

## 评述与展望

### Review and Progress

## 柑橘抗病基因同源序列(RGA)研究进展

张艳芳<sup>✉</sup>, 温寿星<sup>✉</sup>, 黄镜浩<sup>✉</sup>, 包榕<sup>✉</sup>, 蔡子坚<sup>✉</sup>

福建省农业科学院果树研究所, 福州, 350013

✉ 通讯作者: zhangyanfangyes@gmail.com ✉ 作者

分子植物育种, 2012 年, 第 10 卷, 第 54 篇 doi: 10.5376/mpb.cn.2012.10.0054

收稿日期: 2012 年 11 月 07 日

接受日期: 2012 年 11 月 24 日

发表日期: 2012 年 12 月 12 日

这是一篇采用 Creative Commons Attribution License 进行授权的开放取阅论文。只要对本原作有恰当的引用, 版权所有人允许并同意第三方无条件的使用与传播。

引用格式(中文):

张艳芳等, 2012, 柑橘抗病基因同源序列(RGA)研究进展, 分子植物育种(online) Vol.10 No.54 pp.1396-1400 (doi: 10.5376/mpb.cn.2012.10.0054)

引用格式(英文):

Zhang et al., 2012, Research Advances in Resistance Gene Analogs (RGA) of Citrus, Fenzi Zhiwu Yuzhong (online) (Molecular Plant Breeding) Vol.10 No.54 pp.396-1400 (doi: 10.5376/mpb.cn.2012.10.0054)

**摘要** 柑橘是世界最重要的的水果之一。随着柑橘推广面积的扩大, 柑橘病害也愈发严重。抗病育种是解决这一问题的根本办法。抗病基因同源序列可为抗病育种提供基因资源。本文详细介绍了通过 PCR 扩增获得柑橘 RGA 的研究进展, 提出生物信息学手段获得柑橘 RGA 是简便有效的途径, 并对柑橘 RGA 的应用前景进行了展望。

**关键词** 柑橘; 抗病基因同源序列; 生物信息学

## Research Advances in Resistance Gene Analogs (RGA) of Citrus

Zhang Yanfang<sup>✉</sup>, Wen Shouxing<sup>✉</sup>, Huang Jinghao<sup>✉</sup>, Bao Rong<sup>✉</sup>, Cai Zijian<sup>✉</sup>

Pomological Institute, Fujian Academy of Agricultural Sciences, Fuzhou, 350013, P.R. China

✉ Corresponding author, zhangyanfangyes@gmail.com; ✉ Authors

**Abstract** Citrus is one of the most important fruits in the world. With the expansion of the planting area of citrus, citrus diseases are worsening more and more. Breeding disease resistant variety is considered the fundamental way to solve this problem. Resistance gene analog sequences can provide genetic resources for breeding disease resistant varieties. This paper comprehensively introduced the research progress of the citrus RGA obtained by PCR amplification, and proposed a simple and effective way by means of bioinformatics to obtain citrus RGA, and also discussed the prospect of citrus RGA application.

**Keywords** Citrus; Resistance gene analogs; Bioinformatics

### 研究背景

柑橘是世界第一大水果。目前对柑橘生产危害最为严重的病害有黄龙病、溃疡病、衰退病等(Gmitter et al., 2012)。采用药剂防治虽然也有一定的效果, 但势必造成环境污染, 而且易导致食品安全问题; 持续用药, 病原物可能会产生抗药性(Behlau et al., 2011), 从而会加大防治难度。喷施农药虽然有一定的功效, 但长期喷施容易带来 3R (Residue, Resistance, Resurgence)问题。因此抗病育种成为柑橘育种的重要目标之一。如果成功分离和克隆 R 基因, 直接在基因水平上开展基因工程育种, 就能有效加快抗病育种进程。

植物抗病基因(Resistance gene, R 基因)的克隆与分析已经成为植物抗病育种的研究热点。1992 年

玉米抗圆斑病基因 *Hml* 被克隆, 这是世界上第一个被克隆的 R 基因(Johal and Briggs, 1992)。之后有学者发现 R 基因的序列同源性较高, 编码的蛋白质具有相似的结构域(Ellis et al., 1995; Song et al., 1995; Lawrence et al., 1995; Grant et al., 1995; Zhou et al., 1995; Hammond-Kosack and Kanyuka, 2007)。Kanazin 等(1996)利用 R 基因产物的保守结构域设计引物对植物 DNA 进行扩增, 发现扩增产物与 R 基因同源性较高, 将其称之为 resistance gene analog (RGA), 中译为抗病基因同源序列。也有学者将称之为 resistance gene homologue (RGH, Brotman et al., 2002), resistance gene candidate (RGC, Shen et al., 1998), resistance gene-like sequence (RGL, Vicente and King, 2001), 分别中译为抗病基因类似物、抗病候

选基因、类抗病基因序列。其中抗病基因同源序列(RGA)被广泛使用。RGA 是一类结构与 R 基因类似的序列。有的 RGA 与 R 基因紧密连锁,有的 RGA 本身即是 R 基因。根据 RGA 的上述特点, RGA 在以下几个方面得到了应用: 作为一种分子标记, 用于标记抗病基因(丁国华, 2004), 构建遗传图谱(Bakker et al., 2011; Niu et al., 2011)、分子标记辅助育种(Silva et al., 2012)以及种质资源分析(肖天霞, 2006); 将 RGA 作为探针, 筛选基因组文库克隆抗病基因(Feuillet et al., 1997)。

目前克隆 RGA 有两种方法: PCR 扩增得到 RGA, 数据库检索法预测 RGA (张礼凤等, 2009; 任鄞胜, 2008; 尚世界, 2009; Rossi et al., 2003)。柑橘 RGA 研究亦有所开展。本文将对柑橘 RGA 的研究进展作一综述, 并对柑橘 RGA 的应用进行了探讨。

### 1 PCR 扩增得到柑橘 RGA

目前, 获得柑橘 RGA 多采用 PCR 扩增的方法。PCR 扩增的方法有两种类型: 一种是根据 R 基因编码的蛋白质保守结构域设计简并引物, 对基因组 DNA 进行扩增, 得到 RGA; 另一种是根据 R 基因保守序列设计引物, 对 cDNA 进行扩增, 得到有表达信息的 RGA。

对基因组 DNA 进行扩增获得 RGA 是比较常用的方法。Deng 等(2000)根据 NBS 类抗病基因产物的保守结构域设计 6 条简并引物, 构建 4 个引物组合, 对柑桔属和枳属的属间杂种“USDA17-47”的基因组 DNA 进行扩增, 扩增产物的序列分析表明, 22 条序列属于 NBS-LRR 类 R 基因超家族, 并开发了与柑橘衰退病和根结线虫有关的 CAPS 标记。Deng 等(2003)以“USDA17-47”为试材, 根据水稻白叶枯病抗性基因 *Xa21* 和番茄青枯病抗性基因 *Pto* 编码的氨基酸保守结构域设计 2 条简并引物, 最终克隆获得 29 条柑橘蛋白激酶类 RGA, 且明确了各序列以 1~3 个拷贝形式存在基因组中, 利用引物步行法获得 2 个序列的全长, 具备 *Xa21* 蛋白的全部特征。安然(2010)根据细菌斑点病基因 *prf* 和拟南芥霜霉病基因 *RPM1* 编码的蛋白质保守结构域 NBS-LRR 设计 2 条简并引物, 对枸橼、贞橙、三叶、椪橙、宜昌橙 25-86、冰糖橙 6 个柑橘品种的基因组 DNA 进行扩增, 获得了 9 个 RGA。

对 cDNA 进行扩增获得 RGA 的研究较少。谌谋华(2003)根据已知抗病设计了 8 条引物, 组成 15 对引物, 对枳壳、九里香、黄皮、国庆 1 号的基因组 DNA

及枳壳、九里香、国庆 1 号的 cDNA 进行扩增, 获得了 25 个 RGA, 并以其中的 RGA<sub>n</sub>-17-2 作探针, 对柑橘基因组 DNA 进行 RFLP 分析, RGA<sub>n</sub>-17-2 在枳壳、九里香、黄皮、国庆 1 号中都有若干同源片段。黄代青等(2004)提取琯溪蜜柚花柱的总 RNA, 通过逆转录合成其 cDNA, 根据 R 基因编码的蛋白质 NBS 保守结构域设计 2 条简并引物, 对 cDNA 进行扩增, 获得大小约为 500 bp 的 PCR 产物, 对连接产物进行酶切归类, 筛选得到不同类别的克隆 12 个, 并进行了测序。通过序列同源比较分析发现, 其中有 10 个片段属于 NBS-LRR 类 RGA, 与已知植物 R 基因相应区段的氨基酸序列的同源性为 11.5%~47.1%。

目前, 几乎所有已知柑橘 RGA 都是通过 PCR 扩增的方法获得。这种方法对没有全基因组且基因组庞大的物种来说比较适宜, 但不足之处是不能覆盖全基因组的 RGAs。急需采用新的方法满足柑橘 RGA 研究的需要。

### 2 数据库检索法预测柑橘 RGA

随着基因组学及生物信息学的发展, 许多植物的 EST 序列相继公布, 并且一些物种基因组测序已经完成, 发展了数据库检索(data mining)的方法, 即从 EST 或基因组测序中利用生物信息学手段寻找 RGAs, 可以获得该物种全基因组的表达 RGA。该方法简单快速, 信息量大, 是预测 R 基因的有效方法, 已在大豆(张礼凤等, 2009)、甘蔗(Rossi et al., 2003)、小麦(Dilbirligi and Gill, 2003)、玉米(Xiao et al., 2006)、水稻(肖天霞, 2006; Wang et al., 2005)等作物上成功应用。目前在柑橘上尚未见利用数据库检索法获得 RGA 的报道。柑橘的基因组较小, 基因组测序已经完成([www.phytozome.net](http://www.phytozome.net); <http://citrus.hzau.edu.cn/orange/>)。若用数据库检索的方法在全基因组水平上克隆柑橘 RGAs, 将提供一个通过 RGA 途径高效克隆柑橘 R 基因的技术平台, 会大大加快柑橘抗病基因研究的进程。

### 3 柑橘 RGA 的应用

Yang 等(2001)根据 NBS 保守结构域设计了一对简并引物, 对枳壳 BAC 文库进行扩增和酶切, 获得了一个 1.2 mol 的重叠群, 其中包含了柑橘衰退病抗性基因座。这个基因座的几个预测抗性基因与水稻 *Xa21* 基因, 番茄 *Cf-2* 基因以及拟南芥 *RPS2* 基因相似, 可用于标记抗病基因。

向旭等(2005)对从柑桔与枳属间杂种的基因组 DNA 所获得的 RLK-RGA, 设计简并引物, 对柑桔抗溃疡病材料和感病材料进行分析, 获得了一个与柑橘溃疡病相关的特异性更强的抗性标记—19h16/DdeI 标记位点, 可用于分子标记辅助育种。

Songwattana (2010)利用 12 对 NBS-LRR RGA 序列(Deng et al., 2000)作引物结合限制性酶切对泰国莱檬杂种 m33 以及父母本 Pan and Nam Hom 的抗性基因进行了筛选, 结果表明标记 *Pt9/Alu1*、*Pt14/Bfa1*、*16R1-19/Tru1I* 与 M33 和 Nam Hom lime 的抗性基因紧密连锁; *Pt9* 和 *16R1-19* 的蛋白质分析表明其属于 non-TIR-NBS-LRR 亚家族, *Pt14* 属于 TIR-NBS-LRR 亚家族。

向旭等(2009)利用 3 个与柑橘根结线虫连锁的 NBS-LRR RGA 序列(Deng et al., 2000)作标记, 对柑桔和枳属的属间杂种“USDA17-47”进行扩增并酶切, 获得了一个柑橘根结线虫抗性标记。

Gulsen 等(2010)利用 2 个 RGA 标记(Deng et al., 2000)结合 SRAP、SSR、ISSR、POGP、RGA 及 RAPD 标记建立了一个柑橘连锁图谱。

上述柑橘 RGA 的应用多集中于抗性标记方面。利用柑橘 RGA 克隆抗病基因尚未见报道。

## 4 展望

基于 RGA 克隆抗病基因已经得到共识。但利用 RGA 进行抗病基因克隆也存在一些问题: 抗病基因编码的蛋白质由于密码子的简并性, 根据抗病基因产物的蛋白质保守结构域设计的简并引物特异性不足; 同源序列同源性不一, 也使得引物设计有偏差; 抗病基因多成簇存在, 克隆得到的 RGA 不一定是目的片段。已有学者对其进行改进, 如用高分辨率的 PAGE 胶代替琼脂糖电泳, 提高扩增产物的分辨效率(Rivkin et al., 1999)。也可直接将 RGA 转入柑橘植株, 观察转基因植株的表现, 进而分析 RGA 的功能, 或者根据 RGA 序列设计特异性引物, 转换为 CAPS 标记, 可用于分子标记辅助育种。与水稻、小麦等作物相比, 柑橘 RGA 的研究较为薄弱, 对其利用也研究较少。柑橘基因组测序的完成为在全基因组水平上大规模挖掘 RGA 提供了新契机。在后基因组时代, 柑橘 RGA 将会在柑橘抗病研究中发挥更大的作用。

## 作者贡献

张艳芳是本综述的主要执行人; 温寿星、黄镜浩、包裕

负责本综述的后期修改; 蔡子坚是本综述的构思者。全体作者都阅读并同意最终的文本。

## 致谢

本研究由福建省农业科学院博士科研启动基金项目(2010BS-2)和福建省自然科学基金(2011J05052)共同资助。感谢两位匿名的同行评审人的评审建议和修改建议。

## 参考文献

- An R., 2010, Cloning and analysis of NBS type resistance gene analogs in citrus, Thesis for M.S., Hunan Agricultural University, Supervisor: Yi T.Y. and Deng Z.N., pp.17-27 (安然, 2010, 柑橘NBS类抗病同源序列的克隆与分析, 硕士学位论文, 湖南农业大学, 导师: 易图永, 邓子牛, pp.17-27)
- Bakker E., Borm T., Prins P., van der Vossen E., Uenk G., Arens M., de Boer J., van Eck H., Muskens M., Vossen J., van der Linden G., van Ham R., Klein-Lankhorst R., Visser R., Smant G., Bakker J., and Goverse A., 2011, A genome-wide genetic map of NB-LRR disease resistance loci in potato, *Theor. Appl. Genet.*, 123(3): 493-508 <http://dx.doi.org/10.1007/s00122-011-1602-z> PMID:21590328 PMCID:3135832
- Behlau F., Canteros B.I., Minsavage G.V., Jones J.B., and Graham J.H., 2011, Molecular Characterization of Copper Resistance Genes from *Xanthomonas citri* subsp. *citri* and *Xanthomonas alfalfae* subsp. *Citrumelonis*, *Appl. Environ. Microbiol.*, 77(12): 4089-4096 <http://dx.doi.org/10.1128/AEM.03043-10> PMID:21515725 PMCID:3131652
- Brotman Y., Silberstein L., and Kovalski I., 2002, Resistance gene homologues in melon are linked to genetic loci conferring disease and pest resistance, *Theor. Appl. Genet.*, 104(6-7): 1055-1063 <http://dx.doi.org/10.1007/s00122-001-0808-x> PMID:12582612
- Deng Z., and Gmitter F.G.Jr., 2003, Cloning and characterization of receptor kinase class disease resistance gene candidates in Citrus, *Theor. Appl. Genet.*, 108(1): 53-61 <http://dx.doi.org/10.1007/s00122-003-1410-1> PMID:13679986
- Deng Z., Huang S., Ling P., Chen C., Yu C., Weber C.A., Moore G.A., and Gmitter F.G. Jr., 2000, Cloning and characterization of NBS-LRR class resistance-gene candidate sequences in citrus, *Theor. Appl. Genet.*, 101: 814-822 <http://dx.doi.org/10.1007/s001220051548>
- Dilbirligi M., and Gill K.S., 2003, Identification and analysis of expressed resistance gene sequences in wheat, *Plant Mol. Biol.*, 53(6): 771-787 <http://dx.doi.org/10.1023/B:PLAN.0000023663.55701.5f> PMID:15082925
- Ding G.H., 2004, Study on isolation of resistance gene analog

- and marking resistance gene for downy mildew by RGA in cucumber (*Cucumis sativus* L.), Dissertation for Ph.D., Northeast Agricultural University, Supervisor: Qin Z.W., pp.34-65 (丁国华, 2004, 黄瓜抗病基因同源序列的克隆及其对霜霉病抗病基因标记的研究, 博士学位论文, 东北农业大学, 导师: 秦智伟, pp.34-65)
- Ellis J.G., Lawrence G.J., Anderson P.A., and Finnegan E.J., 1995, Contrasting complexity of two rust resistance loci in flax, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 92(10): 4185-4188 <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.92.10.4185> PMID:11607543 PMCID:1908
- Feuillet C., Schachermayr G., and Keller B., 1997, Molecular cloning of a new receptor-like kinase gene encoded at the *Lr10* disease resistance locus of wheat, *Plant. J.*, 11(1): 45-52 <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-313X.1997.11010045.x>
- Gmitter F.G. Jr., Chen C.X., Machado M.A., Souza A.A. de., Ollitrault P., Froehlicher Y., and Shimizu T., 2012, Citrus genomics, *Tree Genet. Genomes*, 8(3): 611-626 <http://dx.doi.org/10.1007/s11295-012-0499-2>
- Grant M.R., Godiard L., Straube E., Ashfield T., Lewald J., Sattler A., Innes R.W., and Dangl J.L., 1995, Structure of the *Arabidopsis* RPM1 gene enabling dual specificity disease resistance, *Science*, 269(5525): 843-846 <http://dx.doi.org/10.1126/science.7638602> PMID:7638602
- Gulsen O., Uzun A., Canan I., Seday U., and Canihos E., 2010, A new citrus linkage map based on SRAP, SSR, ISSR, POGP, RGA and RAPD markers, *Euphytica*, 173(2): 265-277 <http://dx.doi.org/10.1007/s10681-010-0146-7>
- Hammond-Kosack K.E., and Kanyuka K., 2007, Resistance Genes (*R* Genes) in Plants, In: *Encyclopedia of Life Sciences*, John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, UK, pp.1-21 <http://dx.doi.org/10.1002/9780470015902.a0020119>
- Huang D.Q., Wang P., and Lu L.X., 2004, Isolation of NBS-LRR class resistance gene analogs from stigma cDNA of pomelo (*Citrus grandis* cv. guanxi), *Zhongguo Nongye Kexue (Scientia Agricultura Sinica)*, 37(10): 1580-1584 (黄代青, 王平, 吕柳新, 2004, 柚cDNA 中NBS-LRR 类 *R* 基因同源序列的分离, *中国农业科学*, 37(10): 1580-1584)
- Johal G.S., and Briggs S.P., 1992, Reductase activity encoded by the *HMI* disease resistance gene in maize, *Science*, 258(5084): 985-987 <http://dx.doi.org/10.1126/science.1359642> PMID:1359642
- Kanazin V., Marek L.F., and Shoemaker R.C., 1996, Resistance gene analogs are conserved and clustered in soybean, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 93(21): 11746-11750 <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.93.21.11746> PMID:8876208 PMCID:38129
- Lawrence G.J., Finnegan E.J., Ayliffe M.A., and Ellis J.G., 1995, The *L6* gene for lax rust resistance is related to the *Arabidopsis* bacterial resistance gene *RPS2* and the tobacco viral resistance gene *N*, *Plant Cell*, 7(8): 1195-1206
- Niu C., Lu Y.Z., Yuan Y.L., Percy R.G., Ulloa M., and Zhang J.F., 2011, Mapping resistance gene analogs (RGAs) in cultivated tetraploid cotton using RGA-AFLP analysis, *Euphytica*, 181(1): 65-76 <http://dx.doi.org/10.1007/s10681-011-0421-2>
- Ren J.S., 2008, Analysis on rice resistance gene analogue and cloning candidate blast resistance gene, Dissertation for Ph.D., Sichuan Agricultural University, Supervisor: Li S.G., pp. 21-23 (任晋胜, 2008, 水稻抗病基因同源序列分析及抗稻瘟病候选基因克隆, 博士学位论文, 四川农业大学, 导师: 李仕贵, pp. 21-23)
- Rivkin M.I., Vallejos C.E., and McClean P.E., 1999, Disease-resistance related sequences in common bean, *Genome*, 42(1): 41-47 <http://dx.doi.org/10.1139/g98-097> PMID:10208000
- Rossi M., Araujo P.G., Paulet F., Garsmeur O., Dias V.M., Chen H., Van Sluys M.A., and D'Hont A., 2003, Genomic distribution and characterization of EST-derived resistance gene analogs (RGAs) in sugarcane, *Mol. Gen. Genomics*, 269(3): 406-419 <http://dx.doi.org/10.1007/s00438-003-0849-8> PMID:12733061
- Shang S.J., 2009, Development and application of RGA markers in wheat, Thesis for M.S., Graduate School of Chinese Academy of Agricultural Sciences, Supervisor: Gao L.F., pp.12-13 (尚世界, 2009, 小麦抗病基因类似序列(RGA)标记开发及其利用, 硕士学位论文, 中国农业科学院研究生院, 导师: 高丽锋, pp.12-13)
- Shen K.A., Meyers B.C., Islam-Faridi M.N., Chin D.B., Stelly D.M., and Michelmore R.W., 1998, Resistance gene candidates identified by PCR with degenerate primers map to clusters of resistance genes in lettuce. *Mol Plant-Microbe Interact*, 11(8): 815-823 <http://dx.doi.org/10.1094/MPMI.1998.11.8.815> PMID:9675895
- Shen M.H., 2003, Cloning of resistance gene analog (RGA) of citrus by using homology-based technique and preliminary analysis, Thesis for M.S., Huazhong Agricultural University, Supervisor: Deng X.X., pp.12-24 (谌谋华, 2003, 利用同源序列法克隆柑橘抗病基因类似物及其初步分析, 硕士学位论文, 华中农业大学, 导师: 邓秀新, pp. 12-24)
- Silva J., Scheffler B., Sanabria Y., De Guzman C., Galam D., Farmer A., Woodward J., May G., and Oard J., 2012, Identification of candidate genes in rice for resistance to sheath blight disease by whole genome sequencing, *Theor. Appl. Genet.*, 124(1): 63-74. <http://dx.doi.org/10.1007/>

- s00122-011-1687-4 PMID:21901547
- Song W.Y., Wang G.L., Chen L.L., Kim H.S., Pi L.Y., Holsten T., Gardner J., Wang B., Zhai W.X., Zhu L.H., Fauquet C., and Ronald P., 1995, A receptor kinase-like protein encoded by the rice disease resistance gene, Xa21, *Science*, 270 (5243): 1804-1806 <http://dx.doi.org/10.1126/science.270.5243.1804> PMID:8525370
- Songwattana P., 2010, Antiserum production for *Xanthomonas axonopodis* pv. *citri* detection and identification of canker resistance gene analogs in Thai hybrid lime m33, Thesis for M.S., Suranaree University of Technology, Supervisor: Ketudat-Cairns M., pp. 27-55
- Vicente J.G., and King G.J., 2001, Characterization of disease resistance gene-like sequences in *Brassica oleracea* L., *Theor. Appl. Genet.*, 102(4): 555-563 <http://dx.doi.org/10.1007/s001220051682>
- Wang X.S., Wu W.R., Jin G.L., and Zhu J., 2005, Genome-wide identification of R genes and exploitation of candidate RGA markers in rice, *Chinese Sci. Bull.*, 50 (11): 1120-1125 <http://dx.doi.org/10.1360/982005-213>
- Xiang X., Deng Z.A., Zheng Q.F., Chen C.X., and Gmitter F.G. Jr., 2009, Developing specific markers and improving genetic mapping for a major locus *Tyr1* of citrus nematode resistance. *Fenzi Zhiwu Yuzhong (Molecular Plant Breeding)*, 7(3): 497-504 (向旭, 邓占鳌, 郑启发, 陈存贤, Gmitter Jr. F.G., 2009, 柑桔线虫抗性主基因座 *Tyr1* 的特异标记开发与遗传作图改进, *分子植物育种*, 7(3): 497-504)
- Xiang X., Zheng Q.F., Huang S., Chen C.X., Gmitter F.G. Jr., and Deng Z.A., 2005, Development of RLK-derived molecular markers associating with the resistance to citrus canker [*Xanthomonas axonopodis* pv. *Citri* (*Xac*)] Disease, *Fenzi Zhiwu Yuzhong (Molecular Plant Breeding)*, 3(6): 825-828 (向旭, 郑启发, 黄舒, 陈存贤, Gmitter Jr. F.G., 邓占鳌, 2005, 开发与柑桔抗溃疡病基因连锁的由RLK-RGC 衍生的分子标记, *分子植物育种*, 3(6): 821-828)
- Xiao T.X., 2006, Development and application of PCR-based RGA markers in rice, Thesis for M.S., Zhejiang University, Supervisor: Zhu J, pp. 26-32 (肖天霞, 2006, 基于PCR的水稻RGA标记开发和利用, 硕士学位论文, 浙江大学, 导师: 朱军, pp. 26-32)
- Xiao W.K., Xu M.L., Zhao J.R., Wang F.G., Li J.S., and Dai J.R., 2006, Genome-wide isolation of resistance gene analogs in maize (*Zea mays* L.), *Theor. Appl. Genet.*, 113: 63-72 <http://dx.doi.org/10.1007/s00122-006-0272-8> PMID:16607513
- Yang Z.N., Ye X.R., Choi S., Molina J., Moonan F., Wing R.A., Roose M.L., and Mirkov T.E., 2001, Construction of a 1.2-Mb contig including the citrus tristeza virus resistance gene locus using a bacterial artificial chromosome library of *Poncirus trifoliata* (L.) Raf. *Genome*, 44(3): 382-393
- Zhang L.F., Li W., Chen X.Y., Xu R., Wang C.J., Dai H.Y., and Kan T.J., 2009, Genome-wide in silico identification of resistance gene analogs in soybean (*Glycine max* L.), *Zhongguo Youliao Zuowu Xuebao (Chinese Journal of Oil Crop Sciences)*, 31(3):293-297 (张礼凤, 李伟, 陈相艳, 徐冉, 王彩洁, 戴海英, 阚天君, 2009, 利用已知植物R基因对大豆基因组抗病候选基因的预测, *中国油料作物学报*, 31(3): 293-297)
- Zhou J., Loh Y.T., Bressan R.A., and Martin G.B., 1995, The tomato gene *Pti1* encodes a serine/threonine kinase that is phosphorylated by Pto and is involved in the hypersensitive response, *Cell*, 83(6): 925-935 [http://dx.doi.org/10.1016/0092-8674\(95\)90208-2](http://dx.doi.org/10.1016/0092-8674(95)90208-2)