻杂交,获得表现出野生稻抗性的后代^[54]。黄水金等对 110 份东乡野生稻进行褐飞虱抗性的鉴定,发现其中 6 份单株表现出中等持抗等级^[55]。

2.3 抗病及抗逆特性的利用 国际水稻所从 1969 年开始利用栽培稻与尼瓦拉野生稻杂交,将草状矮缩病的基因转入到栽培稻中,连续育成抗草状矮缩病的 IR28、IR29、IR30、IR32、IR34、IR38、IR40 等系列品种^[56]。长雄野生稻中含有的高抗白叶枯病显性基因 *Xa21*,被转入到栽培稻中,获得了

高抗白叶枯病的新品种^[57]。

在筛选抗稻瘟病的野生稻材料方面,对海南普通野生稻进行稻瘟病抗性鉴定,发现 410 份材料中分别有 5.1% 和 28.5% 的材料对稻瘟病表现高抗和抗^[58]。

有研究将来自野生稻的高抗白叶枯病基因 *Xa23* 导入到恢复系明恢 63,获得了 3 个包含 *Xa23* 的新保持系。将 3 个新保持系与珍汕 97A 杂交,后代也表现抗白叶枯病^[59]。

利用东乡野生稻培育出的强耐冷水稻新品种“东野 1 号”,实现了大面积推广。对由东乡野生稻与协青早 B 构建的 BIL 进行苗期耐冷鉴定,发现 BIL 中 2 份材料为强耐冷材料^[60]。

3 问题与展望

虽然野生稻中包含了大量丰富的抗逆与控制特殊性状基因,但是也保存了许多不利于现代育种要求的性状。

3.1 常规育种效率不高 由于野生稻基因组与栽培稻基因组的差异巨大,远缘杂交存在严重的生殖障碍,后代常出现杂交不亲和、杂种败育,栽后后代性状易分离,稳定时间较长,有利基因与不利基因连锁,导致野生稻在常规育种的过程中利用效率不高。为了克服育种利用问题,常常利用胚挽救技术、原生质体融合以及组织培养技术克服远缘杂交存在的生殖障碍问题。

3.2 分子遗传学背景研究较少 相对于栽培稻,野生稻的染色体组信息更为丰富,因此携带了许多抗逆与特殊性状的基因。由于遗传背景和具体的分子机理并未有系统的信息,所以利用野生稻有利性状时有很大的盲目性。针对野生稻的遗传背景展开研究,利用构建可转化的大片段基因组文库,可以通过转基因技术,将野生稻的大片段克隆转入栽培稻中,从而建立突变体库,展开基因功能研究。已建成的野生稻文库有“非洲巴蒂野生稻 BIBAC 和 TAC 基因文库”、云南药用野生稻 BAC 文库、云南疣粒野生稻 BAC 文库、东乡野生稻 BI-BAC 文库、小粒野生稻 TAC 文库、药用野生稻 BI-BAC 文库、药用野生稻 TAC 文库。这些文库的建立为保存利用野生稻有利基因奠定了重要的资源基础。

3.3 野生稻资源的保护 我国有 8 个省有野生稻分布,由于工业化的发展和人为破坏,如垦荒、挖塘养鱼、放牧、修建基础设施、设立开发区和旅游点以及环境污染、环境恶化等多种因素影响,野生稻正常生长和繁衍的原生境已遭受严重破坏,野生稻的自然群落正在迅速减少甚至濒临灭绝。而广西南宁异位保存圃收集了国内外野生稻 1.281 万份,抗白叶枯病基因 *Xa23* 正是从广西野生稻中发掘并加以利用。南宁野生稻圃收集的多种野生稻种质资源未来将在发掘野生稻抗逆优异基因和利用方面发挥更大作用。

以野生稻资源的丰富性和优良基因的多样性为基础,结合高速发展的生物技术手段,能够拓宽栽培稻的遗传基础,弥补栽培稻的遗传单一性,改良和创造新种质,使栽培稻达到高产、稳产、优质的要求。野生稻的研究与利用,对水稻的生产有着重要的现实意义。

参考文献

- [1] 钟代彬,罗利军,应存山. 野生稻有利基因转移研究进展[J]. 中国水稻科学,2000,14(2): 103-106.
- [2] 丁颖. 丁颖稻作论文选集[M]. 北京:农业出版社,1983:25-28.
- [3] KIAMBI D K, FORD-LLOYD B V, JACKSON M T, et al. Collection of wild rice (*Oryza L.*) in east and Southern Africa in response to genetic erosion [J]. PGR Newsletter, 2005; 142: 10-20.
- [4] REN F, LU B R, LI S, et al. A comparative study of genetic relationships among the AA-genome *Oryza* species using RAPD and SSR markers [J]. Theor Appl Genet, 2003, 108: 113-120.
- [5] 冯国忠,万树青,潘大建. 中国野生稻资源及其抗虫性[J]. 中国野生植物资源, 2002, 2(5): 14-16.
- [6] HARLAN J R. Crops and man [M]. Madison (Wisconsin): American Society of Agronomy and Crop Sciences, 1975.
- [7] OKA H I. Origin of cultivated rice [M]. Tokyo: Elsevier, Amsterdam: JSSP, 1988.
- [8] BAKI B B, CHIN D V, MORTIMER M. Wild and weedy rice in rice ecosystems in Asia—a review [C]. Philippines: International Rice Research Institute, 2000.
- [9] 庞汉华,陈成斌. 中国野生稻资源 [M]. 南宁: 广西科学技术出版社, 2002.
- [10] 高明尉. 野败型杂交水稻带型的初步分析[J]. 遗传学报, 1981, 88(1): 66-74.
- [11] ZHANG G, LU Y, BHARAJ T S, et al. Mapping of the *Rf-3* nuclear fertility-restoring gene for WA cytoplasmic male sterility in rice using RAPD and RFLP markers [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1997, 94(1): 27-33.
- [12] HMADIKHAH A, KARLOV G I. Molecular mapping of the fertility-restoration gene *Rf4* for WA-cytoplasmic male sterility in rice [J]. Plant Breeding, 2006, 125(4): 363-367.
- [13] ZHUANG J Y, FAN Y Y, WU J L, et al. Mapping genes for rice CMS-WA fertility restoration [J]. Yi Chuan Xue Bao, 2001, 28(2): 129-134.
- [14] LUO D P, XU H, LIU Z L, et al. A detrimental mitochondrial-nuclear interaction causes cytoplasmic male sterility in rice [J]. Nature Genetics, 2013, 43: 573-577.
- [15] YI P, WANG L, SUN Q, et al. Discovery of mitochondrial chimeric gene associated with male sterility of HL-rice [J]. Chinese Sci Bull, 2002, 47: 744-747.
- [16] PENG X J, WANG K, HU C F, et al. The mitochondrial gene *orfH79* plays a critical role in impairing both male gametophyte development and root growth in CMS-Honglian rice [J]. BMC Plant Biology, 2010, 10: 125.
- [17] LIU X Q, XU X, TAN P, et al. Inheritance and molecular mapping of two fertility-restoring loci for Honglian gametophytic cytoplasmic male sterility in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Mol Gen Genomics, 2004, 271: 586-594.
- [18] HU J, WANG K, HUANG W, et al. The rice pentatricopeptide repeat protein *RF5* restores fertility in Hong-Lian cytoplasmic male-sterile lines via a complex with the glycine-rich protein *GRP162* [J]. Plant Cell, 2012, 24: 109-122.
- [19] 谢建坤,庄杰云,樊叶杨,等. 水稻 CMS-DA 育性恢复基因定位及其互作分析[J]. 遗传学报, 2002, 29(7): 616-621.
- [20] DU B, ZHANG W L, LIU B F, et al. Identification and characterization of *Bph14*, a gene conferring resistance to brown planthopper in rice [J]. PNAS, 2009, 106(52): 22163-22168.
- [21] YANG L, LI R B, LI Y R, et al. Genetic mapping of *bph20(t)* and *bph21(t)* loci conferring brown planthopper resistance to *Nilaparvata lugens* Stål in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Euphytica, 2012, 183: 161-171.
- [22] QIU Y F, GUO J P, JING S L, et al. High-resolution mapping of the brown planthopper resistance gene *Bph6* in rice and characterizing its resistance in the 9311 and Nipponbare near isogenic backgrounds [J]. Theor Appl Genet, 2010, 121: 1601-1611.
- [23] PHAM T T, PHUONG D, THAI P, et al. Development of backcross recombinant inbred lines between *Oryza sativa* Nipponbare and *O. rufipogon* and QTL detection on drought tolerance [J]. Breeding Science, 2011, 61(1): 76-79.
- [24] HUANG D, QIU Y, ZHANG Y, et al. Fine mapping and characterization of *BPH27*, a brown planthopper resistance gene from wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.) [J]. Theor Appl Genet, 2013, 126: 219-229.
- [25] CHEN J, HUANG D R, WANG L, et al. Identification of quantitative trait loci for resistance to whitebacked planthopper, *Sogatella furcifera*, from an interspecific cross *Oryza sativa* × *O. rufipogon* [J]. Breeding Science, 2010, 60(2): 153-159.

- marine actinomycetes against white spot syndrome virus in penaeid shrimps [J]. *Curr Sci*, 2006, 91(6): 807–811.
- [26] FURUSHITA M, SHIBA T, MAEDA T, et al. Similarity of tetracycline resistance genes isolated from fish farm bacteria to those from clinical isolates [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2003, 69(9): 5336–5342.
- [27] BIYEPA P T, LIN J, BEZUIDENHOUT C C. The role of aquatic ecosystems as reservoirs of antibiotic resistant bacteria and antibiotic resistance genes [J]. *Water Sci Technol*, 2004, 50(1): 45–50.
- [28] CHOPRA I, ROBERTS M. Tetracycline antibiotics, molecular biology and epidemiology of bacterial resistance [J]. *Microb Mol Biol Rev*, 2001, 65(2): 232–260.
- [29] DANG H Y, REN J, SONG L S, et al. Dominant chloramphenicol-resistant bacteria and resistance gene in coastal marine waters of Jiaozhou Bay, China [J]. *World J Microbiol Biotechnol*, 2008, 24(2): 209–217.
- [30] KLAUSEN C, NICOLAISEN M H, STROBEL B W, et al. Abundance of actinobacteria and production of geosmin and 2-methylisoborneol in Danish streams and fish ponds [J]. *FEMS Microbiol Ecol*, 2005, 52(2): 265–278.
- [31] GUTTMAN L, VAN RIJN J. Identification of conditions underlying production of geosmin and 2-methylisoborneol in a recirculating system [J]. *Aquaculture*, 2008, 279(1/4): 85–91.
- [32] HOWGATE P. Tainting of farmed fish by geosmin and 2-methylisoborneol: a review of sensory aspects and of uptake/depuration [J]. *Aquaculture*, 2004, 234(1/4): 155–181.
- [33] WOOD S, WILLIAMS S T, WHITE W R. Microbes as a source of earthy flavours in potable water—a review [J]. *Int Biodeterior Biodegrad*, 2001, 48(1/4): 26–40.
- (上接第 9910 页)
- [26] SONG W L, CHEN L L, KIN H S, et al. A receptor kinase-like protein encoded by the rice disease resistance gene *Xa21* [J]. *Science*, 1995, 270(5243): 1804–1806.
- [27] GU K Y, TIAN D, WU L, et al. R gene expression induced by a type-III effector triggers disease resistance in rice [J]. *Nature*, 2005, 435: 1122–1125.
- [28] WU L F, MEI L G, CHELLAMMA S, et al. *XA27* depends on an amino-terminal signal-anchor-like sequence to localize to the apoplast for resistance to *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* [J]. *Plant Physiol*, 2008, 148(3): 1497–1509.
- [29] 章琦, 赵炳宇, 赵开军, 等. 普通野生稻的抗水稻白叶枯病新基因的鉴定和分子标记定位[J]. *作物学报*, 2000, 26(5): 536–542.
- [30] 谭光轩, 任翔, 翁青妹, 等. 药用野生稻转育后代一个抗白叶枯病新基因的定位[J]. *遗传学报*, 2004, 31(7): 724–729.
- [31] 郑崇珂, 王春连, 于元杰, 等. 水稻抗白叶枯病新基因 *Xa32(t)* 的鉴定和初步定位[J]. *作物学报*, 2009, 35(7): 1173–1180.
- [32] 郭颀斌, 张瑞品, 林兴华. 小粒野生稻抗白叶枯病新基因的鉴定与初步定位[J]. *中国农业科学*, 2010, 43(13): 2611–2618.
- [33] 阮辉辉, 严成其, 安德荣, 等. 疣粒野生稻抗白叶枯病新基因 *Xa32(t)* 的鉴定及其分子标记定位[J]. *西北农业学报*, 2008, 17(6): 170–174.
- [34] WANG X M, ZHOU J, YANG Y, et al. Transcriptome analysis of a progeny of somatic hybrids of cultivated rice (*Oryza sativa* L.) and wild rice (*Oryza meyeriana* L.) with high resistance to bacterial blight [J]. *Journal Phytopathology*, 2013, 161(5): 324–334.
- [35] YONG Y, CHEN L N, YAN C Q, et al. Construction of a genetic linkage map of a bacterial blight resistance rice line derived from *Oryza meyeriana* L [J]. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 2012, 24(5): 846–852.
- [36] LV Q M, XU X, SHANG J J, et al. Functional analysis of *Pid3-A4*, an ortholog of rice blast resistance gene *Pid3* revealed by allele mining in common wild rice [J]. *Genetics and Resistance*, 2013, 103(6): 594–599.
- [37] ALOK D, SOUBAM D, SINGH P K, et al. A novel blast resistance gene, *Pi54rh* cloned from wild species of rice, *Oryza rhizomatis* confers broad spectrum resistance to *Magnaporthe oryzae* [J]. *Funct Integr Genomics*, 2012, 12(2): 215–218.
- [38] HUANG C L, HWANG S Y, CHIANG Y C, et al. Molecular evolution of the *Pi-ta* gene resistant to rice blast in wild rice (*Oryza rufipogon*) [J]. *Genetics*, 2008, 179(3): 1527–1538.
- [39] 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.
- [40] PRASAD B, EIZENGA G C. Rice sheath blight disease resistance identified in *Oryza* spp. accessions [J]. *Plant Dis*, 2008, 92(11): 1503–1509.
- [41] EIZENGA G C, PRASAD B, JACKSON A, et al. Identification of rice sheath blight and blast quantitative trait loci in two different *O. sativa/O. nivara* advanced backcross populations [J]. *Mol Breeding*, 2013, 31(4): 889–907.
- [42] 谢建坤, 胡标林, 万勇, 等. 东乡普通野生稻与栽培稻苗期抗旱性的比较[J]. *生态学报*, 2010, 30(6): 1665–1674.
- [43] 付学琴, 贺浩华, 罗向东, 等. 东乡野生稻渗入系苗期抗旱遗传及生理机制初步分析[J]. *江西农业大学学报*, 2011, 33(6): 845–850.
- [44] 胡标林, 余守武, 万勇, 等. 东乡普通野生稻全生育期抗旱性鉴定[J]. *作物学报*, 2007, 33(3): 425–432.
- [45] 夏瑞祥, 肖宁, 洪义欢, 等. 东乡野生稻苗期耐冷性的 QTL 定位[J]. *中国农业科学*, 2010, 43(3): 443–451.
- [46] MAIKO K, NORIYUKI K, SHOJI Y, et al. Identification and fine mapping of a major quantitative trait locus originating from wild rice, controlling cold tolerance at the seedling stage [J]. *Mol Genet Genomics*, 2010, 284: 45–54.
- [47] 武汉大学遗传研究室. 利用华南野生稻和栽培稻杂交选育三系的研究[J]. *遗传学报*, 1977, 4(3): 219–227.
- [48] 陈大洲. 杂交水稻技术培训教程[M]. 南昌: 江西科学技术出版社, 2010.
- [49] 王云生. 粗型温敏不育系 6311S 的评价及转育为矮败型不育系 6311A 的研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2003.
- [50] 宋昕蔚, 林建荣, 吴明国. 矮败型广亲和粳稻不育系的遗传改良及生物学特性研究[J]. *中国水稻科学*, 2010, 24(6): 595–600.
- [51] 秦学毅, 李容柏, 韦素美. 普通野生稻抗褐稻虱基因导入栽培稻研究[J]. *广西农业科学*, 2002(2): 57–59.
- [52] JENA K K, KHUSH G S. Introgression of genes from *Oryza officinalis* Willd ex Watt to cultivated rice *O. sativa* L. [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1990, 80: 737–745.
- [53] 余文金, 罗科, 郭学兴. 以水稻雄性不育系为母本不经幼胚培养获得 *Oryza sativa* × *O. officinalis* 杂种的研究[J]. *遗传学报*, 1993, 20(4): 348–353.
- [54] 颜辉煌, 胡慧英, 傅强, 等. 栽培稻与药用野生稻杂种后代的形态学和细胞遗传学研究[J]. *中国水稻科学*, 1996, 10(3): 138–142.
- [55] 黄水金, 秦文婧, 涂雪琴. 江西东乡野生稻对褐飞虱的抗性鉴定初报[J]. *江西农业大学学报*, 2012, 24(11): 64–65.
- [56] KHUSH G S. Disease and insect resistance in rice [J]. *Advances in Agronomy*, 1997, 29: 265–341.
- [57] KHUSH G S, BSCALANGCO E, OGAWA A. New gene resistance to bacterial blight from *O. longistaminata* [J]. *Rice Genetics News Letter*, 1990, 7: 221–222.
- [58] 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(6): 8–12.
- [59] ZHOU Y L, UZOKWE V N E, ZHANG C H, et al. Improvement of bacterial blight resistance of hybrid rice in China using the *Xa23* gene derived from wild rice (*Oryza rufipogon*) [J]. *Crop Protection*, 2011, 30(6): 637–644.
- [60] 简水溶, 万勇, 罗向东, 等. 东乡野生稻苗期耐冷性的遗传分析[J]. *植物学报*, 2011, 46(1): 21–27.
- [61] YU C H, YUAN Q H, XU L X, et al. Research on flowering habits and fertility of Gaozhou common wild rice (*Oryza rufipogon*) in Lingshui of Hainan Province [J]. *Agricultural Science & Technology*, 2011, 12(11): 1608–1611, 1614.
- [62] 褚绍尉, 王林, 刘桂富, 等. 广东高州普通野生稻耐铝性及其 QTL 定位[J]. *华北农学报*, 2013(3): 12–18.