



## 评述与展望

### Reviews and Progress

## 植物 NBS-LRR 类抗病基因的研究进展

李峰<sup>1,2</sup>, 张颖<sup>1</sup>, 樊秀彩<sup>1</sup>, 张国海<sup>2</sup>, 刘崇怀<sup>1</sup>

1 中国农业科学院郑州果树研究所, 郑州, 450009

2 河南科技大学林学院, 洛阳, 471003

✉ 通讯作者: liuchonghuai@caas.net.cn ✉ 作者

分子植物育种, 2011 年, 第 9 卷, 第 108 篇 doi: 10.5376/mpb.cn.2011.09.0108

收稿日期: 2011 年 09 月 09 日

接受日期: 2011 年 10 月 08 日

发表日期: 2011 年 10 月 13 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):

李峰等, 2011, 植物 NBS-LRR 类抗病基因的研究进展, 分子植物育种(online) Vol.9 No. 108 pp.1784-1790 (doi: 10.5376/mpb.cn.2011.09.0108)

引用格式(英文):

Li et al., 2011, Research Advance of Resistance Gene NBS-LRR Type in Plant, Fenzi Zhiwu Yuzhong (online) (Molecular Plant Breeding) Vol.9 No. 108 pp.1784-1790 (doi: 10.5376/mpb.cn.2011.09.0108)

**摘要** 植物病害往往使农业生产蒙受严重损失, 这已对农业的健康发展产生了不良的影响, 所以培育抗病性植物是最行之有效的办法, 随着分子生物学理论和技术的飞速发展以及重要病害基因的克隆与应用, 使得研究者逐渐借助生物技术手段进行抗病性研究, 而利用寄主抗性克隆得到抗病基因是其中的研究热点。至今, 约有 50 多个抗病(resistance, R)基因从不同的植物中克隆出来, 在克隆的 R 基因中, NBS-LRR 类(Nucleotide binding site-leucine-rich repeats)是已分离 R 基因中最大的一类。目前, 不仅从中得到了抗病基因同源序列(resistance gene analog, RGA), 而且利用分子标记技术也将一些 RGA 定位在了相应的染色体上, 这将有助于加快挖掘抗病基因的进程。本文综述了植物的抗病机理, NBS-LRR 的分类及其与抗病基因的关系, 系统介绍了国内外对 NBS-LRR 类的研究及进展, 同时也对 NBS-LRR 类研究中存在的问题及前景进行了探讨, 旨在为进一步开发和利用 NBS-LRR 类基因提供信息。

**关键词** 抗病基因; NBS-LRR; RGA; NBS profiling

## Research Advance of Resistance Gene NBS-LRR Type in Plant

Li Feng<sup>1,2</sup>, Zhang Ying<sup>1</sup>, Fan Xiucui<sup>1</sup>, Zhang Guohai<sup>2</sup>, Liu Chonghuai<sup>1</sup>

1. Zhengzhou Fruit Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou, 450009, P.R., China

2. College of Forestry, Henan University of Science Technology, Luoyang, 471003, P.R., China

✉ Corresponding author, liuchonghuai@caas.net.cn; ✉ Authors

**Abstract** Plant disease can make the agricultural production suffered heavy losses, which has harmful effect on the healthy development of agricultural. Cultivating disease resistant varieties is an effective method, For the molecular biology theory and technology rapid development and important resistant gene had been cloned and applied, cloned the host resistant gene was an important research. So far, approximately fifty resistance gene (resistance, R) had been cloned from different plants, in which, NBS-LRR type (Nucleotide binding site-leucine-rich repeats) was the maximum of isolated genes. At present, not only did get the RGA (resistance gene analog, RGA), but also located some RGAs position in the chromosome using molecule marker technology. These contributed to mining resistance genes process. This review involved plant resistance mechanism, NBS-LRR classification and the relationship between resistance genes, introduced domestic and overseas research the NBS-LRR type and evolution systematically. The problem and prospect had been discussed also in this review, for further exploitation and utilization of NBS-LRR type gene.

**Keywords** Resistance gene; NBS-LRR; RGA; NBS profiling

### 研究背景

病害的发生对农业生产来说是巨大的威胁, 它会造成作物的减产甚至是绝收。香蕉叶斑病可造成香蕉减产达 30%~50% (桑利伟和郑服从, 2006); 葡萄白腐病在流行年份可造成 20%~80% 的损失(王忠跃, 2009, 中国农业出版社, pp.41-42)。目前, 对植

物病害的防治主要是运用施用农药的防治方法, 虽然具有防治作用, 但也对环境产生了污染。中国目前是目前全世界施用农药和化肥最多的地区之一, 农药的使用不可避免地会产生土壤污染、水污染以及大气污染, 最终威胁到人类的健康安全, 所以培育抗病性品种是最环保、最经济的方法, 尤其是随着分

子生物学与分子技术的不断进步, 研究者已从众多的植物中克隆得到了抗病基因, 如番茄的 *Pto* 基因 (Martin et al., 1993), 烟草的 *N* 基因 (Whitham et al., 1994) 以及小麦 *Lr10* 基因 (Feuillet et al., 1997)。

至今, 分离与克隆抗病基因的方法已有多种, 如转座子标签法、图位克隆法、表型基因克隆法、mRNA 差异显示技术等等。通过这些方法, 克隆获得约 50 多个植物的抗性(resistance, R)基因, 其中, NBS-LRR 类是最大的一类, NBS 存在于真核生物的许多蛋白中, NBS 区域主要负责 ATP 的水解以及释放信号。LRR 是长度在 24 个氨基酸之内的多重重复, 它是蛋白质相互作用的平台, 而且是蛋白质活化作用的调控构件。通过分析, 一些 R 基因产物的氨基酸序列具有高度保守的区域。根据这些保守区域设计引物来扩增基因组 DNA 或 cDNA 可获得 RGA, 这为分离抗病基因或抗病相关序列提供了一种新方法。NBS-LRR 类基因的研究还可与分子标记技术相联系, 通过一些分子标记, 可将一些 RGAs 定位在相应的遗传图谱上, 从而逐步接近抗病基因, 这不仅有助于对抗病机制的分析与认识, 而且也能加速挖掘抗病基因的进程。我们对近年来国内外有关 NBS-LRR 类基因的介绍做了一个较系统的总结, 以期为更好的利用 NBS-LRR 类基因来克隆和分离抗病基因奠定基础。

## 1 R 基因

Flor 于 1971 年提出了著名的基因对基因假说 (Flor, 1971), 他认为基因对基因相互作用的显著标志是过敏反应(hypersensitive reaction, HR)的诱导, HR 是植物抵抗病原菌的一种机制与植物抗病性有直接关系。该假说成为了目前克隆植物抗病基因的理论基础。

植物的抗病性是植物为了抵抗病原物的侵染、扩展和危害而在形态结构和生理生化等方面在时间和空间上的综合表现, 其实质是抗病性基因表达的结果, 通过抗病基因的表达和相关基因的调控而实现的。植物抗病性的强弱决定了抗病基因的表达强度和速度(徐炎, 2000, 西北农林科技大学, pp.15-16)。植物的防御反应可以分为植物基本防御与 R 基因调节防御两种类型, 绝大多数 R 基因含有 NBS-LRR 区域, 它是植物免疫系统的重要组份(Shang et al., 2009)。R 基因在植物的病害防御过程中起着非常重要的作用, 一旦病原菌侵入植物表皮将遇到 R 基因和 *avr* 基因的互作, 即植物的非寄主抗病性(孙文丽

等, 2008)。

## 2 RGA 与 R 基因

抗病基因同源序列(resistance gene analog, RGA)是一种存在于植物基因组中具有某些特定保守结构域的 DNA 区段。抗病基因克隆对于培育抗病作物新品种和研究病原物与寄主作物之间互作的分子机制具有重要的意义。根据植物抗病基因保守序列结构特点设计引物来扩增基因组 DNA 或 cDNA 可获得抗病基因同源序列, 为筛选抗病基因或抗病相关基因提供了一种有效手段(贺超英等, 2001, www.scichina.com)。

RGA 与 R 基因之间的关系主要有三种(王华峰, 2004)。第一, RGA 是 R 基因或假基因的一部分。第二, RGA 与 R 基因紧密连锁。第三, RGA 与目的抗病基因无关。连锁分析表明很多 RGA 与 R 基因紧密连锁, 甚至就是 R 基因的一部分, 这为进一步筛选克隆目的 R 基因奠定了重要的基础。因 RGA 结构域不同可分为 4 类, 第一类是 NBS-LRR 类抗病基因。这类基因的特点是在它们编码蛋白的近 N 端存在着 NBS, 而在它们的近 C 端则由 LRR 组成。这一类蛋白一般存在于细胞质中, 如烟草抗花叶病毒基因 *N* 基因。第二类是 LRR-TM 类抗病基因, 它们的 N 端存在一个胞外 LRR, 而在 C 端具有由疏水氨基酸组成的跨膜区(TM), 如番茄抗叶霉病不同生理小种的基因 *cf-2*, *cf-4* 以及甜菜抗包囊线虫的基因 *Hs1*。第三类是 LRR-TM-STK 类抗病基因, 它含有与 *cf-9* 蛋白相似的胞外 LRR 受体结构域, 又含有与 *Pto* 蛋白相似的胞内 STK 结构域, 在这两个区域之间存在一个跨膜区(TM), 如水稻抗白叶枯病基因 *Xa21*。第四类是 STK 类抗病基因, 它没有 LRR 结构域, 如番茄 *Pto*, *Fen*, *Lr10* 基因。在这四类中以 NBS 类抗病基因为主, NBS 即核苷酸结合位点(Nucleotide binding site), LRR 为富含亮氨酸重复(Leucine-rich repeats)。Meyers 等(1999)的研究结果表明: 双子叶植物中同时存在 TIR-NBS-LRR 和 non TIR-NBS-LRR 两类抗病基因, 并且 non TIR-NBS-LRR 类抗病基因中的 Kinase-2 的共有序列可总结为(Y/V)(L/V)(L/I/V)V(L/V)DD(I/V)W, 最后一个氨基酸为天冬氨酸(D), 而在 TIR-NBS-LRR 中 Kinase-2 的共有序列可总结为(V/L/I)(L/I/V)(L/I/V)V(L/I/V)DD(V/I)X, 最后一个氨基酸为任意氨基酸, 通常为色氨酸(W)。因此在 Kinase-2 末端中, 当最后一个氨基酸为色氨酸(W)时, 该基因属于 non-TIR-NBS-

LRR 类型; 而当最后一个氨基酸为天冬氨酸(D)时, 则该基因为 TIR-NBS-LRR 类抗病基因。亚麻的抗锈病基因 *L6* 和烟草抗花叶病毒基因 *N* 基因都属于 TIR-NBS-LRR 类抗病基因, 而拟南芥的抗丁香假单孢杆菌基因 *RPS2* 和 *RPS5* 则属于 non-TIR-NBS-LRR 类抗病基因(Seehalak et al., 2011)。

### 3 NBS-LRR 的结构与功能

NBS (nucleotide binding site, NBS)即核苷酸结合位点。NBS 区域主要负责 ATP 的水解以及释放信号, NBS 存在于真核生物的许多蛋白中, 如 ATPase, 延伸因子异质三聚体, GTP 结合蛋白, R 基因编码蛋白, 这些蛋白对细胞的生长分化, 细胞骨架的形成, 小泡的运输和防御反应都有关键性作用(秦跟基等, 1999)。

NBS 有三个区域组成(李春来和张怀渝, 2004)。第一区域为 P-LOOP, 又称 Kinase-a; 第二区域为 kinase-2a; 第三区域为 Kinase-3a。

LRR (leucine-rich repeats, LRR)即富含亮氨酸重复。LRR 是长度在 24 个氨基酸之内的多重重复, 它含有多个亮氨酸或其它亲水残基, 也可含有较规律分配的脯氨酸和天冬氨酸, 从而决定着含 LRR 蛋白的晶体结构(Dixon et al., 1996)。有人认为 LRR 为蹄铁状结构(孙文丽等, 2008), 也有人认为近似卷曲弹簧的三维结构(李春来和张怀渝, 2004)。LRR 是蛋白质, 在有机体中占有较大面积, 它是蛋白质相互作用的平台, 而且是蛋白质活化作用的调控构件, 在功能方面这种富含亮氨酸的结构域决定着与配体(Avr 基因的产物)结合的专一性, 即决定了寄主与病原的特异性识别, 在一定程度上可以解释基因对基因的相互作用。氨基末端以及羧基末端区域的 LRR 具有不同的功能, 氨基末端区域的 LRR 具有调节活化的作用, 位于羧基末端区域的 LRR 具有识别细菌的功能(Belkadir et al., 2004)。Dixon 等(1996)提出了 LRR 促进 R 基因产物与其它参与抗病信号传导的蛋白之间的结合等模型。植物在识别病原菌变化时, 氨基酸替换和 LRRs 的数目会发生变化, 这可使植物获得新的抗性。Tamura 等(2011)也认为植物识别病原物的能力取决于 R 基因的类型, 而新的 R 基因获得可以通过氨基酸替换和发生在编码 LRR 的区域内的 LRRs 重复数目的改变而得到。

NBS-LRR 蛋白为组配各种假定的调控因子提供了平台(CC, TIR, NBS, 氨基末端 LRR 结构), 这些调控因子对于信号的控制来说是必须的, 这些区域

可能与位于分子内部的羧基末端的 LRR 调控区域相联系。NBS-LRR 蛋白通过传动能产生一些潜在的信号, NBS-LRR 蛋白信号发送的能力受到两方面的控制, 这两方面都与负调控相关, 一方面是激活作用, NBS-LRR 蛋白是动态的而且会受到不适当的激活而变得不稳定。另一方面是灭活作用, 不适当的激活对细胞有毒害的影响, 但是负调控可通过钝化作用(灭活作用)进行调节, 这样就建立了稳定的而且具有活性信号的构象(Belkadir et al., 2004)。

### 4 抗病基因同源序列的获得及其在染色体上定位

目前所做植物上的抗病基因同源序列的分离与鉴定大部分都是根据 NBS-LRR 的保守区段进行引物的设计, 根据已克隆的 NBS-LRR 类抗病基因保守区域 P-loop 和疏水结构域(GLPLAL)设计引物, 采用 PCR 技术从植物组织 DNA 或 cDNA 中扩增和分离得到 RGAs, 如小麦(王海燕等, 2006)、甘蔗(阙友雄等, 2009a)、水稻(杨勤忠等, 2001)、拟南芥(王岩等, 2009)、香蕉(袁克华等, 2009)、斑茅(阙友雄等, 2009b)、巴西橡胶(张影波等, 2009)、花生(刘宇等, 2010)、咖啡(Hendre et al., 2011)、棉花(Azhar et al., 2011)、野生稻(徐靖等, 2010)、草莓(Martinez Zamora et al., 2004)。虽然尚未成功地克隆出抗病基因, 但却分离到许多结构上与 R 基因类似的序列, 这些序列均含有 NBS-ARC 保守结构域, 与已知抗病基因相应区域相一致具有抗病基因 NBS 特征结构域(P 环, 激酶 2a 等)。经氨基酸序列同源性比对得到的 RGAs 片段具有典型的 NBS 结构域, 即 P-loop (GGVGKTT), Kinase-2a (VLDDVW), Kinase-3a (GSR/KILVTTR)结构以及疏水结构域 HD (hydrophobic domain) (阙友雄等, 2009a)。一些抗病基因同源序列可以与抗病基因归为一类, 但同源性都不太高。

目前, 研究者利用 NBS-LRR 设计引物得到 RGAs, 再通过与分子标记相结合, 借助其遗传图谱将 RGAs 定位在染色体上, 从而逐步找到抗病基因。如 Madsen 等(2003)研究大麦的抗病性, 他们先根据 NBS-LRR 保守区段设计引物进行 PCR, 克隆, 从而得到 RGAs。再结合 RFLP 分子标记技术, 将这些 RGAs 定位在大麦的遗传图谱上, 而且这些 RGAs 大都紧邻在已知的抗病基因附近。最终得出 RGAs 可能就是抗病基因候补片段这一重要结论。另外 Soriano 等(2005)也利用相同的技术手段将杏子的一些 RGAs 定位在遗传图谱上。Collins 等(1998)

在玉米中鉴定了 20 个 RGAs 并首先把他们作图到已知携带 R 基因的染色体区域, 第二年又从玉米中成功克隆出了 RP1-D 基因。Chen 等(2011)根据 R 基因保守序列 LRR, NBS 和 STK 设计引物, 在 F<sub>2</sub> 重组自交系中扩增得到的多态性条带显示为单座位遗传, 还发现以 STK 为引物获得的 RGAs 和小麦抗条锈基因之间存在一定连锁关系。Qi 等(2011)利用分子标记技术将向日葵上抗锈病基因 R4 基因在染色体上进行了定位, 他采用位于 NBS-LRR 簇群内的分别位于抗锈病基因 R4 基因两侧 2.1 cM 和 0.8 cM 处的 ZVG61 与 ORS581 作为分子标记, 将抗锈病基因 R4 基因定位于向日葵的 13 号连锁群上, 通过筛选最终证明 HA-R3 是抗锈病的最有效基因。Shi 等(2011, www.springerlink.com)从茄科植物川椒 CM334 上得到了 RGA (CAPRGC), 它与土豆抗花叶病毒基因高度相似, 通过比较基因组研究揭示了 CAPRGC 与 RX 位于同一条染色体上, 最终也证明了 R 基因的特异性不是保守的, 但 R 基因的结构与功能是保守的这一推论。Kumar 等(2010)从水稻的广谱抗病基因 DHR9 上分离出了抗病基因类似序列并采用 RAPD、SSR、STS 分子标记技术将鉴定出的 6 个 NBS-LRR 基因定位在水稻的 12 号染色体上, 并把它们作为潜在的抗病基因。Bresson 等(2011, www.newphytologist.com)通过构建杨树的基因组图谱与遗传图谱以及 BAC 文库, 并利用 SCAR, SSR, 以及 STS 分子标记, 将杨树上分别控制叶锈病的质量抗性与数量抗性的 Rus 和 R1 基因定位在了杨树 19 号染色体 NBS-LRR 区域内, Rus 位点间的间隔距离为 0.8 cM, R1 基因位点间的间隔距离为 1.1 cM。

## 5 NBS profiling 分子标记及相关技术的应用

目前, 人们用 NBS profiling 标记技术来找寻 NBS-LRR 类的 R 基因及其 RGA (裴冬丽和李成伟, 2009), NBS profiling 是一个产生 R 基因和 RGAs 分子标记的有力工具(Meyers et al., 1999)。NBS profiling 可以用于产生一些和 R 基因和 R 基因簇紧密连锁的标记, 从而用于构建基因组图谱和定位克隆, 以及是在可利用的种质内开发新的等位基因和挖掘抗病性新来源(Vander et al., 2004)。NBS profiling 在凝胶测序上可以产生一些可再生的多态性标记, 这大大丰富了 R 基因和 RGAs。

Calenge 等(2005)利用 NBS profiling 在苹果上产生了 43 个标记, 经过测序, 23 个标记鉴定为

RGAs, 并将标记定位于苹果基因组中 17 条连锁群上中的 10 条上, 25 个标记与苹果上抗疮痂病和霉病的重要基因或定量品质位点相接近。Vander 等(2004)用 NBS profiling 技术在基因组水平上分析了大麦、马铃薯、番茄和莴苣的 RGA 的结构, 发现这些作物经过引物扩增以及酶切产生的序列与已知的抗病基因和 RGA 序列有 50%~90% 的相似度。Sayar-Turet 等(2011)利用 NBS profiling 技术将土耳其冬小麦栽培品种和哈撒克斯坦冬小麦栽培品种以及欧洲冬小麦栽培品种区分开。Whitaker 等(2010)利用 NBS profiling 与 LRR profiling 技术从距离玫瑰抗黑斑病 *Rdr3* 9.1 cM 的位置鉴定出一分子标记, 并把它转化成 SCAR 标记用于分子标记辅助育种。Gennaro 等(2009)利用 NBS profiling 技术从小麦染色体上分离出含有或缺失抗小麦叶锈病的 *Lr19* 基因, 并采用 STS 标记技术发现其中一条序列 AG15 与抗小麦叶锈病的 *Lr19* 基因紧密连锁, 最后通过结构分析与通过 Southern 杂交证明 AG15 属于 R 基因家族的 NBS 类, 并发现 AG15 与小麦叶锈病的诱导有互为表达的关系, 最终证明 AG15 是小麦抗叶锈病 *Lr19* 的候补基因。

## 6 展望

R 基因保守区为克隆抗病基因提供了新的方法。根据 R 基因保守区域合成引物已从不同的植物中克隆出 R 基因, 虽然并未真正地克隆出抗病基因, 但却分离到许多结构上与 R 基因类似的序列(RGA), 而且很多 RGA 与 R 基因紧密连锁, 这为进一步筛选克隆目的 R 基因打下了基础。

根据 R 基因保守结构域来克隆 R 基因以及寻找与 R 基因或与 RGA 紧密连锁的标记也存在一些问题。首先有些非抗性基因同样具有 NBS、LRR 和丝氨酸 / 苏氨酸激酶等保守结构域, 因此克隆出的 RGA 未必都与 R 基因有关(秦跟基等, 1999)。其次 RGA 的分类也较混杂有的按推导的 RGA 间氨基酸的相似程度进行分类, 如将相似性在 50% 以上的定为同一类, 也有将相似性在 70% 以上的定为同一类, 还有的将核苷酸水平在 95% 以上相似定为同一类(王华峰, 2004)。因而, 对于 RGA 的研究要与其他分子技术以及常规的育种技术相结合, 这样才能得到更加可靠, 准确的结果。RGA 作为一种有力的工具势必会有助于抗病功能基因的发现和植物抗病机制的认识, 并能加速挖掘抗病基因的进程。

## 作者贡献

李峰、张颖完成论文相关资料的收集与整理工作; 李峰完成论文初稿的写作; 刘崇怀、樊秀彩和张国海三位老师指导了论文的写作与修改。全体作者都阅读并同意最终的文本。

## 致谢

本研究由现代农业产业技术体系专项资金(CARS-30-yz-1)和农作物种质资源保护项目(NB2011-2130135-34)共同资助。作者感谢中国农业科学院郑州果树研究所刘崇怀老师、张颖老师和樊秀彩老师的辛勤指导以及河南科技大学张国海老师在写作过程中的有益建议。

## 参考文献

- Azhar M.T., Amin I., Bashir A., and Mansoor S., 2011, Characterization of resistance gene analogs from *Gossypium arboreum* and their evolutionary relationships with homologs from tetraploid cottons, *Euphytica*, 178(3): 351-362
- Belkhadir Y., Subramaniam R., and L Dangel J.L., 2004, Plant disease resistance protein signaling: NBS-LRR proteins and their partners, *Curr. Opin. Plant Biol.*, 7(4): 391-399
- Calenge F., Vander Linden C.G., Vande W.E., Schouten H.J., Van Arkel G., Denance C., and Durel C.E., 2005, Resistance gene analogues identified through the NBS-profiling method map close to major genes and QTL for disease resistance in apple, *Theor. Appl. Genet.*, 110(4): 660-668
- Chen X.M., Line R.F., and Leung H., 1998, Genome Scanning for resistance-gene analogs in rice, barley, and wheat by high-resolution electrophoresis, *Theor. Appl. Genet.*, 97(3): 345-355
- Collins N.C., Webb C.A., Seah S., Ellis J.G., Hulbert S.H., and Pryor A., 1998, The isolation and mapping of disease resistance gene analogs in maize, *Mol. Plant Microbe interact.*, 11(10): 968-978
- Dixon M.S., Jones D.A., Keddie J.S., Thomas C.M., Harrison K., and Jonathan J.D., 1996, The tomato Cf-2 disease resistance locus comprises two functional genes encoding leucine-rich repeat proteins, *Cell*, 84(3): 451-459
- 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, *The Plant J.*, 11(1): 45-52
- Flor H.H., 1971, Current status of the gene-for-gene concept, *Annual Rev. Phyto.*, 9: 275-296
- Gennaro A., Koebner R.M., and Ceoloni C., 2009, A candidate for Lr19, an exotic gene conditioning leaf rust resistance in wheat, *Funct. Integr. Genomics*, 9(3): 325-334
- Hendre P.S., Bhat P.R., Krishnakumar V., and Aggarwal R.K., 2011, Isolation and characterization of resistance gene analogues from *Psilanthus* species that represent wild relatives of cultivated coffee endemic to India, *Genome*, 54(3): 377-390
- Kumar P., Pathania S., Katoch P., Sharma T.R., Plaha P., and Rathour R., 2010, Genetic and physical mapping of blast resistance gene *Pi-42(t)* on the short arm of rice chromosome 12, *Mol. Breeding*, 25(2): 217-228
- Li C.L., and Zhang H.Y., 2004, Research advance of Resistance Gene Analogs in plant, *Fenzi Zhiwu Yuzhong (Molecular Plant Breeding)*, 2(6): 853-860 (李春来, 张怀渝, 2004, 植物抗病基因同源序列(RGA)研究进展, 分子植物育种, 2(6): 853-860)
- Liu Y., Yan C.X., Zhang T.T., Li C.J., Zheng Y.X., and Shan S.H., 2010, Cloning and prokaryotic expression of peanut NBS-LRR resistant gene, *Zhongguo Nongye Keji Zhidao (Journal of Agricultural Science and Technology)*, 12(3): 73-78 (刘宇, 闫彩霞, 张廷婷, 李春娟, 郑奕雄, 单世华, 2010, 花生NBS-LRR类抗病基因的克隆及原核表达, 中国农业科技导报, 12(3): 73-78)
- Madsen L.H., Collins N.C., Rakwalska M., Backes G., Sandal N., Krusel L., Jensen J., Waterman E.H., Jahoor A., Ayliffe M., Pryor A.J., Langridge P., Schulze-Lefert P., and Stougaard J., 2003, Barley disease resistance gene analogs of the NBS-LRR class: identification and mapping, *Mol. Gen. Genomics*, 269(1): 150-161
- Martin G.B., Brommonschenkel S.H., Chunwongse J., Frary A., Ganai M.W., Spivey R., Wu T., Earle E.D., and Tanksley S.D., 1993, Map based cloning of a protein kinase gene conferring disease resistance in tomato, *Science*, 262(5138): 1432-1436
- Martinez Zamora M.G., Castagnaro A.P., and Diaz Ricci J.C., 2004, Isolation and diversity analysis of resistance gene analogues (RGAs) from cultivated and wild strawberries, *Mol. Gen. Genomics*, 272(4): 480-487
- Meyers B.C., Dickerman A.W., Michelmore R.W., Sivaramakrishnan S., Sobral B.W., and Young N.D., 1999, Plant disease resistance genes encode members of an ancient and diverse protein family within the nucleotide-binding superfamily, *Plant J.*, 20(3): 317-332
- Pei D.L., and Li C.W., 2009, An effective molecular marker of mining plant resistance Gene-NBS profiling, *Zhiwu Shenglixue Tongxun (Plant Physiology Communications)*, 45(12): 1226-1230 (裴冬丽, 李成伟, 2009, NBS Profiling: 一种有效寻找植物抗性基因的分子标记, 植物生理学通讯, 45(12): 1226-1230)
- Qi L.L., Hulke B.S., Vick B.A., and Gulya T.J., 2011, Molecular mapping of the rust resistance gene *R4* to a large NBS-LRR cluster on linkage group 13 of sunflower, *Theor. Appl.*

- Genet., 123:351-358
- Qin G.J., Li W.L., and Chen P.D., 1999, Update of resistance genes and resistance gene analogs in plants, Nanjing Nongye Daxue Xuebao (Journal of Nanjing Agricultural University), 22(3): 102-107 (秦根基, 李万隆, 陈佩度, 1999, 植物抗病基因结构特征及其类似序列的研究进展, 南京农业大学学报, 22(3): 102-107)
- Que Y.X., Xu L.P., Lin J.W., and Chen R.K., 2009, Isolation and characterization of NBS-LRR resistance gene analogs from Sugarcane, Zuowu Xuebao (Acta Agronomica Sinica), 35(4): 631-639 (阙友雄, 许莉萍, 林剑伟, 陈如凯, 2009, 甘蔗NBS-LRR类抗病基因同源序列的分离与鉴定, 作物学报, 35(4):631-639)
- Que Y.X., Xu L.P., Lin J.W., Zhang M.Q., Chen R.K., 2009, Cloning and analysis of NBS-LRR type disease resistance gene analogs in *Erianthus arundinaceum*, Redai Zuowu Xuebao (Chinese Journal of Tropical Crops), 30(2): 192-197 (阙友雄, 许莉萍, 林剑伟, 张木清, 陈如凯, 2009, 斑茅NBS-LRR类抗病基因同源序列的克隆与分析, 热带作物学报, 30(2): 192-197)
- Sang L.W., and Zheng F.C., 2006, Main diseases of Banana in China and its control., Anhui Nongye Kexue (J. Anhui Agri. Sci.), 34(9): 1841-1845 (桑利伟, 郑服丛, 2006, 我国香蕉的主要病害及防治, 安徽农业科学, 34(9): 1841-1845)
- Sayar-Turet M., Dreisigacker S., Braun H.J., Hede A., MacCormack R., and Boyd L.A., 2011, Genetic variation within and between winter wheat genotypes from Turkey, Kazakhstan, and Europe as determined by nucleotide-binding-site profiling, Genome, 54(5): 419-430
- Seehalak W., Moonsom S., Methenukul P., and Tantasawat P., 2011, Isolation of resistance gene analogs from grapevine resistant and susceptible to downy mildew and anthracnose, Sci. Hort., 128(3): 357-363
- Shang J.J., Tao Y., Chen X.W., Zou Y., Lei C., Wang J., Li X.B., Zhao X.F., Zhang M.J., Lu Z.K., Xu J.C., Cheng Z.k., Wan J.M., and Zhu L.H., 2009, Identification of a new rice blast resistance gene, *Pid3*, by genomewide comparison of paired nucleotide-binding site-leucine-rich repeat genes and their pseudogene alleles between the two sequenced rice genomes, Genet., 182(4): 1303-1311
- Soriano J.M., Vilanova S., Romero C., Llacer G., and Badenes M.L., 2005, Characterization and mapping of NBS-LRR resistance gene analogs in apricot (*Prunus armeniaca* L.), Theor. Appl. Genet., 110(5): 980-989
- Sun W.L., Liu Y.H., Wu Y.H., and Fu J.F., 2008, Advance on plant resistance gene research, Hubei Nongye Kexue (Hubei Agricultural Sciences), 47(5): 598-600 (孙文丽, 刘昱辉, 吴元华, 傅俊范, 2008, 植物抗病基因研究进展, 湖北农业科学, 47(5): 598-600)
- Tamura M., and Tachida H., 2011, Evolution of the number of LRRs in plant disease resistance genes, Mol. Genet. Genomics, 285(5): 393-402
- Vander Linden C.G., Wouters D.C.A.E., Mihalka V., Kochieva E.Z., Smulders M.J., and Vosman B., 2004, Efficient targeting of plant disease resistance loci using NBS profiling, Theor. Appl. Genet., 109(2): 384-393
- Wang H.F., 2004, Cloning and analysis of resistance gene analogs from grape and peach., Thesis for M.S., Nanjing Agriculture University, Supervisor: Fang J.G., Zhang Z., pp.14-20 (王华峰, 2004, 葡萄, 桃抗病基因同源序列的克隆与分析, 硕士学位论文, 南京农业大学, 导师: 房经贵, 章镇, pp.14-20)
- Wang H.Y., Yang W.X., and Liu D.Q., 2006, Isolation and characterization of NBS-LRR resistance gene homology sequences from wheat, Zhongguo Nongye Kexue (Scientia Agricultura Sinica), 39(8): 1558-1564 (王海燕, 杨文香, 刘大群, 2006, 小麦NBS-LRR类抗病基因同源序列的分离与鉴定, 中国农业科学, 39(8): 1558-1564)
- Wang Y., Li Z.Y., Tang X.L., Lu S., Xu P., Zhang J., Fang K., and Xi J.H., 2009, Bioinformatic analysis of the NBS-LRR gene family in *Arabidopsis thaliana*, Zhongguo Nongxue Tongbao (Chinese Agricultural Science Bulletin), 25(15): 40-45 (王岩, 李兆阳, 唐心龙, 卢姗, 许鹏, 张静, 方奎, 席景会, 2009, 拟南芥基因组NBS-LRR类基因家族的生物信息学分析, 中国农学通报, 25(15): 40-45)
- Whitaker V.M., Bradeen J.M., Debener T., Biber A., and Hokanson S.C., 2010, *Rdr3*, a novel locus conferring black spot disease resistance in tetraploid rose: genetic analysis, LRR profiling, and SCAR marker development, Theor. Appl. Genet., 120(3): 573-585
- Whitham S., Dinesh-kumar S.P., and Chol D., 1994, The product of the tobacco mosaic virus resistance gene N: similarity to toll and the Interleukin-1 receptor, Cell, 78(6): 1101-1115
- Xu J., Yun Y., Tang Q.J., and Wang X.N., 2010, Isolation and sequence analysis of NBS-type resistance gene analogues from Hainan common wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.), Zhongguo Nongxue Tongbao (Chinese Agricultural Science Bulletin), 26(10):38-41 (徐靖, 云勇, 唐清杰, 王效宁, 2010, 海南普通野生稻NBS类抗病基因同源序列的分离与分析, 中国农学通报, 26(10): 38-41)
- Yang Q.Z., Yang P.W., Wang Q., Liu J.M., Yan B., Li J.R., and Huang X.Q., 2001, Cloning and sequencing of disease resistance gene analogues in rice (*Oryza sativa* L.), Zhongguo Shuidao Kexue (Chinese J. Rice Sci.), 15(4): 241-247 (杨勤忠, 杨佩文, 王群, 刘继梅, 鄢波, 李家瑞, 黄兴奇, 2001, 水稻抗病基因同源序列的克隆及测序分析, 中国

水稻科学, 15(4): 241-247)

Yuan K.H., Feng R.J., Cheng P., and Zhang Y.D., 2009, Cloning and Identification of the Resistance Gene Analogs of Banana, *Zhongguo Nongxue Tongbao* (Chinese Agricultural Science Bulletin), 25(5): 271-274 (袁克华, 冯仁军, 程萍, 张银东, 2009, 香蕉NBS-LRR类抗病基因同源序列的克隆与分析, 中国农学通报, 25(05): 271-274)

Zhang Y.B., Pang Y.Q., Mo T.H., Dong M.C., Xie H., and Cai X.Q., 2009, Cloning and primary analysis on NBS type resistance gene analogs in *Hevea brasiliensis*, *Anhui Nongye Kexue* (Journal Anhui Agri. Sci.), 37(24): 11453-11455 (张影波, 庞玉新, 莫廷辉, 董美超, 解辉, 蔡秀清, 2009, 巴西橡胶NBS类抗病基因同源序列的克隆与分析, 安徽农业科学, 37(24): 11453-11455)



5<sup>th</sup>Publisher是一个致力于科学与文化传播的中文出版平台

在5<sup>th</sup>Publisher上发表论文, 任何人都可以免费在线取阅您的论文

- ※同行评审, 论文接受严格的高质量的评审
- ※在线发表, 论文一经接受, 即刻在线发表
- ※开放取阅, 任何人都可免费取阅无限使用
- ※快捷搜索, 涵盖谷歌学术搜索与知名数据库
- ※论文版权, 作者拥有版权读者自动授权使用

在线投稿: <http://5th.sophiapublisher.com>