

研究报告

A Letter

水稻白叶枯病抗性基因的鉴定、定位、克隆与育种应用

夏春[✉], 陈红旗[✉], 朱旭东[✉]

中国水稻研究所, 水稻生物学国家重点实验室, 杭州, 310006

✉ 通讯作者: ricezxd@126.com ✉ 作者

分子植物育种, 2012年, 第10卷, 第78篇 doi: 10.5376/mpb.cn.2012.10.0078

收稿日期: 2012年07月19日

接受日期: 2012年08月02日

发表日期: 2012年12月24日

本文首次发表在《分子植物育种》(2012年第10卷第6期761-771页)上。现依据版权所有人授权的许可协议, 采用 Creative Commons Attribution License 协议对其进行授权, 再次发表与传播。只要对原作有恰当的引用, 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):

夏春等, 2012, 水稻白叶枯病抗性基因的鉴定、定位、克隆与育种应用, 分子植物育种(online) Vol.10 No.78 pp.1565-1576 (doi: 10.5376/mpb.cn.2012.10.0078)

引用格式(英文):

Xia et al., 2012, Identification, Mapping, Isolation of the Genes Resisting to Bacterial Blight and Their Breeding Application in Rice, Fenzi Zhiwu Yuzhong (online) (Molecular Plant Breeding) Vol.10 No.78 pp.1565-1576 (doi: 10.5376/mpb.cn.2012.10.0078)

摘要 水稻白叶枯病是由黄单胞杆菌水稻变种(*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* Xoo)引起的细菌性病害, 发掘、鉴定和利用新抗源是控制水稻白叶枯病的有效途径。白叶枯抗性基因定位和克隆, 使分子标记辅助选择和转基因技术在白叶枯抗病育种中发挥了重大作用, 也使人们在分子水平对白叶枯病抗性机制有了深刻认识。文章综述了白叶枯病抗性基因定位, 克隆以及在育种方面的应用, 并对如何利用抗病育种减轻白叶枯病的危害提出了几点建议。

关键词 水稻; 白叶枯病; 基因定位; 基因克隆; 抗病育种

Identification, Mapping, Isolation of the Genes Resisting to Bacterial Blight and Their Breeding Application in Rice

Xia Chun[✉], Chen Hongqi[✉], Zhu Xudong[✉]

State Key Laboratory of Rice Biology, China National Rice Research Institute, Hangzhou, 310006, P.R. China

✉ Corresponding author, ricezxd@126.com; ✉ Authors

Abstract Bacterial blight, caused by *Xanthomonas oryzae* pv. *Oryzae*, is the most devastating plant bacterial disease in Asia. Exploration, identification and utilization of new resistant germplasms to rice breeding are the effective pathway to control the disease. Mapping and cloning the resistant genes makes MAS (marker-assisted selection) and transgenic technology play a great role in breeding program for disease resistance and let people have a profound insight on molecular mechanism of resistance to bacterial blight. In this paper, mapping, cloning and application of the genes resisting to bacterial blight were summarized, and also some suggestion was put forward to relieve the damaging extent caused by bacterial blight via utilizing disease resistant breeding program.

Keywords Rice; Bacterial blight; Gene mapping; Gene isolation; Disease resistant breeding

研究背景

水稻白叶枯病是由黄单胞杆菌水稻变种(*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* Xoo)引起的维管束型细菌性病害, 有3种常见的类型: 叶枯型、萎蔫型和枯萎型。19世纪90年代, 白叶枯病在日本福冈地区出现, 随后, 亚洲各国如中、韩、印、菲等以及美洲、北美洲和澳洲等世界各个水稻产区也发现该病。中国除新疆、甘肃等尚未发现该病外, 各稻区均有发生, 以南方稻区的沿海、沿湖、沿江、丘陵和低洼易涝地区发生较频繁。白叶枯病菌侵染后危害水稻生长, 一般发生时减产10%~30%, 严重时可超过50%, 甚至绝收(Mew, 1987)。日本和国际水

稻研究所(IRRI)首先开展白叶枯病抗性遗传方面的工作, 随后, 斯里兰卡、印度、中国等也相继开展了这方面的工作。由于各国使用的鉴别菌株不同, 各国鉴别的抗性基因难以比较。为统一命名鉴定出的白叶枯基因, 日本和IRRI合作, 制定了统一的鉴别标准(Ogawa, 1993)。在人工选择和自然选择的双重作用下, 各国的白叶枯菌株或小种不断变异, 发掘和鉴定新的抗源控制新菌株或小种危害显得至关重要。

1 白叶枯病基因定位

病原菌的致病性和寄主的抗病性是一个长期竞争进化的过程, 抗性寄主施加的压力会引起病原

菌变异, 反过来, 病原菌的变异会引起寄主抗性变异。为了有效的控制白叶枯病菌的侵染, 从自然界发掘新的抗性资源是一个有效的途径。通常, 地方品种、野生稻和人工诱变材料是良好的抗性资源。迄今为止, 定位的白叶枯病抗性基因有31个(分布于除第9、10染色体之外的10条染色体上, 图1), 克隆的白叶枯抗性基因6个, 9个未定位, 3个为人工诱变材料中的鉴定出的抗性基因, 6个为地方水稻品种中的抗性基因(Nakai et al., 1998; Taura et al., 1991; 1992; Lee et al., 2003)。

1.1未定位

诱变突变在丰富白叶枯病抗源方面发挥着重

要的作用, 现已获得一系列不同抗性水平和抗谱的新基因。目前未定位的白叶枯抗性基因来源于诱变突变和地方品种, 共9个, 列于表1。

1.2已定位

第1染色体: *Xa29(t)*、*xa34(t)*, 分别源自药用野生稻渗入系B5和斯里兰卡的品种BG1222。*Xa29(t)* 位于RFLP标记C904和R596之间, 遗传距离为1.3 cM, *xa34(t)*位于标记RM10927与BGID25之间, 遗传距离皆为0.2 cM, 物理距离大约为204 kb, 且与标记BGID34, BGID36共分离。基因预测结果未发现与已知抗病基因同源的编码蛋白, 表明该基因很

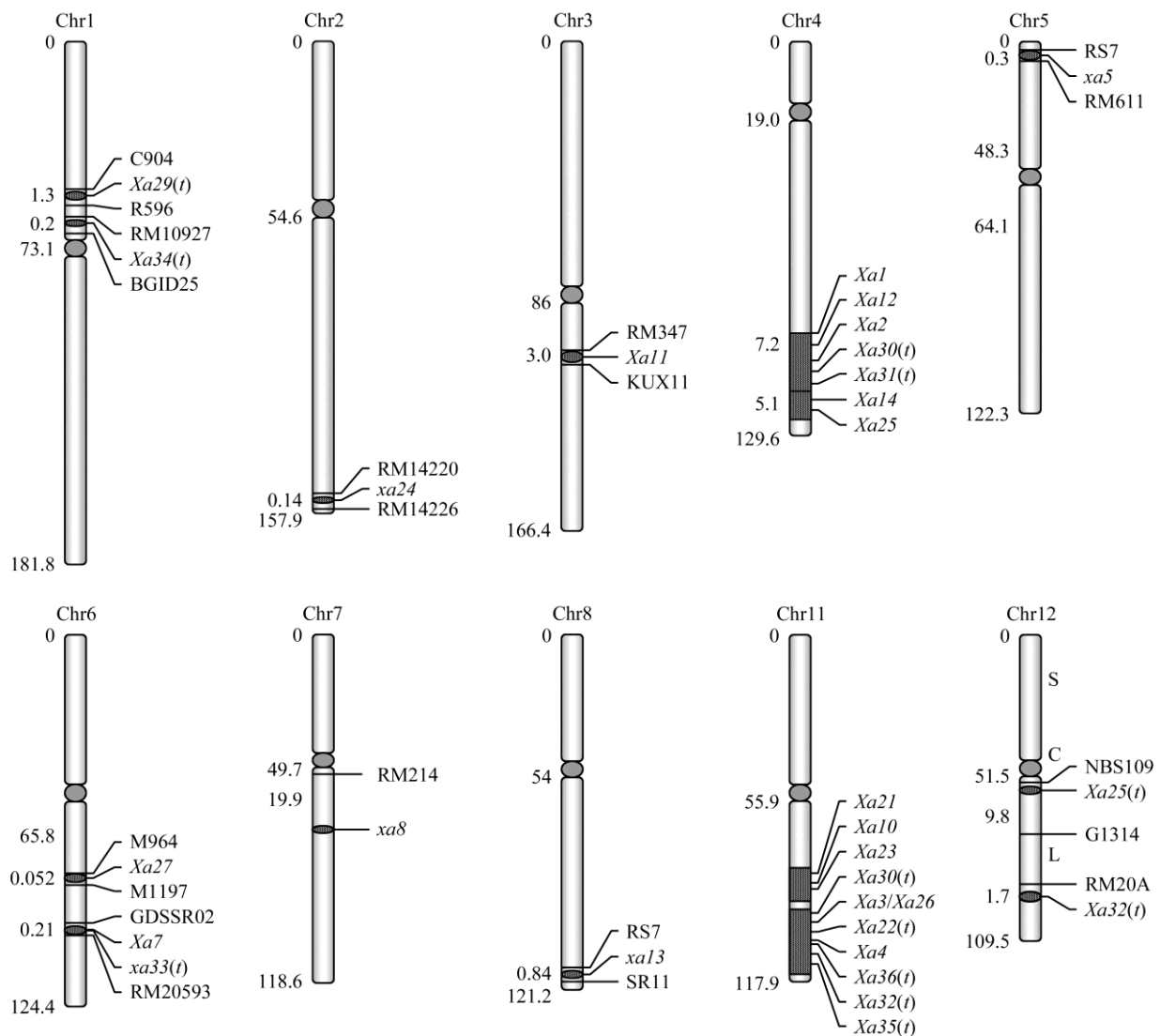


图1 白叶枯病抗性基因在染色体上的大致位置

注: S: 短臂; C: 着丝粒; L: 长臂; 细线: 标记; 椭圆和长方形: 基因

Figure 1 Estimated positions of the genes resisting to bacterial blight on chromosome

Note: S: Short arm; C: Centromere; L: Long arm; Thin line: Marker; Ellipse and rectangle: Gene

表1 未定位的白叶枯病抗性基因

Table 1 Unidentifying genes resisting to bacterial blight

基因名称	显隐性	供体	鉴别小种	参考文献
Name of gene	Dominance or recessive	Donor	Identifying race	Reference
xa15	-	M41	T7174, T7147, T7133, H75373	Nakai et al., 1998
Xa16	+	Tetep	Japanese race V	Ogawa, 1993
Xa17	+	Asominori	Japanese race II	Ogawa, 1993
Xa18	+	Toyonishiki, Milyang 23, IR24	H8584	Ogawa, 1993
xa19	-	XM5	Philippines six races	Taura et al., 1991
xa20	-	XM6	Philippines six races	Taura et al., 1992
xa26(t)	-	Nep Bha Bong To	PXO112	Lee et al., 2003
Xa27(t)	+	Arai Raj	PXO86, PXO112	Lee et al., 2003
xa28(t)	-	Lota Sail	PXO86, PXO112	Lee et al., 2003

注: +: 显性; -: 隐性

Note: +: Dominance; -: Recessive

可能是一种新的抗病分子机制(谭光轩等, 2004; Chen et al., 2011)。

第2染色体: *xa24*, 是Mir和Khush在DV86中鉴别出一个隐性基因, Khush和Angeles证实其为一个新基因, 吴晓明等发现*xa24*全生育期抗菲律宾小种4、6、10和中国菌株Zhe173、JL691和KS-1-21, 并将*xa24*定位在SSR标记RM14222和RM14226之间0.14 cM, 物理距离大约71 kb (Wu et al., 2008)。

第3染色体: *Xa11*, 抗日本小种 I B、II、IIIA和V, 定位在第3染色体短臂标记RM347和KUX11之间, 距离两个标记的遗传距离分别为2.0 cM和1.0 cM (Goto et al., 2009)。

第4染色体: 定位了7个基因, 包括*Xa1*、*Xa2*、*Xa12*、*Xa14*、*Xa25(t)*、*Xa30(t)*和*Xa31(t)*。除*Xa25(t)*外, 6个基因分布于6个克隆上: OSJNBa0008M17、OSJNBa0093O08、OSJNBa0058K23、OSJNB0085-C12、OSJNBa0053k19k和OSJNBa0060E08。*Xa1*与*Xa12*紧密连锁; *Xa2*定位在HZR950-5和HRZ970-4之间; *Xa30(t)*位于LOC_Os04g53060 (0.2 cM)和LOC_Os04g53120 (0.9 cM)之间; *Xa31(t)*在标记C600 (0.1 cM)和G235 (0.1 cM)之间0.2 cM内; *Xa14*位于标记HZR970-8和HZR998-1之间; *Xa25(t)*在RM6748和RM1153标记之间, 覆盖包括前面6个克隆的19个克隆上(Wang et al., 2009; 鲍思元等, 2010; Yoshimura et al., 1998; He et al., 2006; 高东迎等, 2005)。

第5染色体: *xa5*是来自孟加拉国的三个品种DV85、DV86和DZ78中的全生育期抗性的隐性基因, 定位在短臂末端SNPS标记RS7和SSR标记RM611之间, 遗传距离为0.5 cM, 物理距离接近

70 kb (Blair et al., 2003)。

第6染色体: 有3个基因*Xa7*、*Xa27*和*xa33(t)*, *Xa7*来自孟加拉国的三个品种DV85、DV86和DZ78, 是孕穗期转抗的显性基因, 定位在标记GDSSR02和RM20593之间, 距标记的遗传距离分别为0.07 cM和0.14 cM。*Xa27*定位在RFLP标记M964和M1197之间0.052 cM范围内, 并与RFLP标记M631、M1230和M449共分离, RGP标记C12560S和S12715在RFLP标记M964和M1197的两侧, 两者之间的遗传距离为0.9 cM, 标记G1091与*Xa7*的遗传重组率为8.8%, 与标记S12715之间的遗传距离为22.1 cM, 其两个基因的抗谱不同, 证实*Xa27*与*Xa7*不等位。*xa33(t)*与*Xa7*与SSR标记RM20590紧密连锁, 但抗性特性与*Xa7*和*Xa27*明显不同(Gu et al., 2004; Korinsak et al., 2009)。

第7染色体: *xa8*, 来自美国的品种PI231129, 抗或中抗印度西北部的菌株, 与标记RM214的遗传距离为19.9 cM, 有待开发离*xa8*更近的分子标记(Singh et al., 2002)。

第8染色体: *xa13*, 对菲律宾小种6具有专化抗性, 源于品种BJ1、AC19-1-1、AUS274-1、Chinsurah Boro II和Kalimakri77-5 (Ogawa, 1993), 定位在标记SR7和SR11之间0.84 cM范围内(Chu et al., 2006a)。

第11染色体: *Xa10*、*Xa23*、*Xa21*、*Xa30(t)*、*Xa3/Xa26*、*Xa22(t)*、*Xa4*、*Xa32(t)*、*Xa35(t)*和*Xa36(t)*定位在第11染色体上。*Xa21*来自普通野生稻, 与RFLP标记RG103共分离, *Xa21*位于克隆P0459F09和OJ1111-B01上, 该克隆在第11染色体遗传图谱上的位置为84.6~85.7 cM; *Xa10*在长臂P0480H08克隆

上, 与标记C189在染色体上的位置均为85.7 cM; *Xa23*位于标记C189和RM206间, 遗传距离分别为0.8 cM和1.9 cM, 距C189同侧的RFLP标记C1003A的遗传距离为0.4 cM, 标记C1003A和RM206覆盖5个克隆: OSJNBa0072L08、OSJNBa006K21、P0480H08、OSJNBa0029K08以及B1356F10, 遗传位置为84.6~88.4 cM; *Xa30(t)*与标记STS03的遗传距离为2.0 cM, 比*Xa23*更靠近长臂末端, RM206与RM224遗传距离超过10 cM, 因此, *Xa30(t)*在染色体上的位置较*Xa3/Xa26*更接近着丝粒(Ronald et al., 1992; Song et al., 1995; Gu et al., 2008; 王春连等, 2005; 金旭炜等, 2007)。 *Xa3/Xa26*、*Xa22(t)*和*Xa4*定位在第11染色体长臂末端的M3H8亚克隆上, 均在标记RM224和RM114之间, *Xa3/Xa26*、*Xa22(t)*和*Xa4*与RFLP标记R1056的遗传距离分别为0, 0.4 cM和0.5 cM。标记R1506在染色体克隆OSJBa0047M04上, 遗传位置为116.2 cM (Yang et al., 2003; Wang et al., 2003)。最近, *Xa32(t)*、*Xa35(t)*和*Xa36(t)*也定位在第11染色体长臂末端, *Xa4*和*Xa36(t)*距标记RM224的遗传距离分别为1.1 cM和1.3 cM, 推测*Xa36(t)*较*Xa4*接近长臂末端, *Xa35(t)*与长臂末端标记RM114共分离, 最靠近长臂末端, *Xa32(t)*和*Xa36(t)*距近末端标记RM5926的遗传距离分别为2.6 cM和3.8 cM, 推测*Xa32(t)*介于*Xa36(t)*和*Xa35(t)*之间(郑崇珂等, 2009; 郭嗣斌等, 2010; 苗丽丽等, 2010)。

第12染色体: *xa32(t)*和*Xa25(t)*, *xa32(t)*源自云南西双版纳的疣粒野生稻与栽培稻经体细胞杂交获得的新种质Y76, 距标记RM20A的遗传距离为1.7 cM (Ruan et al., 2008)。 *Xa25(t)*从明恢63中发掘了一个对菲律宾小种9 (PXO339)在苗期和成株期具有转化抗性的白叶枯抗性基因, 位于12号染色体NBS109 (一个抗病基因同源序列)和RFLP标记G1314之间9.5 cM (Chen et al., 2002)。

1.3未命名

黄佳男等对粳稻品种8411/疣粒野生稻体细胞杂交获得的两个抗白叶枯病新种质SH5和SH76进行抗性鉴定, 初步推测SH5、SH76可能含有一个新的抗病基因或者一个连锁的基因簇群, 未命名(黄佳男等, 2008)。

2白叶枯病基因克隆

抗病基因的克隆是在分子水平上认识寄主抗性机制的前提, 白叶枯病是研究寄主与病原菌之间

相互作用的模式病害之一, 截止目前有6个水稻白叶枯病基因被克隆, 其中2个为隐性基因: *xa5*和*xa13*, 4个为显性基因: *Xa21*、*Xa1*、*Xa3/Xa26*和*Xa27*。按照克隆基因的功能来分, 大致分为2类: 表达性抗性, 即基因的表达与否是植株是否具有抗病性的关键(有*xa5*, *xa13*和*Xa27*); 交互性抗性: 即基因具有LRR结构, 能与病原菌表达的蛋白互作, 从而产生抗性(有*Xa21*, *Xa1*, *Xa3/Xa26*)。有趣的是, 功能相近的基因在染色体上的分布也很有规律, *xa5*、*xa13*和*Xa27*分别位于第5、8、6染色体上, 在这3条染色体上只有第6染色体上存在另外两个抗性基因: *Xa7*和*xa33(t)*, 而*Xa21*, *Xa1*、*Xa3*、*Xa26*所在的染色体上分布着许多白叶枯抗病基因, 属于多基因簇分布。

2.1表达性抗性

*xa13*是一个对白叶枯病菌PXO99具有高度特异性的隐性抗病基因, 包含5个外显子, 编码一个由307个氨基酸组成的质膜蛋白。 *xa13*是一个启动子突变抗性基因, *Xa13*的表达是白叶枯病原菌侵入的关键因素, 启动子突变导致*Xa13*不能表达从而遏制了病原菌的侵染, 同时*Xa13*也是一个花粉发育基因, *Xa13*的抑制表达会导致花粉粒发育畸形, 引起结实率下降(Chu et al., 2006b)。 *Xa27*恰好和*xa13*相反, *Xa27*的表达是抵御白叶枯病原菌的关键因素。

*Xa27*和*avrXa27*是水稻中克隆出的第一对抗性基因和相应的细菌中的无毒基因的组合, *Xa27*不含内含子, 编码一个具有113个氨基酸残基的蛋白。 *Xa27*抗、感等位基因编码相同的蛋白, 只有在含有*avrXa27*的白叶枯病菌的侵染下*Xa27*才会在邻近细胞组织中表达, 表明*Xa27*起到一个局部防御体系的作用, 属非系统性防御。更有趣的是, *Xa27*渗入系能抵抗原先侵染IRBB27的白叶枯菌株, 启动子的置换实验证明*Xa27*在抗感亲本中的表达差异是由启动子控制的(Gu et al., 2005)。

2.2交互性抗性

2.2.1 *xa5*

*xa5*编码一个真核生物转录因子II A伽马亚基(TF II A γ), 由106个氨基酸组成, 其相应的DNA序列包含4个外显子和3个内含子。通过比较感病亲本和抗病亲本间的核苷酸序列, 发现抗性亲本中抗性基因编码的蛋白序列在第39位由缬氨酸变为谷氨酸, 这可能是*xa5*产生抗性的原因, 但这个转变并没有引发TF II A γ 转录功能的丧失。比较多个携有

*xa5*基因的抗病品种和感病品种的TF II A γ 序列发现, 抗病品种TF II A γ 的第39位的谷氨酸高度保守, 感病品种TF II A γ 的第39位的氨基酸存在缬氨酸和亮氨酸两种情形(Yer and McCouch, 2004)。

2.2.2 *Xa21*和*Xa3/Xa26*

*Xa21*编码一个1 025个氨基酸残基的蛋白质, 由细胞外的氨基端疏水性信号肽和23个不完全重复的LRR以及质膜上的疏水性跨膜序列, 细胞内的色氨酸-丝氨酸蛋白受体激酶(STK)组成。细胞外的LRR可能起识别病原菌无毒基因产生的蛋白, 识别之后, 细胞内的XA21的结合蛋白XB3对XA21的稳定和抗性的发挥起关键作用, XA21的含量随XB3含量TK被激发产生能量, 抵御病原菌的侵染(Song et al., 1995), Wang等(2006)研究表明的减少而减少, 抗性也随之而降低, Chen等(2010)进一步研究表明在接种白叶枯病菌前, 植株体内蛋白XB24的磷酸化活性位点催化XA21某些位点磷酸化抑制XA21功能发挥。接种白叶枯病菌后, 白叶枯病菌中的蛋白AX21与XA21互作, 导致XB24脱离XA21或XA21脱离XB24, XA21发挥功能, 表现抗病。而蛋白XB15是在接种后与XA21结合, 引起XA21去磷酸化反应, 使植株感病。

*Xa3/Xa26*也是属于LRR-STK抗病类型, *Xa26*属于多基因家族, 包含4个成员: RKa、RKb、RKc、RKd。*Xa26*是由2个外显子和一个内含子构成, 序列长度分别为3 309 bp和105 bp, 编码的氨基酸长度为1 103 aa, 由氨基端的30 aa的信号肽、细胞外的26个不完全重复的LRRs、质膜上的跨膜结构域以及细胞内的蛋白激酶域组成(Xiang et al., 2006)。*Xa3*和*Xa22(t)*, 分别来自日本品种黄玉和中国云南省的扎昌龙, 定位于*Xa26*相同的区域内, 以*Xa26*成员的Rka作为探针的杂交试验表明IRBB3, 扎昌龙和明恢63的带型一样。Xiang等通过连锁分析、DNA指纹分析和病斑特征分析证实*Xa3*和*Xa26*是同一基因, 重新命名为*Xa3/Xa26*, *Xa22(t)*与*Xa26*是否为同一基因有待进一步证实。研究表明*Xa3*在不同的遗传背景下抗谱的广窄和抗性的强弱有明显差异, 甚至会出现显隐性转换的现象, 这也是*Xa3*基因命名多样化的原因(*Xa4b*, *Xa6*和*xa9*)。总体来说, 粳稻遗传背景下更适合*Xa3*发挥作用(Sun et al., 2004)。

2.2.3 *Xa1*

*Xa1*对日本1号小种(T7174)具有特异性抗性, 感

日本小种2(T7147)和3(T7133), 它含有3个外显子和2个内含子, cDNA由112 bp 5'-UTR、5 406 bp ORF和392 bp 3'-UTR组成, 编码的蛋白包含1 802个氨基酸, 由NBS (nucleotide binding site)和6个几乎完全重复的LRR (leucine rich repeat)组成, 不含跨膜结构。*Xa1*在接种亲和菌株和非亲和菌株以及在创伤条件下均可表达, 而在未受损伤的叶片中未表达, 表明*Xa1*是一个诱导性基因, 且诱导形式特殊(Yoshimura et al., 1998)。

3 白叶枯病抗性基因育种应用

利用广抗谱的白叶枯抗病基因改良水稻的白叶枯病抗性是一个经济环保有效的方法。传统的改良方法是利用受体亲本和供体亲本杂交, 再以受体亲本进行逐代回交和接种, 回交3~4代后自交, 接种后选择农艺性状优良的抗性纯合亲本, 传统方法费时费力, 且难以实现对隐性基因和多基因聚合的有效利用。随着分子标记辅助选择技术、转基因技术和花药培养技术日趋完善, 并逐渐与常规育种相结合。分子标记辅助选择简便易行, 能有效地利用隐性基因, 实现多基因的快速聚合。转基因技术仍存在安全问题, 但是能在不改变受体亲本遗传背景的情况下定点改良某一个或几个农艺性状, 分子标记辅助选择要进行相应的背景选择, 花药培养技术则能快速的获得相应的纯合单株。

3.1 单基因

抗性以及培育新的抗性杂交水稻亲本。二十世纪八九十年代, 中国的籼稻和粳稻的白叶枯病抗源主要以*Xa4*和*Xa3*为主, 随着抗性的丧失, *xa5*、*Xa7*、*Xa21*和*Xa23*等广抗谱基因逐渐应用到生产中, 主要应用于改良杂交水稻亲本和常规稻品种的白叶枯病。

*xa5*是一个全生育期表达的隐性基因, 王兴春等将分子标记和花培技术相结合, 成功地实现微效抗性基因和*xa5*聚合, 培育出的晚粳新品种中组14, 以及与不育系协青早A配制的杂交组合协优中1号, 均通过浙江省农作物品种委员会审定(王兴春等, 2004; 马良勇等, 2010)。

*Xa7*和*xa5*有着相同的抗性来源, 是一个成株期抗性基因。周毓珍等利用*Xa7*的衍生系TD系列与明恢63配组选育出高抗白叶枯病株系抗18、抗21、抗25(周毓珍等, 1993), 随后, 丁伦友等育成高抗恢复系抗恢63、抗恢98和D205, 培育的杂交稻新组合抗优63、抗优98和丰优205, 分别通过皖、滇、苏审定(丁

伦友, 2005)。其中的抗优98还通过皖、豫和湘审定, 并定名为II优98(徐勇等, 2006, 中国种业, (1): 70)。

*Xa21*源自普通野生稻(已克隆), 抗性由苗期至成株期逐渐增强的广抗谱性基因, 广泛应用于我国杂交稻亲本白叶枯病抗性的改良。利用分子标记辅助选择改良或育成携有*Xa21*的恢复系有9311、6078、浙大8220、中恢218、R8006、R1176、抗4183, 通过审定的品种有(省级或国家级)II优8220、协优218、中优218、中优6号(又名中9优6号和国稻1号)、中优1176、国稻3号、双优4183 (Chen and zhang, 2000; 童海军和薛庆中, 2003; 彭应财等, 2003; 2004; 曹立勇等, 2005; 2006; 罗彦长等, 2005a), 培育的不育系有3178S(罗彦长等, 2005b)。

利用转基因改良的携有*Xa21*的恢复系有明恢63、盐恢559、SWR20、C418、T461, 不育系有皖21A、培矮64S, 且皖21A与R-18配制的新组合抗优87, 通过了安徽省晚粳区域试验(周永力等, 2002; 彭凌涛等, 2001; 李晓兵等, 2001; 倪大虎等, 2001; 2004; 饶志明等, 2003; 赵彬等, 2000; 马伯军等, 2000, 科学通报, 45(14): 1516-1520)。

*Xa23*是章琦等在长药野生稻中发现的一个广抗谱性白叶枯病抗性基因, 目前正在广泛应用于我国杂交稻亲本的白叶枯病抗性改良且在我国广东省发现能使*Xa21*致病的新致病小种, 因此, *Xa23*会迅速成为我国杂交稻亲本的白叶枯抗性改良的一个主导抗源。由于*Xa23*投入应用时间不长, 因此, 现有的改良或育成材料大多为株系, 利用分子标记辅助选择改良或选育携有*Xa23*的恢复系或株系有: C6201、C6271、C6351、明恢86、C418、HB1471、HB1473、K10、H705、H706、ZR21-sk1, 其中K10与福农S以及ZR21-sk1与不育系II-32A所配的组合农艺性状优异。改良或育成的不育系有金23A和中嘉A。另外, 利用转基因技术改良品种的抗病性也初见锋芒(李进波等, 2006; 夏志辉等, 2010; 陈圣等, 2009; 郑家团等, 2009; 范宏环等, 2011; 陈建民等, 2009; 刘艳等, 2011; 张小红等, 2008; 黄珊等, 2009, 安徽农学通报, 15(17): 19-20; 季芝娟等, 2007, 中国稻米, (3): 27)。

3.2多基因

近年来, 各地大面积种植广抗谱单基因水稻品种, 导致白叶枯病原小种的变异加速, 如在中国广东发现能使*Xa21*致病的中国小种VIII, 因此, 除了新抗源的发掘, 应用聚合育种增强抗性和拓宽抗谱以

及延缓品种抗性的丧失变得十分必要。

多基因聚合的常见形式有二基因、三基因和四基因聚合, 组合形式有显性和显性基因搭配, 显性和隐性基因搭配, 组合搭配的原则是聚合的基因对病原菌小种的抗谱具有互补性, 或组合的基因存在互作性, 能增强抗性和抗谱。

目前, 我国常见的基因聚合组合有*Xa4/Xa21*、*Xa21/Xa23*、*Xa7/Xa21*、*Xa4/Xa21/Xa23*、*Xa4/xa5/xa13/Xa21*。邓其明等(2006)、黄廷友等(2003)和王玉平等(2006)等分别育成了携有*Xa4/Xa21*的高抗恢复系蜀恢207和抗恢527, 抗恢527与不育系D35A配组的杂交稻D优17通过四川省品种审定。罗彦长等(2005c)育成携有*Xa21/Xa23*的双基因纯合稳定的新品系R106, 兰艳荣等(2011)改良华201S获得携有*Xa7*和*Xa21*高抗株系YR7016和YR7023; 邓其明等(2005)、易懋升等(2006)、周宇燧等(2008)和Shah等(2006)也获得了不同组合的二、三、四基因聚合系, 这些基因聚合系皆表现高抗和广谱。

由于品种更替快以及兼具多项优点的难度大, 培育出的新组合或多或少存在不足之处。笔者分析了2007~2011年国家水稻新品种南方区试杂交稻白叶枯病的鉴定数据, 发现大多数组合中感或感白叶枯病, 感病组合占总区试组合或品种86.5%, 其中中感和感的组合分别占区试总组合的42%和36.4%。抗和中抗组合或品种仅为13.5%, 达到抗级的组合只有2009年华南感光晚粳组的博II优829和2011年长江中下游单季晚粳组的春优湘宁粳2号(图2)。

4小结与展望

寄主与病原菌之间不会是孰死孰存的关系, 而

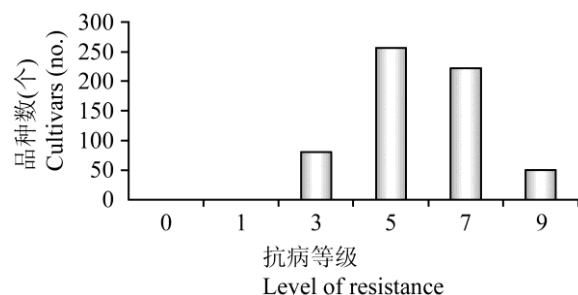


图2 2007~2011年南方稻区国家水稻新品种区试杂交稻组合抗白叶枯病鉴定

Figure 2 The new hybrid crosses participating in the south regional trials for identifying resistance to bacterial blight from 2007 to 2011

是一种相互进化演变的过程。人为的投放抗性品种, 会引起自然界病原菌群体结构发生变化, 要么亲和性病原菌小种上升为优势小种, 要么现存病原菌小种发生变异产生新的亲和性致病小种。

我国籼稻品种早先利用的抗源 $Xa4$, 杂交稻广泛应用的抗源 $Xa21$, 都相继出现致病小种, 尤其是高产杂交水稻的推广的今天。对于沉寂了二十多年的白叶枯病的再爆发也不足为奇。现对如何减轻白叶枯病对水稻生产带来的危害提以下几点建议。

(1) 发掘白叶枯病新抗源。自然界存在着相生相克的规律, 有新病原菌小种的产生就会有新抗源存在, 因此从自然界中发掘新抗源是克服新病原菌小种的一种直接有效的途径。

(2) 合理布局白叶枯病抗性品种。不同水稻种植区, 水稻品种的遗传背景相差甚大, 病原菌的群体结构也各有差异。长期的进化演变, 使病原菌对本地的水稻品种产生适应性, 因此, 了解当地品种的遗传背景、病原菌的群体遗传结构和病原菌小种的消长动态, 在不同的水稻种植区域投放有效抗性品种, 以及在抗性品种抗性丧失之前, 置换新的有效抗性品种, 避免白叶枯病的大爆发。

(3) 白叶枯病抗性基因的聚合利用。白叶枯病是典型的符合基因对基因假说的水稻病害, 抗性寄主中的抗性基因, 对应着非亲和小种中的无毒基因。因此, 聚合多个抗性基因的水稻品种, 其非亲和小种在对应的几个无毒基因处同时发生突变的几率很低, 而且, 抗性基因间存在互作, 能增强抗性和拓宽抗谱。

(4) 在研究 $Xa27$ 的功能时发现 $Xa27$ 的表达是抵御病原菌侵染的必要条件。 $Xa27$ 启动子的置换使携有 $Xa27$ 的水稻植株能抵御原先亲和性菌株, 这意味着在将来的某天有可能使用基因工程技术“创造”新的抗性资源。

杂交稻的大面积推广, 培育了白叶枯病菌生长的温床。因此, 在考虑杂交稻产高产优质的前提下, 同时重视杂交稻的抗病育种, 减轻白叶枯病的危害, 达到高产、高效、优质、生态、安全的目标。

作者贡献

夏春完成论文写作, 朱旭东是论文的构思人, 陈红旗和朱旭东完成论文的修改。全体作者都阅读并同意最终的文本。

致谢

本研究由浙江省“8812”计划资助。

参考文献

- Bao S.Y., Tan M.P., and Lin X.H., 2010, Genetic mapping of a bacterial blight resistance gene $Xa14$ in rice, *Zuowu Xuebao (Acta Agronomica Sinica)*, 36(3): 422-427 (鲍思元, 谭明谱, 林兴华, 2010, 水稻抗白叶枯病基因 $Xa14$ 的遗传定位, *作物学报*, 36(3): 422-427)
- Blair M.W., Garris A.J., Iyer A.S., Chapman B., Kresovich S., and McCouch S.R., 2003, High resolution genetic mapping and candidate gene identification at the $xa5$ locus for bacterial blight resistance in rice (*Oryza sativa* L.), *Theor. Appl. Genet.*, 107(1): 62-73 PMID:12677405
- Cao L.Y., He L.B., Zhan X.D., Zhuang J.Y., and Cheng S.H., 2006, Guodao3, a new hybrid rice combination with good quality, high yield and disease resistance, *Zajiao Shuidao (Hybrid Rice)*, 21(3): 83-84 (曹立勇, 何立斌, 占小登, 庄杰云, 程式华, 2006, 优质高产抗病杂交水稻新组合国稻3号, *杂交水稻*, 21(3): 83-84)
- Cao L.Y., Zhan X.D., Zhuang J.Y., and Cheng S.H., 2005, Breeding of indica hybrid rice Guodao1 with good quality, high yield and resistance to bacterial leaf blight by marker-assisted selection technique, *Zajiao Shuidao (Hybrid rice)*, 20(3): 16-18 (曹立勇, 占小登, 庄杰云, 程式华, 2005, 利用分子标记辅助育种技术育成优质高产抗病杂交水稻国稻1号, *杂交水稻*, 20(3): 16-18)
- Chen H.L., Wang S.P., and Zhang Q.F., 2002, New gene for bacterial blight resistance in rice, located on chromosome 12 identified from minghui63, an elite restorer line, *Phytopathology*, 92(7): 750-754 <http://dx.doi.org/10.1094/PHTO.2002.92.7.750> PMID:18943271
- Chen J.M., Fu Z.Y., Quan B.Q., Tian D.G., Li G., and Wang F., 2009, Breeding hybrid rice restoring line with double resistance to rice blast and bacterial blight by marker-assisted selection, *Fenzi Zhiwu Yuzong (Molecular Plant Breeding)*, 7(3): 465-470 (陈建民, 付志英, 权宝权, 田大刚, 李刚, 王锋, 2009, 分子标记辅助培育双抗稻瘟病和白叶枯病杂交稻恢复系, *分子植物育种*, 7(3): 465-470)
- Chen S., and Zhang Q.F., 2000, Improvement of bacterial blight resistance of hybrid rice by molecular marker-assisted selection, *Journal of Huazhong Agricultural University*, 19(3): 183-189
- Chen S., Liu X.Q., Zeng L.X., Ou Y., Dong M., Yang J.Y., and Zhu X.Y., 2011, Genetic analysis and molecular mapping of a novel recessive gene $xa34(t)$ or resistance against *Xanthomonas oryzae* pv. *Oryzae*, *Theor. Appl. Genet.*, 22: 1331-1338 <http://dx.doi.org/10.1007/s00122-011-1534-7> PMID:21274511
- Chen S., Ni D.H., Lu X.Z., Li L., Wang W.X., Zhang Q., Zhao K.J., Zhang L., Guo X., and Yang J.B., 2009, Pyramiding

- Xa23*, *Pi9* and *Bt* genes by molecular marker-assisted selection, *Shengwuxue Zazhi (Journal of Biology)*, 26(3): 7-9 (陈圣, 倪大虎, 陆徐忠, 李莉, 王文相, 章琦, 赵开军, 张亮, 郭霞, 杨剑波, 2009, 分子标记辅助选择聚合 *Xa23*, *Pi9* 和 *Bt* 基因, *生物学杂志*, 26(3): 7-9) <http://dx.doi.org/10.1016/j.nima.2008.09.035> <http://dx.doi.org/10.1016/j.nima.2008.10.031> <http://dx.doi.org/10.1097/NMD.0b013e3181be76ae> <http://dx.doi.org/10.1016/j.nima.2009.03.083> <http://dx.doi.org/10.1016/j.nima.2009.01.172>
- Chen X.W., Chern M., Canlas P.E., Ruan D.L., Jiang C.Y., and Ronald P.C., 2010, An ATPase promotes autophosphorylation of the pattern recognition receptor XA21 and inhibits XA21 mediated immunity, *Proc. Natl. Acad. Sci., USA.*, 107(17): 8029-8034 <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0912311107> PMID:20385831 PMCID:2867851
- Chu Z.H., Fu B.Y., Yang H., Xu C.G., Li Z.K., Sanchez A.Y., Park J.J., Bennetzen L., Zhang Q.F., and Wang S.P., 2006a, Targeting *xa13*, a recessive gene for bacterial blight resistance in rice, *Theor. Appl. Genet.*, 112(3): 455-461 <http://dx.doi.org/10.1007/s00122-005-0145-6> PMID:16328230
- Chu Z.H., Yuan M., Yao J.L., Ge X.J., Yuan B., Xu C.G., Li X.H., Fu B.Y., Li Z.K., Bennetzen J.L., Zhang Q.F., and Wang S.P., 2006b, Promoter mutations of an essential gene for pollen development result in disease resistance in rice, *Genes Dev.*, 20(10): 1250-1255 <http://dx.doi.org/10.1101/gad.1416306> PMID:16648463 PMCID:1472899
- Deng Q.M., Wang S.Q., Zheng A.P., Zhang H.Y., and Li P., 2006, Breeding restorer lines with high resistance to bacterial blight in hybrid rice by using molecular marker-assisted selection, *Zhongguo Shuidao Kexue (Chinese Journal of Rice Science)*, 20(2): 153-158 (邓其明, 王世全, 郑爱萍, 张红宇, 李平, 2006, 利用分子标记辅助育种技术选育高抗白叶枯病恢复系, *中国水稻科学*, 20(2): 153-158)
- Deng Q.M., Zhou Y.J., Jiang Z.X., Wan Y.X., Zhao B., Yang L., and Li P., 2005, Pyramiding bacterial blight (BB) resistance genes (*Xa21*, *Xa4* and *Xa23*) into rice and its effect analysis, *Zuowu Xuebao (Acta Agronomica Sinica)*, 31(9): 1241-1246 (邓其明, 周宇燧, 蒋昭雪, 万映秀, 赵斌, 杨莉, 李平, 2005, 白叶枯病抗性基因 *Xa21*, *Xa4* 和 *Xa23* 的聚合及其效应分析, *作物学报*, 31(9): 1241-1246)
- Ding L.Y., 2005, Breeding of hybrid rice combinations highly resistant to bacterial leaf blight, *Zajiao Shuidao (Hybrid Rice)*, 20(1): 11-14 (丁伦友, 2005, 高抗白叶枯病系列杂交稻的选育, *杂交水稻*, 20(1): 11-14)
- Fan H.H., Wang L.Y., Zhang L.X., Yu X., Wang X., Jin Q.S., and Wang J.J., 2011, Breeding of rice lines with bacterial blight resistance gene *Xa23* by using marker-assisted selection, *Zhongguo Shuidao Kexue (Chinese Journal of Rice Science)*, 25(3): 331-334 (范宏环, 王林友, 张礼霞, 于新, 王曦, 金庆生, 王建军, 2011, 通过分子标记辅助选择技术选育携带有水稻白叶枯病抗性基因 *Xa23* 的水稻株系, *中国水稻科学*, 25(3): 331-334)
- Gao D.Y., Liu A.M., Zhou Y.H., Cheng Y.J., Xiang Y.H., Sun L.H., and Zhai W.X., 2005, Molecular mapping of a bacterial blight resistance gene *Xa-25* in rice, *Yichuan Xuebao (Acta Genetica Sinica)*, 32(2): 183-188 (高东迎, 刘嵩民, 周亦红, 程艳军, 向阳海, 孙立华, 翟文学, 2005, 水稻抗白叶枯病基因 *Xa-25* 的分子定位, *遗传学报*, 32(2): 183-188)
- Goto T., Matsumoto T., Furuya N., Tsuchiya K., and Yoshimura A., 2009, Mapping of bacterial blight resistance gene *Xa11* on rice chromosome 3, *Jpn. Agr. Res. Q.*, 43(3): 221-225 <http://dx.doi.org/10.6090/jarq.43.221>
- Gu K., Sangha J.S., Li Y., and Yin Z.C., 2008, High resolution genetic mapping of bacterial blight resistance gene *Xa10*, *Theor. Appl. Genet.*, 116(2): 155-163 <http://dx.doi.org/10.1007/s00122-007-0655-5> PMID:17924090
- Gu K., Tian D., Yang F., Wu L., Sreekala C., Wang D., Wang G.L., and Yin Z., 2004, High-resolution genetic mapping of *Xa27(t)*, a new bacterial blight resistance gene in rice, *Oryza sativa* L., *Theor. Appl. Genet.*, 108: 800-807 <http://dx.doi.org/10.1007/s00122-003-1491-x> PMID:15118822
- Gu K.Y., Yang B., Tian D.S., Wu L.F., Wang D.J., Sreekala C., Yang F., Chu Z.Q., Wang G.L., White F.F., and Yin Z.C., 2005, R gene expression induced by a type-III effector triggers disease resistance in rice, *Nature*, 435(7075): 1122-1125
- Guo S.B., Zhang D.P., and Lin X.H., 2010, Identification and mapping of a novel bacterial blight resistance gene *Xa35(t)* originated from *Oryza minuta*, *Zhongguo Nongye Kexue (Scientia Agricultura Sinica)*, 43(13): 2611-2618 (郭嗣斌, 张端品, 林兴华, 2010, 小粒野生稻抗白叶枯病新基因的鉴定与初步定位, *中国农业科学*, 43(13): 2611-2618)
- He Q., Li D.B., Zhu Y.S., Tan M.P., Zhang D.P., and Lin X.H., 2006, Fine mapping of *Xa2*, a bacterial blight resistance gene in rice, *Molecular Breeding*, 17(1): 1-6 <http://dx.doi.org/10.1007/s11032-005-8698-2>
- Huang J.N., Wang C.C., Hu H.T., Ma B.J., Yan C.Q., and Yang L., 2008, Primary identification of a new resistance gene to bacterial blight from *Oryza meyeriana*, *Zhongguo Shuidao Kexue (Chinese Journal of Rice Science)*, 22(1): 33-37 (黄佳男, 王长春, 胡海涛, 马伯军, 严成其, 杨玲, 2008, 疣粒野生稻抗白叶枯病新基因的初步鉴定,

- 中国水稻科学, 22(1): 33-37)
- Huang T.Y., Li S.G., Wang Y.P., and Li H.Y., 2003, Accelerated improvement of bacterial blight resistance of 'Shuhui527' using molecular marker-assisted selection, *Shengwu Gongcheng Xuebao (Chinese Journal of Biotechnology)*, 19(2): 153-157 (黄廷友, 李仕贵, 王玉平, 黎汉云, 2003, 分子标记辅助选择改良蜀恢527对白叶枯病的抗性, *生物工程学报*, 19(2): 153-157)
- Jin X.W., Wang C.L., Yang Q., Jiang Q.X., Fan Y.L., Liu G.C., and Zhao K.J., 2007, Breeding of near-isogenic line CBB30 and molecular mapping of *Xa30(t)*, a new resistance gene to bacterial blight in rice, *Zhongguo Nongye Kexue (Scientia Agricultura Sinica)*, 40(6): 1094-1100 (金旭炜, 王春连, 杨清, 江祺祥, 樊颖伦, 刘古春, 赵开军, 2007, 水稻抗白叶枯病近等基因系 CBB30 的培育及 *Xa30(t)* 的初步定位, *中国农业科学*, 40(6): 1094-1100)
- Korinsak S., Sriprakhon S., Sirithanya P., Jairin J., Korinsak S., Vanavichit A., and Toojinda T., 2009, Identification of microsatellite markers (SSR) linked to a new bacterial blight resistance gene *xa33(t)* in rice cultivar 'Ba7', *Maejo Int. J. Sci. Technol.*, 3(2): 235-247
- Lan Y.R., Wang J.Y., Wang Y., and Mou T.M., 2011, Improvement of rice bacterial blight resistance of hua 201s, an elite photo-thermo-sensitive genic male sterile line, by molecular marker-assisted selection, *Zhongguo Shuidao Kexue (Chinese Journal of Rice Science)*, 25(2): 169-174 (兰艳荣, 王俊义, 王弋, 牟同敏, 2011, 分子标记辅助选择改良水稻光温敏核不育系华201S的白叶枯病抗性, *中国水稻科学*, 25(2): 169-174)
- Lee K.S., Rasabandith S., Angeles E.R., and Khush G.S., 2003, Inheritance of resistance to bacterial blight in 21 cultivars of rice, *Phytopathology*, 93(2): 147-152 <http://dx.doi.org/10.1094/PHYTO.2003.93.2.147> PMID:18943128
- Li J.B., Wang C.L., Xia M.Y., Zhao K.J., Qi H.X., Wan B.L., Zha Z.P., and Lu X.G., 2006, Enhancing bacterial blight resistance of hybrid rice restorer lines through marker assisted selection of the *Xa23* gene, *Zuowu Xuebao (Acta Agronomica Sinica)*, 32(10): 1423-1429 (李进波, 王春莲, 夏明元, 赵开军, 戚华雄, 万丙良, 查中萍, 卢兴桂, 2006, 分子标记辅助选择 *Xa23* 基因培育杂交稻抗白叶枯病恢复系, *作物学报*, 32(10): 1423-1429)
- Li X.B., Yi C.D., Zhai W.X., Yang Z.Y., and Zhu L.H., 2001, A genetically modified japonica restorer line, C418-Xa21, and its hybrid rice with bacterial blight resistance, *Shengwu Gongcheng Xuebao (Chinese Journal of Biotechnology)*, 17(4): 380-384 (李晓兵, 裔传灯, 翟文学, 杨振玉, 朱立煌, 2001, 经基因工程改良的抗白叶枯病水稻粳型恢复系 "C418-Xa21" 及其杂交稻, *生物工程学报*, 17(4): 380-384)
- Liu Y., Wang Y.C., Fan J.W., Lu B.G., Qin D.R., Cao W.L., Wang P., and Xu D.Y., 2011, Application of marker-assisted selection of *Xa23* gene in enhancing bacterial leaf blight resistance in rice, *Zhejiang Nongye Xuebao (Acta Agriculture Zhejiangensis)*, 23(2): 248-251 (刘艳, 王逸超, 樊继伟, 卢白关, 秦德荣, 曹文磊, 王萍, 徐大勇, 2011, 分子标记辅助选择 *Xa23* 基因在选育抗白叶枯病水稻新系中的应用, *浙江农业学报*, 23(2): 248-251)
- Luo Y.C., Wang S.H., Li C.Q., Wu S., Wang D.Z., and Du S.Y., 2005a, Improvement of bacterial blight resistance by molecular marker-assisted selection in a wide compatibility restorer line of hybrid rice, *Zhongguo Shuidao Kexue (Chinese Journal of Rice Science)*, 19(1): 36-40 (罗彦长, 王守海, 李成荃, 吴爽, 王德正, 杜士云, 2005a, 分子标记辅助选择抗稻白叶枯病基因在选育水稻广亲和恢复系上的应用, *中国水稻科学*, 19(1): 36-40)
- Luo Y.C., Wang S.H., Li C.Q., Zhang D.P., Wu S., Wang D.Z., and Du S.Y., 2005b, Breed a low critical sterile point TGMS line 3178S with bacterial blight resistance by molecular marker-assisted selection, *Fenzi Zhiwu Yuzhong (Molecular Plant Breeding)*, 3(5): 685-690 (罗彦长, 王守海, 李成荃, 张端品, 吴爽, 王德正, 杜士云, 2005b, 分子标记辅助选育抗稻白叶枯病的低温敏核不育系3178, *分子植物育种*, 3(5): 685-690)
- Luo Y.C., Wu S., Wang S.H., Li C.Q., Zhang D.P., Zhang Q., Zhao K.J., Wang C.L., Wang D.Z., Du S.Y., and Wang W.X., 2005c, Pyramiding two bacterial blight resistance genes into a CMS line R106A in rice, *Zhongguo Nongye Kexue (Scientia Agricultural Sinica)*, 38(11): 2157-2164 (罗彦长, 吴爽, 王守海, 李成荃, 张端品, 章琦, 赵开军, 王春连, 王德正, 杜士云, 王文相, 2005c, 聚合抗稻白叶枯病双基因三系不育系R106A的选育研究, *中国农业科学*, 38(11): 2157-2164)
- Ma L.Y., Li X.M., Ji Z.J., Zeng Y.X., and Yang C.D., 2010, Breeding and utilization of Zhongzu-14, a rice variety with resistance to bacterial blight, blast disease, white-backed planthopper and brown planthopper, *Fenzi Zhiwu Yuzhong (Molecular Plant Breeding)*, 8(6): 1208-1213 (马良勇, 李西明, 季芝娟, 曾宇翔, 杨长登, 2010, 四抗水稻品种中组14的选育与利用, *分子植物育种*, 8(6): 1208-1213)
- Mew T.W., 1987, Current status and future prospects of research on bacterial blight rice, *Annu. Rev. Phytopathol.*, 25(1): 359-382 <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.py.25.090187.002043>
- Miao L.L., Wang C.L., Zheng C.K., Che J.Y., Gao Y., Wen Y.C.,

- Li G.Q., and Zhao K.J., 2010, Molecular mapping of a new gene for resistance to rice bacterial blight, *Zhongguo Nongye Kexue (Scientia Agricultura Sinica)*, 43(15): 3051-3058 (苗丽丽, 王春连, 郑崇珂, 车晋英, 高英, 温义昌, 李贵全, 赵开军, 2010, 水稻抗白叶枯病新基因的初步定位, *中国农业科学*, 43(15): 3051-3058)
- Nakai H., Nakamura K., Kuwahara S., and Saito M., 1998, Genetic studies of an induced rice mutant resistant to multiple races of bacterial leaf blight, *Rice Genet. Newsl.*, 5: 101-103
- Ni D.H., Li L., Wu J.D., Xiang T.H., Wang X.F., Zhang Y., Yang J.B., Xu C.W., Jia S.R., Zhang S.P., and Fauquet C.M., 2001, Study on the improvement of rice with the resistance to bacterial blight through the method of molecular marker assisted selection, *Anhui Nongye Kexue (Journal of Anhui Agricultural Sciences)*, 29(6): 696-698, 700 (倪大虎, 李莉, 吴家道, 向太和, 汪秀峰, 张毅, 杨剑波, 许传万, 贾士荣, 张世平, Fauquet C.M., 2001, 利用分子标记改良水稻白叶枯病抗性的研究, *安徽农业科学*, 29(6): 697-698, 700)
- Ni D.H., Yang J.B., Wu J.D., Li L., Yi C.X., Xu C.W., Wang X.F., Jia S.R., and Zhang S.P., 2004, Resistance to bacterial blight and utilization of *Xa21*-transgenic sterile line wan 21A, *Zhongguo Shuidao Kexue (Chinese Journal of Rice Science)*, 18(6): 494-498 (倪大虎, 杨建波, 吴家道, 李莉, 易成新, 许传万, 汪秀峰, 贾士荣, 张世平, 2004, 转*Xa21*基因不育系皖21A的白叶枯病抗性与利用, *中国水稻科学*, 18(6): 494-498)
- Ogawa T., 1993, Methods and strategy for monitoring race distribution and identification of resistance genes to bacterial leaf blight (*Xanthomonas campestris* pv. *oryzae*) in rice, *Jpn. Agr. Res. Q.*, 27(2): 71-80
- Peng L.T., Liu Q.Q., Tang S.Z., Pan X.B., Chen X.H., Yu H.X., Zhai W.X., and Gu M.H., 2001, Production of transgenic rice in a wide compatibility restore line with *Xa21* gene, *Jiangsu Nongye Yanjiu (Jiangsu Agricultural Research)*, 22(2): 7-12 (彭凌涛, 刘巧泉, 汤述翥, 潘学彪, 陈秀花, 于恒秀, 翟文学, 顾铭洪, 2001, *Xa21*基因导入水稻广亲和恢复系SWR20的研究, *江苏农业研究*, 22(2): 7-12)
- Peng Y.C., Li W.H., Fan Y.Y., and Zheng Y.Y., 2003, Breeding of indica hybrid rice xieyou 218 with resistance to bacterial leaf blight by marker-assisted selection technique, *Zajiao Shuidao (Hybrid rice)*, 18(5): 5-7 (彭应财, 李文宏, 樊叶扬, 郑昀晔, 2003, 利用分子标记辅助选择技术育成抗白叶枯病杂交稻协优218, *杂交水稻*, 18(5): 5-7)
- Peng Y.C., Li W.H., Fang Y.P., and Fan Y.Y., 2004, Breeding and application of indica hybrid rice zhongyou 218 by molecular marker-assisted selection, *Zajiao Shuidao (Hybrid rice)*, 19(3): 13-16 (彭应财, 李文宏, 方又平, 樊叶杨, 2004, 采用分子标记技术育成优质抗病杂交稻新组合中优218, *杂交水稻*, 19(3): 13-16)
- Rao Z.M., Huang Y.J., Xiao H., Pan X.Y., Liao J.C., Liu Y.B., and Sun Z.X., 2003, Studies on production of transgenic plants expressing *Xa21* gene mediated by *Agrobacterium tumefaciens* and its inheritance in rice, *Jiangxi Nongye Daxue Xuebao (Acta Agriculture Universitatis Jiangxiensis)*, 25(3): 320-324 (饶志明, 黄英金, 肖晗, 潘晓云, 廖军钺, 刘宜柏, 孙宗修, 2003, 农杆菌介导籼稻*Xa21*基因的转化及其遗传研究, *江西农业大学学报*, 25(3): 320-324)
- Ronald P.C., Albano B., Tabien R., Abenes L., Wu K.S., McCouch S., and Tanksley S.D., 1992, Genetic and physical analysis of the rice bacterial blight disease resistance locus, *Xa21*, *Mol. Gen. Genet.*, 236: 113-120 PMID:1362973
- Ruan H.H., Yan C.Q., An D., Liu R.H., and Chen J.P., 2008, Identifying and mapping new gene *xa32(t)* for resistance to bacterial blight (*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*, Xoo) from *Oryza meyeriana* L., *Acta Agriculture Borealioccidentalis Sinica*, 17(6): 170-174
- Shah B.H., Ding X.H., Zeng L.X., Talukdar A., Zhang Z.M., Zen R.Z., and Zhang G.Q., 2006, Pyramiding four bacterial blight resistance genes into rice cultivars in south china, *Zhiwu Fenzi Yuzhong (Molecular Plant Breeding)*, 4(4): 493-499
- Singh K., Vikal Y., Singh S., Leung H., Dhaliwal H.S., and Khush G.S., 2002, Mapping of bacterial blight resistance gene *xa8* using microsatellite markers, *Rice Genetics Newsletter*, 19: 94-96
- 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
- Sun X.L., Cao Y.L., Yang Z.F., Xu C.G., Li X.H., Wang S.P., and Zhang Q.F., 2004, *Xa26*, a gene conferring resistance to *Xanthomonas oryzae* PV. *oryzae* in rice, encodes an LRR receptor Kinase-like protein, *Plant J.*, 37: 517-527 <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-313X.2003.01976.x> PMID: 14756760
- Tan G.X., Ren X., Weng Q.M., Shi Z.Y., Zhu L.L., and He G.C., 2004, Mapping of a new resistance gene to bacterial blight in rice line introgressed from *Oryza officinalis*, *Yichuan Xuebao (Acta Genetica Sinica)*, 31(7): 724-729 (谭光轩, 任翔, 翁清妹, 时振英, 祝莉莉, 何光存, 2004, 药用野生稻转育后代一个抗白叶枯病新基因的定位, *遗传学*

- 报, 31(7): 724-729)
- Taura S., Ogawa T., Yoshimura A., Ikeda R., and Omura T., 1991, Identification of a recessive resistance gene in induced mutant line XM5 of rice to rice bacterial blight, Japanese Society of Breeding, 41(3): 427-432
- Taura S., Ogawa T., Yoshimura A., Ikeda R., and Iwata N., 1992, Identification of a recessive gene to rice bacterial blight of mutant line XM6, *Oryza sativa* L., Japanese Society of Breeding, 42: 7-13
- Tong H.J., and Xue Q.Z., 2003, II You 8220, a new disease resistant hybrid rice combination, *Zajiao Shuidao* (Hybrid rice), 18(5): 73-74 (童海军, 薛庆中, 2003, 抗病杂交水稻新组合 II 优8220, 杂交水稻, 18(5): 73-74)
- Wang C.L., Qi H.X., Pan H.J., Li J.B., Fan Y.L., Zhang Q., and Zhao K.J., 2005, EST markers flanking the rice bacterial blight resistance gene *Xa23* and their application in marker-assisted selection, *Zhongguo Nongye Kexue* (Scientia Agricultura Sinica), 38(10): 1996-2001 (王春连, 戚华雄, 潘海军, 李进波, 樊颖伦, 章琦, 赵开军, 2005, 水稻抗白叶枯病基因 *Xa23* 的 EST 标记及其在分子育种上的利用, 中国农业科学, 38(10): 1996-2001)
- Wang C.T., Tan M.P., Xu X., Wen G.S., Zhang D.P., and Lin X.H., 2003, Localizing the bacterial blight resistance gene, *Xa22(t)*, to a 100-kilobase bacterial artificial chromosome, *Phytopathology*, 93(10): 1258-1262 <http://dx.doi.org/10.1094/PHYTO.2003.93.10.1258> PMID:18944325
- Wang C.T., Wen G.S., Lin X.H., Liu X.Q., and Zhang D.P., 2009, Identification and fine mapping of the new bacterial blight resistance gene, *Xa31(t)*, in rice, *Eur. J. Plant Pathol.*, 123(2): 235-240 <http://dx.doi.org/10.1007/s10658-008-9356-4>
- Wang X.C., Yang C.D., Li X.M., and Ma L.Y., 2004, Rapid pyramiding of resistance genes to bacterial blight in rice by using the integrated technique of marker assisted selection and anther culture, *Zhongguo Shuidao Kexue* (Chinese Journal of Rice Science), 18(1): 7-10 (王兴春, 杨长登, 李西明, 马良勇, 2004, 分子标记辅助选择与花药培养相结合快速聚合水稻白叶枯病抗性基因, 中国水稻科学, 18(1): 7-10)
- Wang Y.P., Li S.G., Ma Y.Q., Gao K.M., and Ma B.T., 2006, D You 17, a new medium indica hybrid rice combination with bacterial leaf blight resistance, *Zajiao Shuidao* (Hybrid Rice), 21(5): 85-86 (王玉平, 李仕贵, 马玉清, 高克铭, 马炳田, 2006, 抗白叶枯病杂交中籼新组合 D 优17, 杂交水稻, 21(5): 85-86)
- Wang Y.S., Pi L.Y., Chen X.H., Chakrabarty P.K., Jiang J.D., De Leon A.L., Liu G.Z., Li L.C., Benny U., Oard J., Ronald P.C., and Song W.Y., 2006, Rice XA21 binding protein 3 is a ubiquitin ligase required for full Xa21-mediated disease resistance, *The Plant Cell*, 18(2): 3635-3646 <http://dx.doi.org/10.1105/tpc.106.046730> PMID:17172358 PMCID:1785399
- Wu X.M., Li X.H., Xu C.G., and Wang S.P., 2008, Fine genetic mapping of *xa24*, a recessive gene for resistance against *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* in rice, *Theor. Appl. Genet.*, 118(1): 185-191 <http://dx.doi.org/10.1007/s00122-008-0888-y> PMID:18795250
- Xia Z.H., Zhao X.F., Fan H.K., Jin L., Gao L.F., Luo Y.H., and Zhai W.X., 2010, Improving of bacterial blight resistance of hybrid rice parents through marker assisted selection of the *Xa23* gene, *Fenzi Zhiwu Yuzhong* (Molecular Plant Breeding), 8(4): 652-666 (夏志辉, 赵显峰, 范海阔, 金良, 高利芬, 罗越华, 翟文学, 2010, 分子标记辅助选择 *Xa23* 基因改良杂交稻亲本在白叶枯病抗性, 分子植物育种, 8(4): 652-656)
- Xiang Y., Cao Y.L., Xu C.G., Li X.H., and Wang S.P., 2006, *Xa3*, conferring resistance for rice bacterial blight and encoding a receptor kinase-like protein, is the same as *Xa26*, *Theor. Appl. Genet.*, 113(7): 1347-1355 <http://dx.doi.org/10.1007/s00122-006-0388-x> PMID:16932879
- Yang Z., Sun X., Wang S., and Zhang Q., 2003, Genetic and physical mapping of a new gene for bacterial blight resistance in rice, *Theor. Appl. Genet.*, 106(8): 1467-1472 PMID:12750790
- Yer A.S., and McCouch S.R., 2004, The rice bacterial blight resistance gene *xa5*, encodes a novel form of disease resistance, *Mol. Plant Microbe Interact.*, 17(12): 1348-1354 <http://dx.doi.org/10.1094/MPMI.2004.17.12.1348> PMID:15597740
- Yi M.S., Ding X.H., Zhang Z.M., Zeng R.Z., Li W.T., and Zhang G.Q., 2006, Molecular marker-assisted breeding of restorer lines with bacterial blight resistance in *oryza sativa*, *Huanan Nongye Daxue Xuebao* (Journal of South China Agricultural University), 27(2): 1-4 (易懋升, 丁效华, 张泽民, 曾瑞珍, 李文涛, 张桂权, 2006, 水稻抗白叶枯病恢复系的分子育种, 华南农业大学学报, 27(2): 1-4)
- Yoshimura S., Yamanouchi U., Katayose Y., Toki S., Wang Zixuan, Kono I., Kurata N., Yano M., Iwata N., and Sasaki T., 1998, Expression of *Xa1*, a bacterial blight resistance gene in rice, is induced by bacterial inoculation, *Proc. Natl. Acad. Sci., USA*, 95: 1663-1668 <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.95.4.1663> PMID:9465073 PMCID:19140
- Zhang X.H., Wang C.L., Li G.F., Zhang X.K., Liang Y.T., Sun L.Q., and Zhao K.J., 2008, Genetic Analysis on bacterial blight resistance of *Xa23*-transgenic rice, *Zuowu Xuebao* (Acta Agronomica Sinica), 34(10): 1679-1687 (张小红, 王春连, 李桂芬, 张晓科, 梁云涛, 孙亮庆, 赵开军,

- 2008, 转*Xa23*基因水稻的白叶枯病抗性及其遗传分析, 作物学报, 34(10): 1679-1687)
- Zhao B., Wang W.M., Zheng X.W., Wang C.L., Ma B.J., Xue Q.Z., Zhu L.H., and Zhai W.X., 2000, Introduction of wide spectrum rice bacterial blight resistance gene *Xa21* into two-line genic male sterile rice variety Pei'ai 64S, Shengwu Gongcheng Xuebao (Chinese Journal of Biotechnology), 16(2): 137-141 (赵彬, 王文明, 郝先武, 王春莲, 马伯军, 薛庆中, 朱立煌, 翟文学, 2000, 水稻白叶枯病广谱抗性基因*Xa21*导入两用不育系培矮64S, 生物工程学报, 16(2): 137-141)
- Zheng C.K., Wang C.L., Yu Y.J., Liang Y.T., and Zhao K.J., 2009, Identification and molecular mapping of *Xa32(t)*, a novel resistance gene for bacterial blight (*Xanthomonas oryzae* pv. *Oryzae*) in rice, Zuowu Xuebao (Acta Agronomica Sinica), 35(7): 1173-1180 (郑崇珂, 王春莲, 于元杰, 梁云涛, 赵开军, 2009, 水稻抗白叶枯病新基因*Xa32(t)*的鉴定和初步定位, 作物学报, 35(7): 1173-1180)
- Zheng J.T., Tu S.H., Zhang J.F., Zheng Y., Zhao K.J., Zhang S.J., and Xie H.A., 2009, Breeding of restorer lines of hybrid rice with bacterial blight resistance gene *Xa23* by using marker assisted selection, Zhongguo Shuidao Kexue (Chinese Journal of Rice Science), 23(4): 437-439 (郑家团, 涂诗航, 张建福, 郑轶, 赵开军, 张水金, 谢华安, 2009, 含白叶枯病抗性基因*Xa23*水稻恢复系的分子标记辅助选育, 中国水稻科学, 23(4): 437-439)
- Zhou Y.J., Deng Q.M., and Li P., 2008, Improve and resistance analyses of four rice restores by MAS, Fenzi Zhiwu Yuzhong (Molecular Plant Breeding), 6(3): 480-490 (周宇燧, 邓其明, 李平, 2008, 利用MAS技术改良四个水稻恢复系及其抗病性分析, 分子植物育种, 6(3): 480-490)
- Zhou Y.L., Zhang Q., Wang C.L., Xing Q.D., Zhai W.X., Pan X.B., and Zhu L.H., 2002, Resistance of *Xa21* Transgenic hybrid rice shanyou63 and shanyou559 to bacterial blight, Zhongguo Shuidao Kexue (Chinese Journal of Rice Science), 16(1): 93-95 (周永力, 章琦, 王春莲, 邢全党, 翟文学, 潘学彪, 朱立煌, 2002, *Xa21*转基因杂交稻组合汕优63和汕优559对白叶枯病的抗性, 中国水稻科学, 16(1): 93-95)
- Zhou Y.Z., Lv Z.M., Lu X.Q., Ding L.Y., and Sun R.C., 1993, Study on the improvement of resistance to bacterial blight (*Xanthomonas campestris* PV. *oryzae*) in hybrid rice restorer line, Nanjing Nongye Daxue Xuebao (Journal of Nanjing Agricultural University), 16(4): 1-5 (周毓珍, 陆作棚, 吕兴泉, 丁伦友, 孙荣才, 1993, 杂交稻恢复系白叶枯病抗性改良研究, 南京农业大学学报, 16(4): 1-5)