

水稻抗白叶枯病基因研究进展

何翔, 翁佳仁* (浙江师范大学化学与生命科学学院, 浙江金华 321004)

摘要 白叶枯病是现今分布广、严重影响水稻生产的细菌病害之一。传统的防治方法很难奏效, 而研究并挖掘白叶枯病抗性基因是最经济、安全、有效、易行和环保的措施。目前, 被鉴定并报道的水稻白叶枯抗性基因有 42 个, 其中有 10 个已被分离克隆。综述近些年水稻白叶枯抗性基因的研究应用进展。

关键词 水稻白叶枯病; 水稻种质资源; 基因定位; 基因克隆

中图分类号 S511 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2018)10-0028-05

Research Advances on Rice Bacterial Blight Resistance Genes

HE Xiang, WENG Jia-ren (College of Chemistry and Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua, Zhejiang 321004)

Abstract Bacterial blight is one of the most widely distributed bacterial diseases affecting rice production today. The traditional methods of prevention and treatment are hard to be effective, but studying and grubbing host-plant resistance gene is the most economical, safe, effective, easy and environmentally friendly measure. At present, 42 rice leaf blight resistance genes were identified and reported, of which 10 have been cloned. This review summarized recent advances in the research of rice leaf blight resistance genes.

Key words Rice bacterial blight; Rice germplasm resources; Gene mapping; Gene cloning

水稻是一种超过 30 亿人需求的主食作物。但是, 水稻种植生产经常受到生物胁迫的影响, 包括由病虫害引起的各种疾病, 以及由于全球变暖和气候变化引起的干旱和洪涝等非生物胁迫的影响。其中由革兰氏阴性菌黄单孢菌水稻变种 (*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*, *Xoo*) 引起的白叶枯病是水稻生产中最严重的细菌性病害, 严重制约着水稻的产量^[1]。

白叶枯病突发、突变性强, 传播侵染的速度非常快, 一旦暴发很难控制水稻的受害程度。目前, 生产上广泛使用化学药剂防治病害, 但白叶枯病是维管束病害, 使用一般化学药剂的防治效果很差, 花费成本很高, 因此, 发掘并应用白叶枯病抗性基因是现今最经济、安全、有效、易行和环保的保护手段。由于 *Xoo* 生理小种的不断分化和新毒性病菌群体的出现, 使一些导入有抗病基因的水稻种质资源在种植一段时间后会失去其抗性^[2], 因此, 发掘鉴定新的水稻广谱抗性基因十分必要。笔者概括近几年水稻白叶枯抗性基因方面取得的进展, 以促进水稻白叶枯病的防治。

1 水稻抗白叶枯病种质资源

水稻种质资源拥有大量丰富的抗病基因资源, 是筛选和培育高产高抗广谱优质水稻新品种的理想材料。长期大量研究成果和实际生产表明, 掌握好抗病基因的出处, 以改良水稻品种抗病性, 是有效针对白叶枯病的一种手段。因此, 挖掘应用水稻抗白叶枯病新品种资源, 对水稻的高产、优质有重大意义。

目前, 被鉴定报道并被国际注册确认的已有 42 个水稻白叶枯抗性基因^[3], 水稻抗白叶枯病基因的来源主要有 4 处: 栽培品种、野生稻种质资源、人工突变及多基因聚合。

在栽培种质中筛选鉴定的抗病基因有 20 多个。鉴定于黄玉的有 *Xa1*^[4-5]、*Xa12*^[6], 鉴定于 Tetep 的有 *Xa2*^[7]、*Xa16*^[8], 鉴定于 IR 系列的有 *Xa4*^[9]、*Xa11*^[10]、*Xa18*^[11]、

Xa40^[12]、*xa42*^[13-14], 鉴定于明恢 63 的有 *Xa3/Xa26*^[15-16]、*xa25*^[17]、*Xa25(t)*^[18]、*Xa30(t)*^[19], 鉴定于扎昌龙的有 *Xa22(t)*^[20]、*Xa31(t)*^[21], 还有其他的一些 *xa8*^[22]、*Xa10*^[23-25]、*xa13*^[26-27]、*Xa14*^[28]、*Xa17*^[29]、*xa33(t)*^[30]、*Xa36(t)*^[31] 等被鉴定。其中, 籼型常规稻又占绝大部分, 如黄玉、Tetep、明恢 63、IR 系列、密阳 23 (*Xa18*)、DV85 (*Xa7*^[32])、DV86 (*xa24(t)*^[33-34])、BJ1 (*xa13*)、TN1 (*Xa14*) 等。

有 11 个基因筛选自野生稻种质资源。鉴定于长药野生稻的 *Xa21*^[35-37], 鉴定于普通野生稻的有 *Xa23*^[38-39]、*Xa30(t)*、*Xa33*^[40]、*Xa38*^[41], 鉴定于小粒野生稻的有 *Xa27*^[42]、*Xa35(t)*^[43], 鉴定于药用野生稻的 *Xa29(t)*^[44]、*xa32(t)*^[45] 在疣粒野生稻中被筛选, *Xa32(t)*^[46] 在澳洲野生稻中被筛选, 鉴定于非洲野生稻的 *xa41(t)*^[47]。

有 4 个基因是从通过物理或化学试剂诱变抗病品种获得新的抗病种质中筛选出的。*xa15*^[48] 被鉴定于物理诱变的新种质 M41 中, *xa19*^[49]、*xa20*^[50]、*xa42* 分别被鉴定于化学试剂诱变的新种质中。

有 10 个是从通过多基因聚合获得新的抗病种质中筛选出的。鉴定于以金刚 30 构建近等基因系 CBB23 的抗病基因 *Xa23*, 鉴定于以 IR24 为遗传背景构建近等基因系抗病基因有 *Xa1* (IRBB1)、*Xa2* (IRBB2)、*Xa3* (IRBB3)、*Xa4* (IRBB4)、*xa5*^[51-53] (IRBB5)、*Xa7* (IRBB7)、*xa13* (IRBB13)、*Xa21* (IRBB21)、*Xa27* (IRBB27)^[54]。

2 水稻抗白叶枯病基因定位

20 世纪初英国遗传学家 Biffen, 证实抗病性是由基因控制, 并且发现和其他的性状一样是独立遗传的。此后, 随着分子标记辅助选择等其他高新技术的应用, 其他新的抗性基因一一被鉴定出来。截至目前, 已被发掘的有 42 个水稻白叶枯抗性基因 (表 1), 已被定位的抗病基因有 34 个, 已被克隆的基因有 10 个。关于除 *xa24(t)* 以外的其他水稻白叶枯病基因的克隆等前人都曾有过综述^[3,58], 为此, 仅对 2015 年至今新鉴定的抗白叶枯病基因作简要介绍。

作者简介 何翔(1988—), 男, 河南信阳人, 硕士研究生, 研究方向: 植物生物技术。* 通讯作者, 硕士研究生, 研究方向: 植物生物技术。

收稿日期 2017-12-04; **修回日期** 2017-12-15

表 1 水稻抗白叶枯病基因的定位、供体及连锁标记
Table 1 Mapping, donor and linkage labeling of rice bacterial blight gene

基因位点 Gene locus	菌株(小种) Strain(race)	供体品种 Variety	染色体 Chromosome	连锁标记 Linkage labeling	参考文献 Reference
<i>Xa1</i>	日本菌株 X-17	黄玉, Java14	4	C600(0 cM), XNpb235(0 cM), U08750(1.5 cM)	[4-5]
<i>Xa2</i>	日本菌株 X-17	Te-tep	4	HZR950-5~HZR970-4(190 kb)	[7]
<i>Xa3/Xa26</i>	印尼菌株 T7174, T7174 等	早生爱国 3, 明恢 63 等	11	XNbp181(2.3 cM), RM224(0.21 cM), Y6855R(1.47 cM)	[15-16]
<i>Xa4</i>	菲律宾菌株 PX025(1)	TKM-6, IR20, IR22	11	XNpb181(1.7 cM), XNpb78(1.7 cM)	[9]
<i>xa5</i>	菲律宾菌株 PX025(1)	DZ192, Ir1545-339	5	RG556(<1 cM), RG207(<1 cM), RM122(0.7 cM), RM390(0.4 cM)	[51-53]
<i>Xa7</i>	菲律宾菌株 PX061(1)	DV85, DV86, DZ78	6	G1091(6.0 cM), AFLP31-10(3 cM) GDSSR02~RM20593(0.21 cM)	[32]
<i>xa8</i>	菲律宾菌株 PX061(1)	PI231128	7	RM214(19.9 cM)	[22]
<i>Xa10</i>	菲律宾 4 个小种	Cas209	11	O072000(5.3 cM), M491~M419(0.28 cM)	[23-25]
<i>Xa11</i>	印尼菌株 T7174	IR944-102-2-3	3	RM347(2.0 cM), KUX11(1.0 cM)	[10]
<i>Xa12</i>	印尼菌株 Xo-7306(V)	黄玉, Java14	4		[6]
<i>xa13</i>	菲律宾小种 6	BJ1	8	RZ28(5.1 cM), G136(3.8 cM), RP7~ST12(9.2 kb)	[26-27]
<i>Xa14</i>	菲律宾小种 5	TN1	4	RG620(20.1 cM), HZR970-8~HZR988-1(0.68 cM)	[28]
<i>xa15</i>	日本小种 I, II, III, IV	M41 诱变体	—		[48]
<i>Xa16</i>	日本小种 VII	Tetep	—		[8]
<i>Xa17</i>	日本小种 II	阿苏稔	—		[29]
<i>Xa18</i>	缅甸菌株	IR24, 密阳 23, 丰锦	—		[11]
<i>xa19</i>	6 个菲律宾小种	IR24 的诱变体 XM5	—		[49]
<i>xa20</i>	6 个菲律宾小种	IR24 的诱变体 XM6	—		[50]
<i>Xa21</i>	菲律宾小种 1, 2, 4, 6	长药野生稻	11	RG103(0 cM)	[35-37]
<i>Xa22(t)</i>	菲律宾菌株 PX061	扎昌龙	11	CR543(7.1 cM), RZ536(10.7 cM), Y6855RA(0.4 cM), G2132B(0.7 cM)	[20]
<i>Xa23</i>	PX099(菲律宾小种 6)	普通野生稻	11	C189(0.8 cM), CP02662(1.3 cM)	[38-39]
<i>xa24(t)</i>	菲律宾小种 1, 2, 4, 6	DV86	2	RM14222~RM14224(10 kb)	[33-34]
<i>xa25</i>	菲律宾小种 9	明恢 63	12	G1314(7.3 cM), R887(3.0 cM) MZ2(0.38 cM), MZ7(0.06 cM)	[17]
<i>Xa25(t)</i>	菲律宾小种 1, 3, 4	明恢 63, 无性系突变体 HX3	4	RM6748(9.3 cM), RM1153(3.0 cM)	[18]
<i>xa26(t)</i>	菲律宾小种 1, 2, 3, 5	Nep Bha Bong	11		[15]
<i>Xa27</i>	菲律宾小种 2, 5	小粒野生稻	6	M964~M1197(0.052 cM)	[42]
<i>xa28(t)</i>	菲律宾小种 2	Lotasail	—		[55]
<i>Xa29(t)</i>	菲律宾小种 1	药用野生稻	1	C904~R596(1.3 cM)	[44]
<i>Xa30(t)</i>	PX099(菲律宾小种 6)	普通野生稻 Y238	11	O3STS(2.0 cM)	[19]
<i>Xa31(t)</i>	OS105	扎昌龙	4	G235~C600(0.2 cM)	[21]
<i>Xa32(t)</i>	菲律宾小种 1, 4~9	澳洲野生稻 C4064	11	ZCK24(0.5 cM)~RM6293(1.5 cM)	[46]
<i>xa32(t)</i>	PX099(菲律宾小种 6)	疣粒野生稻	12	RM20A(1.7 cM)	[45]
<i>xa33(t)</i>	泰国小种 TXO16	Ba7	6	RM30~RM400	[30]
<i>Xa33</i>		普通野生稻, IRGC105710	7	RMWR7.1(0.9 cM)~RMWR7.6(1.2 cM)	[40]
<i>xa34(t)</i>	中国小种 5226		1	RM10929~BGID25(204 kb)	[56]
<i>Xa35(t)</i>	菲律宾小种 PX061, PX0112 等	小粒野生稻	11	RM7654(1.1 cM)~RM6293(0.7 cM)	[43]
<i>Xa36(t)</i>	P6 和 C5	C4059	11	RM224~RM2136(4.5 cM)	[31]
<i>Xa38</i>		普通野生稻 IRGC81825	4		[41]
<i>Xa39</i>	P6 和 CV	PSBRC66	11	RM26985~DM13(97.4 kb)	[57]
<i>Xa40</i>	韩国菌株 K1, K2, K3, K3a	IR65482-7-216-1-2-1-2-1-2	11	RM27320~ID55.WA18-5(80 kb)	[12]
<i>xa41(t)</i>		African wild and cultivated rice 等	—		[47]
<i>xa42</i>	6 个菲律宾小种, 6 个日本小种	IR24, IAS16, XM14	3	RM20572~DT46(34.8 kb)	[13-14]

Xa40 基因是 Kim 等^[12]由籼稻 IR65482-7-216-1-2 衍生的粳稻回交而筛选出的对韩国全部的 *Xoo* 品种(包括 K3a)都有抗性的一个新的抗白叶枯病显性基因。为了鉴定

Xa40 是否是参与抗韩国 *Xoo* 种族的基因,来自于 IR83261-3-7-23-6-2-1-1-2-1-2 的 1 个粳稻品系 11325 被用来分别与 Anmi 品种和 Ilpum 品种杂交,在 11325/Anmi

和 11325 / Ilpum 之间杂交的 2 个 F 群体中检查基因型和表型变异的关联时,发现 11325 / Anmi 和 11325 / Ilpum 杂交组合的 F 个体的分离比率分别为 578 个抗性:209 个易感性和 555 个抗性:241 个易感性,这与 3:1 比率的预期等位基因频率基本一致。遗传分析结果表明,由显性基因介导其抗性。利用 DNA 标记辅助与连锁分析显示,该基因定位在第 11 染色体上 28.14 M 和 28.22M bp 内标记的 RM27320 和 ID55. WA18-5 之间 80 kb 的区域。

xa41(t) 基因是 Hutin 等^[47]在白叶枯病易感基因 *OsSWEET14* 的启动子中对 169 个水稻种质多态性的筛选后,才找到发现的一个单一的等位基因,删除的 18 个碱基对和已知激活该基因的几个 TAL 效应子靶向的结合位点重合,TAL 效应物 *AvrXa7* 和 *Tal5* 由于启动子区中的 18 bp 的缺失阻止了其对于 *OsSWEET14* 的诱导。*OsSWEET14* 基因启动子区的 18 bp 缺失代表一个新的抗性等位基因,命名为 *xa41(t)*。值得注意的是,无论其遗传谱系和地理来源,*xa41(t)* 都只对 50% 的菌株显示出抗性。这一发现表明大多数依赖于靶向 EBE 的 TAL 效应子的菌株,其受到 18-bp 缺失的影响,导致对 *OsSWEET14* 诱导的不足。

xa42 基因是 Constantine 等^[14]通过用 N-甲基-N-亚硝基脲处理易受 6 个菲律宾 *Xoo* 小种和 6 个日本 *Xoo* 小种感染的 IR24,获得抗 *Xoo* 的水稻突变株 XM14。XM14 对 6 个日本 *Xoo* 小种都显示出抗性。再通过对 XM14 × IR24 的 F₂ 代群体分析结果显示出抗性易感性分离约为 1:3,表明是由隐性基因介导其抗性。并且利用 XM14 与对日本 *Xoo* 小种敏感的 Koshihikari 杂交后 F₂ 群体中 10 株最短病变长度的植株测定抗性基因的近似染色体位置,DNA 标记辅助分析表明该基因位于染色体 3 上。IAS16 品系携带有 IR24 的遗传背景,IAS16 × XM14 的 F₂ 群体呈现离散分布。连锁分析显示该抗性基因定位在标记 RM20558 / RM20547 与 RM20580 区间内的遗传距离为 3.9 cM 的区域,进一步在这个区域内作图的标记,以缩小标记区域,最终使其标记 RM20572 和 DT46 之间的 34.8 kb 区域内,在这个 34.8 kb 区域内找到一个候选基因 *LOC_Os06g45960*,再次对该候选基因进行预测,结果发现该基因可能编码的是细胞色素 P450 蛋白。

3 水稻抗白叶枯病基因克隆

抗病基因的克隆是在分子水平上更好地理解寄主抗性机理的前提基础,而对白叶枯病的研究就是理解其相互作用的一个最佳模式。被克隆的水稻白叶枯病抗性基因至今共有 10 个,其中 4 个是隐性抗病基因:*xa5*、*xa13*、*xa24(t)* 和 *xa25*,6 个是显性抗病基因:*Xa21*、*Xa1*、*Xa3/Xa26*、*Xa10*、*Xa23* 和 *Xa27*。

3.1 克隆的隐性抗病基因 *xa5*,编码由 Iyer 等^[52]研究发现的含氨基酸 106 个的小亚基 (*TFIIAγ*);与其感病等位基因的序列差异仅在 2 个核苷酸上,致使第 39 位的谷氨酸(抗病)突变成缬氨酸(感病)而造成功能的转变,并且这种氨基酸位点的突变造成的功能转变也存在其他抗病与感病品种

中,表明其抗病表型与基因型的相关性都是保守的;介导的抗病性不抵御 *Xoo* 的增殖,只针对 *Xoo* 的转移。

xa13,编码的膜蛋白含有氨基酸 307 个,在启动子区域的不同致使与其显性等位基因编码的蛋白产物有差异^[26];专一抗性于菲律宾生理小种 6;与其显性等位基因 *Xa13* 都低水平表达于水稻叶片,但高水平表达于水稻的花序和花粉囊中;几乎不受病原菌和损伤诱导,其显性等位基因 *Xa13* 能受 PXO99 强烈诱导却不受机械损伤诱导。研究发现同时抑制隐性和显性基因的表达,会提高植株的抗性,但会导致水稻雄性不育,说明 *xa13* 基因同时控制水稻的抗病性和花粉的生长发育^[27]。

xa24(t),源自籼稻 DV86,是 Wu 等^[59]利用与携带 *xa13* 的水稻品种等位性测试发现接种菲律宾小种 6 的 DV86 在 F₂ 群体中出现抗性与感病为 7:9 的分离比,而找到的与 *xa13* 不等位、独立遗传的新的隐性抗病基因;编码一个由预测的候选基因 *CG1* 翻译的未知蛋白。水稻在接种白叶枯病原生理小种 6 后候选基因 *CG1* 的表达量急速上升,而且上升的倍数很高^[33]。*xa24(t)* 在水稻整个生长生育期都对生理小种 JL691 和 *Xoo* 生理小种 1、2、4、6 具有很高的抗性。除了水稻 DV86 抗病种质以外,还在 DV85 水稻抗病种质和 AUS295 水稻抗病种质中都发现有抗病基因 *xa24(t)*。

xa25,是 Liu 等^[60]利用图位克隆分离出的新隐性抗病基因;编码一种在真核生物中普遍存在的 MtN3/saliva 家族的蛋白,与其显性等位基因编码蛋白产物的差异只在 8 个氨基酸上;对生理小种 PXO339 有着专一抗性,表达抗性在与其显性等位基因 *Xa25* 同存于一水稻品种中被削弱,与其感病等位基因抗病性的不同可能是由启动子区域内多个位点的差异导致的。此外,显性等位基因 *Xa25* 和显性等位基因 *Xa13* 都是受到 *Xoo* 中特异的 TAL 效应子的诱导而表达,最终使水稻感病。

3.2 克隆的显性抗病基因 *Xa21*,最先被图位克隆分离出的抗病基因;编码的类受体蛋白激酶含有氨基酸 1 025 个,蛋白结构中有与抗病性相关的富含亮氨酸重复序列 (leucine rich repeats,LRRs) 区和丝氨酸/苏氨酸激酶 (serine/threonine kinase,STK) 区,其中 LRRs 与 *Xoo* 的识别有关,STK 与信号传递有关^[37];结构域功能是 Zhang 等^[61]研究发现,配体与 LRR 区有关,并且下游的信号传导由激酶区决定;不依赖于 *Xoo* 的侵染影响而全程都在转录,但其抗病性受到水稻生长发育各个阶段的影响,随着水稻生长发育其抗病性逐渐增强,在分蘖期则完全抗病。

Xa1,编码抗白叶枯病基因产物结构分类中的 NBS-LRR 蛋白。*Xa1* 蛋白含有氨基酸 1 802 个,N-连接糖基化位点有 22 个,LRR 域中的 6 个都位于其第 36 位氨基酸上,因此推测其可能是糖蛋白。Yoshimura 等^[4]研究表明,非亲和及亲和生理小种都能诱导 *Xa1* 的表达,推测 *Xa1* 在识别 *Xoo* 的过程中发挥着功能。

Xa3/Xa26,是经过 DNA 指纹图谱分析、精细定位、接种 *Xoo* 后的表型对比和候选基因的序列分析对比后发现是同

一基因而被这样命名的^[15];有着 3 309 bp 的编码区和仅有的一个 105 bp 大小的内含子,编码的蛋白 LRR-受体激酶含氨基酸 1 103 个;编码区约有一半与 *Xa21* 相似,抗病性在水稻整个生长发育过程中都介导而只有在水稻成熟期 *Xa21* 才介导其抗性。*Zhao* 等^[62]研究发现,*Xa3/Xa26* LRR 结构域可能参与对不同 *Xoo* 小种的识别,同时其表达仅在维管束及周围细胞且是低水平特异表达。

Xa10,是 *Tian* 等^[25]借助图位克隆手段分离出的,随后预测了 6 个基因可能是其候选基因;编码的蛋白含氨基酸 126 个,蛋白结构包含有跨膜螺旋结构 4 个。*Gu* 等^[23]在 IR24 × IRBB10 的 F_2 群体中发现其介导的对 PXO99A (pHM1avr*Xa10*) 的抗性没有遵循孟德尔遗传定律,即分离比不是 3:1;在 IR24 遗传背景下开发出新的 *Xa10* 近等基因系为 IRBB10A 中的表达被生理小种 PXO99A 所诱导,但其不受诱导表达于未接菌或接种不含有 *avr Xa10* 的 PXO99A 中,说明 *Avr Xa10* 能特异诱导 *Xa10* 的表达。

Xa23,是 *Wang* 等^[39]借助图位克隆法在金刚 30 与 CBB23 杂交出的 F_2 代群体中克隆分离出的新的抗病基因,随后对其候选基因进行预测,推测为 *LOC - Os11g37620*;有着广谱高抗性,对 1~7 个中国致病型小种、1~10 个菲律宾小种以及 1~3 个日本小种都有高抗性,并且是完全显性和全生育期抗病;编码的蛋白含有氨基酸 113 个,蛋白与已知的 *Xa10* 蛋白有着一半的同源性,蛋白的跨膜螺旋结构也与 *Xa10* 蛋白有部分重叠,能被在所有 *Xoo* 生理小种中都存在的 *TALE* 效应因子 *Avr Xa23* 所激活;与其感病的等位基因 *xa23* 具有相同的开放阅读框区域 (*ORF113*),感病等位基因 *xa23* 在启动子区域缺少 *Avr Xa23* 的 *TALE* 结合元件 (*EBE*),并发现 *Xa23* 以识别 *Xoo* 的 *TALEs* 来发挥其抗病的功能。

Xa27,只有 1 个外显子没有内含子,是一个非基因内区的基因,能够编码含有 113 个氨基酸且有 α -螺旋结构域的未知蛋白。*Gu* 等^[55]研究发现 *Xa27* 和其感病等位基因编码的蛋白虽然相同,但在水稻接种 *avr Xa27* 后,所显示的结果发现仅抗病基因表达。*Xa27* 的诱导仅发生在感染组织的紧邻处,其异常的表达方式导致对其他相容病原体的抗性。*Xa27* 对亲和或不亲和 *Xoo* 都具有抗性,且在发生部位发现维管束次生细胞壁增厚,推测 *Xa27* 可能通过增加维管束次生细胞壁的厚度以抵御 *Xoo* 的侵害。为了证实推测的准确性,*Wu* 等^[63]通过亚细胞定位的结果发现,*Xa27* 蛋白被定位在水稻叶鞘维管束、木质部薄壁细胞以及根细胞的细胞膜和细胞壁上。

4 小结与展望

Xoo 与抗病基因之间形成如同“军事竞赛”协同进化的矛盾统一体。但随着更多的白叶枯病基因的发掘鉴定,为研究水稻与 *Xoo* 互作机制进一步奠定了理论基础和实践经验。特别是针对 *xa13* 的显性等位基因感病机理的研究^[57],使“基因对基因”的假说理论得到充实。截止目前,已发掘的抗白叶枯病基因多达 42 个,但这些抗病基因大多数存在或多或少的缺点,抗谱狭窄或抗性不足或由隐性基因控制等,导

致在实际生产中利用的有效抗病基因其实并不多。同时,在长期的实际生产中,大范围的种植单一有效基因抗源的种质势必会引起 *Xoo* 种群遗传结构的变化,*Xoo* 生理小种的改变又会导致新育成的新种质失去抗性,如 *Xa4*、*Xa21* 等^[64]。这就要求在白叶枯病抗性基因鉴定克隆的基础上,要更深入地解析抗病基因 *Xoo* 小种的识别及抗性反应的信号传导机制,不断地大力发掘新的抗病基因对我国乃至全世界的水稻生产都具有重要意义。

参考文献

- [1] 刘丙新,李芝娟,石建尧,等. 水稻白叶枯病抗性基因的发掘及在育种中的应用[J]. 中国稻米,2010,16(2):10-15.
- [2] BIMOLATA W, KUMAR A, SAI K R M, et al. Nucleotide diversity analysis of three major bacterial blight resistance genes in rice [J]. PLoS One, 2015,10(3):1-19.
- [3] 李定琴,钟巧芳,曾民,等. 水稻抗白叶枯病基因定位、克隆及利用研究进展[J]. 中国稻米,2017,23(5):19-27.
- [4] YOSHIMURA S, UMEHARA Y, KURATA N, et al. Identification of a YAC clone carrying the *Xa-1* allele, a bacterial blight resistance gene in rice [J]. Theor Appl Genet, 1996,93(1/2):117-125.
- [5] SEOHO S, KIYOUNG K, MUNSIK S, et al. Identification of rice varieties containing bacterial blight resistance gene *Xa1* by SNP marker (16PF*Xa*) [J]. Korean journal of breeding science, 2007,39(1):63-69.
- [6] 鲍思元,谭明谱,林兴华. Genetic mapping of the region including a bacterial blight resistance gene *Xa12* in rice [J]. 亚热带植物科学, 2006,35(3):1-4.
- [7] HE Q, LI D B, ZHU Y S, et al. Fine mapping of *Xa2*, a bacterial blight resistance gene in rice [J]. Molecular breeding, 2006,17(1):1-6.
- [8] NODA T, OHUCHI A. A new pathogenic race of *Xanthomonas campestris* pv. *oryzae* and inheritance of differential rice variety, te-tep to it [J]. Japanese journal of phytopathology, 2009,55(2):201-207.
- [9] LI L J, LUO X F, LIU P Q, et al. Using molecular marker to survey *Xa-4* gene resistant to bacterial leaf blight among hybrid rice combinations commercially grown in Guangxi [J]. Hybrid rice, 2005,20(4):62-63,30.
- [10] GOTO T, MATSUMOTO T, FURUYA N, et al. Mapping of bacterial blight resistance gene *Xa11* on rice chromosome 3 [J]. Japan agricultural research quarterly, 2009,43(3):221-225.
- [11] YAMAMOTO T, OGAWA T. Inheritance of resistance in rice cultivars, Toyonishiki, Milyang 23 and IR 24 to Myanmar isolates of bacterial leaf blight pathogen [J]. Jarq, 1990,24(1):74-77.
- [12] KIM S M, SUH J P, QIN Y, et al. Identification and fine-mapping of a new resistance gene, *Xa40*, conferring resistance to bacterial blight races in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Theoretical & applied genetics, 2015, 128(10):1933-1943.
- [13] LIANG L Q, WANG C Y, ZENG L X, et al. The rice cultivar Baixiangzhan harbours a recessive gene *xa42(t)* determining resistance against *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* [J]. Plant breeding, 2017,136(5):603-609.
- [14] CONSTANTINE B, SATORU T, JUN-ICHI S, et al. Identification and linkage analysis of a new rice bacterial blight resistance gene from XM14, a mutant line from IR24 [J]. Breeding science, 2016,66(4):636-645.
- [15] XIANG Y, CAO Y L, XU C G, et al. *Xa3*, conferring resistance for rice bacterial blight and encoding a receptor kinase-like protein, is the same as *Xa26* [J]. Theoretical & applied genetics, 2006,113(7):1347-1355.
- [16] HUR Y J, JEUNG J U, SANG Y K, et al. Functional markers for bacterial blight resistance gene *Xa3*, in rice [J]. Molecular breeding, 2013,31(4):981-985.
- [17] 王石平,刘沁松,袁猛. 水稻隐性抗白叶枯病主效基因 *xa25* 和它在水稻抗病改良中的应用:CN10255968A [P]. 2012-07-11.
- [18] 杨红. 水稻抗稻瘟病基因 *rbt2* 的分离和抗白叶枯病基因 *Xa25(t)* 的精细定位 [D]. 武汉:华中农业大学, 2008.
- [19] JIN X W, WANG C L, YANG Q, et al. Breeding of near-isogenic line CBB30 and molecular mapping of *Xa30(t)*, a new resistance gene to bacterial blight in rice [J]. Scientia agricultura sinica, 2007,40:1094-1100.
- [20] 谭明谱. 水稻白叶枯病抗性基因 *Xa22(t)* 的克隆 [D]. 武汉:华中农业大学, 2004.
- [21] YANG Q, WANG C T, LIU X Q, et al. Cloning and genetic transformation of the candidate genes for the bacterial blight resistance gene *Xa31(t)* in rice [J]. Chinese agricultural science bulletin, 2011,27(18):223-227.

- [22] VIKAL Y, CHAWLA H, SHARMA R, et al. Mapping of bacterial blight resistance gene *xa8* in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Indian journal of genetics & plant breeding, 2014, 74: 589.
- [23] GU K Y, SANGHA J S, LI Y, et al. High-resolution genetic mapping of bacterial blight resistance gene *Xa10* [J]. Theoretical & applied genetics, 2008, 116(2): 155–163.
- [24] WANG J, TIAN D S, GU K A, et al. Induction of *Xa10*-like genes in rice cultivar *Nipponbare* confers disease resistance to rice bacterial blight [J]. Molecular plant-microbe interactions, 2017, 30(6): 466–472.
- [25] TIAN D S, WANG J X, ZENG X, et al. The rice TAL effector-dependent resistance protein XA10 triggers cell death and calcium depletion in the endoplasmic reticulum [J]. Plant cell, 2014, 26(1): 497–515.
- [26] ANTONY G, ZHOU J H, HUANG S, et al. Rice *xa13* recessive resistance to bacterial blight is defeated by induction of the disease susceptibility gene *Os-11A3* [J]. Plant cell, 2010, 22(11): 3864–3876.
- [27] LI C Y, WEI J, LIN Y J, et al. Gene silencing using the recessive rice bacterial blight resistance gene *xa13* as a new paradigm in plant breeding [J]. Plant cell reports, 2012, 31(5): 851–862.
- [28] BAO S Y, TAN M P, LIN X H. Genetic mapping of a bacterial blight resistance gene *Xa14* in rice [J]. Acta agronomica sinica, 2010, 36(3): 422–427.
- [29] 宁茜, 张维林, 黄佳男, 等. 来源于疣粒野生稻的白叶枯病新抗源的鉴定 [J]. 植物遗传资源学报, 2014, 15(3): 620–624.
- [30] KORINSAK S, SRIPRAKHON S, SIRITHANYA P, et al. Identification of microsatellite markers (SSR) linked to a new bacterial blight resistance gene *xa33* (*t*) in rice cultivar 'Ba7' [J]. Maejo international journal of science & technology, 2009, 3(2): 235–247.
- [31] MIAO L L, WANG C L, ZHENG C K, et al. Molecular mapping of a new gene for resistance to rice bacterial blight [J]. Scientia agricultura sinica, 2010, 43(15): 3051–3058.
- [32] ZHANG Y C, WANG J F, PAN J W, et al. Identification and molecular mapping of the rice bacterial blight resistance gene allelic to *Xa7* from an elite restorer line Zhenhui 084 [J]. European journal of plant pathology, 2009, 125(2): 235–244.
- [33] 高觉璋. 水稻抗白叶枯病基因 *xa24* 的克隆和 *Xa3/Xa26* 转基因株系的创建 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2010.
- [34] 王春台. 水稻白叶枯病抗性基因 *Xa22* (*t*) 和 *xa24* (*t*) 的精细定位和物理图谱的构建 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2000.
- [35] 陈小林, 颜群, 高利军, 等. 水稻白叶枯病抗性基因 *Xa21* 的分子生物学研究进展 [J]. 生物技术通报, 2014, 34(1): 8–14.
- [36] GAN Q, BAI H, ZHAO X F, et al. Transcriptional characteristics of *Xa21*-mediated defense responses in rice [J]. Journal of integrative plant biology, 2011, 53(4): 300–311.
- [37] PARK C J, CANLAS P E, RONALD P C. Establishment of glucocorticoid-mediated transcriptional induction of the rice *XA21* pattern recognition receptor [J]. Journal of plant biology, 2012, 55(1): 43–49.
- [38] WANG C L, ZHANG X P, FAN Y L, et al. *Xa23* is an executor *R* protein and confers broad-spectrum disease resistance in rice [J]. Mol Plant, 2015, 8(2): 290–302.
- [39] WANG C L, FAN Y L, ZHENG C K, et al. High-resolution genetic mapping of rice bacterial blight resistance gene *Xa23* [J]. Molecular genetics & genomics, 2014, 289(5): 745–753.
- [40] KUMAR P N, SUJATHA K, LAHA G S, et al. Identification and fine-mapping of *Xa33*, a novel gene for resistance to *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* [J]. Phytopathology, 2012, 102(2): 222–228.
- [41] ELLUR R K, KHANNA A, GOPALA K S, et al. Marker-aided incorporation of *Xa38*, a novel bacterial blight resistance gene, in PB1121 and comparison of its resistance spectrum with *xa13* + *Xa21* [J]. Scientific reports, 2016, 6(29188): 1–8.
- [42] BIMOLATA W, KUMAR A, SUNDARAM R M, et al. Analysis of nucleotide diversity among alleles of the major bacterial blight resistance gene *Xa27* in cultivars of rice (*Oryza sativa*) and its wild relatives [J]. Planta, 2013, 238(2): 293–305.
- [43] GUO S B, ZHANG D P, LIN X H. Identification and mapping of a novel bacterial blight resistance gene *Xa35* (*t*) originated from *Oryza minuta* [J]. Scientia agricultura sinica, 2010, 43(13): 2611–2618.
- [44] TAN G X, REN X, WENG Q M, et al. Mapping of a new resistance gene to bacterial blight in rice line introgressed from *Oryza officinalis* [J]. Acta genetica sinica, 2004, 31(7): 724–729.
- [45] 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.
- [46] 闫影. 水稻抗白叶枯病新基因 *Xa32* (*t*) 的精细定位 [D]. 南宁: 广西大学, 2011.
- [47] HUTIN M, SABOT F, GHESQUIÈRE A, et al. A knowledge-based molecular screen uncovers a broad-spectrum *OsSWEET14* resistance allele to bacterial blight from wild rice [J]. Plant journal, 2015, 84(4): 694–703.
- [48] KINOSHITA T. Report of the committee on gene symbolization nomenclature and linkage groups [J]. Rice genet news, 1995, 12: 24–93.
- [49] TAURA S, OGAWA T, YOSHIMURA A, et al. Identification of a recessive resistance gene in induced mutant line XM5 of rice to rice bacterial blight [J]. Japanese journal of breeding, 2008, 41(3): 427–432.
- [50] TAURA S, OGAWA T, YOSHIMURA A, et al. Identification of a recessive resistance gene to rice bacterial blight of mutant line XM6, *Oryza sativa* L. [J]. Japanese journal of breeding, 1992, 42(1): 7–13.
- [51] BLAIR M W, GARRIS A J, IYER A S, et al. High resolution genetic mapping and candidate gene identification at the *xa5*, locus for bacterial blight resistance in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Theoretical & applied genetics, 2003, 107(1): 62–71.
- [52] IYER A S, MCCOUCH S R. The rice bacterial blight resistance gene *xa5* encodes a novel form of disease resistance [J]. Molecular plant-microbe interactions, 2004, 17(12): 1348–1354.
- [53] JIANG G H, XIA Z H, ZHOU Y L, et al. Testifying the rice bacterial blight resistance gene *xa5* by genetic complementation and further analyzing *xa5* (*Xa5*) in comparison with its homolog *TFIIAγ1* [J]. Molecular genetics & genomics, 2006, 275(4): 354–366.
- [54] 高社娟, 唐善军, 陈友德, 等. 水稻抗白叶枯病种质资源 [J]. 中国种业, 2016(8): 26–29.
- [55] GU K Y, YANG B, TIAN D S, et al. *R* gene expression induced by a type-III effector triggers disease resistance in rice [J]. Nature, 2005, 435(7045): 1122–1125.
- [56] CHEN S, LIU X Q, ZENG L X, et al. Genetic analysis and molecular mapping of a novel recessive gene *xa34* (*t*) for resistance against *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* [J]. Theoretical & applied genetics, 2011, 122(7): 1331–1338.
- [57] MIAO L L, WANG C L, ZHENG C K, et al. Molecular mapping of a new gene for resistance to rice bacterial blight [J]. Scientia agricultura sinica, 2010, 43(15): 3051–3058.
- [58] 王涛, 王长春, 胡海涛, 等. 6个巴克隆水稻白叶枯病抗性基因及其作用机理(综述) [J]. 浙江农业学报, 2011, 23(6): 1282–1289.
- [59] WU X M, LI X H, XU C G, et al. Fine genetic mapping of *xa24*, a recessive gene for resistance against *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* in rice [J]. Theoretical & applied genetics, 2008, 118(1): 185–191.
- [60] LIU Q S, YUAN M, ZHOU Y, et al. A paralog of the MtN3/saliva family recessively confers race-specific resistance to *Xanthomonas oryzae* in rice [J]. Plant, cell & environment, 2011, 34(11): 1958–1965.
- [61] ZHANG J, LI X, JIANG G, et al. Pyramiding of *Xa7* and *Xa21* for the improvement of disease resistance to bacterial blight in hybrid rice [J]. Plant breeding, 2006, 125(6): 600–605.
- [62] ZHAO J, FU J, LI X H, et al. Dissection of the factors affecting development-controlled and race-specific disease resistance conferred by leucine-rich repeat receptor kinase-type *R* genes in rice [J]. Theoretical & applied genetics, 2009, 119(2): 231–239.
- [63] WU L F, GOH M L, SREEKALA C, 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 physiology, 2008, 48(3): 1497–1509.
- [64] 邓其明, 周宇嫻, 蒋昭雪, 等. 白叶枯病抗性基因 *Xa21*, *Xa4* 和 *Xa23* 的聚合及其效应分析 [J]. 作物学报, 2005, 31(9): 1241–1246.