广东农业科学 2022，49（9）：31-41
Guangdong Agricultural Sciences DOI:10.16768/j.issn.1004-874X.2022.09.004

李香荣，何秀英，陈浩，陆展华，王晓飞，王石光，方志强，巫浩翔，刘维 . 水稻白叶枯病基因的作用机制与育种应用[J]. 广东农业科学，2022，49（9）：31-41.

水稻白叶枯病基因的作用机制与育种应用

李香荣[1,2]，何秀英[1]，陈　浩[1]，陆展华[1]，王晓飞[1]，王石光[1]，方志强[1]，巫浩翔[1]，刘　维[1]
（1. 广东省农业科学院水稻研究所 / 广东省水稻育种新技术重点实验室 / 广东省水稻工程实验室 / 农业农村部华南优质稻遗传育种重点实验室，广东 广州　510640；
2. 南昌大学生命科学技术学院，江西 南昌　330000）

摘　要：水稻是世界上最重要的粮食作物之一，水稻病害是其产量损失的重大威胁，由革兰氏阴性菌稻黄单胞杆菌所引起的白叶枯病是严重影响水稻产量的三大主要病害之一。传统的化学防治方法存在很多弊端，抗白叶枯病水稻品种的培育是世界公认防治该病害最为安全、有效的手段，抗病种质资源鉴定与抗性基因挖掘是抗病品种培育的前提。在自然和人工双重选择压力下，白叶枯病菌不断变异，陆续出现了新型致病变种，主栽品种逐渐失去抗病性，因此发掘和鉴定更多的持久抗病基因显得非常必要。对已克隆的 16 个白叶枯病抗性基因进行简要归类，并从基因的发现、定位、克隆、作用机制等方面对广谱抗白叶枯病且应用较好的 3 个基因 *Xa23*、*Xa7* 和 *xa5* 进行详细阐述，对白叶枯病抗性育种方法分子标记辅助选择育种、转基因育种和基因标记育种进行介绍。此外，结合不同白叶枯病基因的自身特性及当前育种利用中存在的问题，展望白叶枯广谱抗病分子育种的未来方向。

关键词：水稻；白叶枯病；*Xa23*；*Xa7*；*xa5*；育种应用
中图分类号：S332.2　　**文献标志码：**A　　**文章编号：**1004-874X（2022）09-0031-11

Mechanism and Breeding Application of Bacterial Blight Gene in Rice

LI Xiangrong[1,2], HE Xiuying[1], CHEN Hao[1], LU Zhanhua[1], WANG Xiaofei[1], WANG Shiguang[1], FANG Zhiqiang[1], WU Haoxiang[1], LIU Wei[1]
（1. *Rice Research Institute, Guangdong Academy of Agricultural Sciences / Guangdong Key Laboratory of New Technology for Rice Breeding / Guangdong Rice Engineering Laboratory / Key Laboratory of Genetics and Breeding of High Quality Rice in Southern China (Co-construction by Ministry and Province), Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Guangzhou* 510640, *China;*
2. *College of Life Science and Technology, Nanchang University, Nanchang* 330000, *China*）

Abstract: Rice is one of the most important food crops in the world. Rice disease is a major threat to its yield loss. Bacterial blight caused by the gram-negative bacterium *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* (*Xoo*), is one of the three major diseases that seriously affect rice yield. The traditional chemical control methods have many drawbacks. The cultivation and planting of rice varieties resistant to bacterial blight is recognized worldwide as the most safe and effective means to control the disease. Identification of resistant germplasm resources and discovery of resistant genes are the premise of resistant varieties breeding. Under the pressure of both natural and artificial selections, new pathogenic varieties have emerged one after another due to the constant variation of bacterial blight pathogens, and the main varieties have gradually

收稿日期：2022-07-22
基金项目：广州市科技计划项目（20210208041）；广州市农村科技特派员项目（20212100075）
作者简介：李香荣（1996—），女，在读硕士生，研究方向为水稻抗白叶枯病基因的挖掘，E-mail：1095220479@qq.com
通信作者：刘维（1983—），女，硕士，副研究员，研究方向为水稻新品种选育与重要农艺性状基因鉴定，E-mail：liuwei@gdaas.cn

lost their disease resistance. Therefore, it is necessary to explore and identify more durable disease resistance genes. In the study, 16 bacterial blight resistance genes that have been cloned are briefly classified, and then three genes *Xa23*, *Xa7* and *xa5* that are broad-spectrum resistant to bacterial blight with good application are described in detail from the aspects of gene discovery, location, cloning, mechanism of action, and etc. The conventional breeding, molecular marker-assisted selection breeding, transgenic breeding and gene marker breeding for bacterial blight resistance are introduced. In addition, the prospect of molecular breeding for broad-spectrum resistance to bacterial blight is put forward based on the characteristics of different bacterial blight genes and the problems in current breeding and utilization.

Key words: rice; bacterial blight; *Xa23*; *Xa7*; *xa5*; breeding application

水稻（*Oryza sativa* L.）是亚洲乃至世界最重要的粮食作物之一，在农业生产中具有极其重要的地位[1]。我国水稻耕作面积仅次于印度，但稻谷总产量居世界之首，约占我国粮食总产量的40%以上，其高产、稳产性是保证我国粮食安全的重要指标。当前，水稻病害仍是稻谷产量损失的重大原因[2]，其中由革兰氏阴性黄单胞杆菌致病变种（*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*，*Xoo*）引起的白叶枯病（*Bacterial* Blight，BB）是南方稻区主要的细菌性病害，它通过侵染水稻维管束，在稻叶叶尖和叶边缘产生黄绿色斑点，随后侵染至木质部的导管，并导致叶片枯萎变成灰白色，严重降低水稻的光合作用，引致减产（一般20%~30%，严重时达50%，甚至颗粒无收）和损害稻米品质[3-4]。华南稻区高温高湿且台风暴雨频发的天气有利于白叶枯病的暴发与流行，而且华南双季稻连作的栽培模式更容易导致该病害的发生。目前，对白叶枯病的主要防治手段仍是化学防治，但施用大量化学药剂不但造成农药残留、环境污染，对人类和动物产生危害，而且增加生产成本。

利用寄主植物抗性是防治白叶枯病的首选策略。培育与种植抗白叶枯病水稻品种是当前世界公认的防治该病害最为安全、经济、环保、有效的手段，而不断鉴定发现抗病种质，发掘广谱抗白叶枯病基因是进行抗病育种的前提。然而，仅用常规方法很难培育出对白叶枯病具有持久广谱抗性的水稻品种。在自然和人工选择的双重压力下病原菌不断变异，特别是华南稻区白叶枯菌表现出种群多、毒性强等特点，如强毒菌V型菌和IX型菌在华南稻区首先被发现并向全国蔓延，进而造成品种抗性减弱甚至丧失，抗病品种变成感病品种[5]。因此，对已知抗白叶枯病基因进行评价与合理利用，不断筛选新的优良抗病种质资源，发掘鉴定新的广谱抗病基因，对培育具有持久抗性的水稻品种、保证水稻高产稳产优质显得十分必要。现代生物技术工具（特别是分子标记）的应用，促进了抗白叶枯病基因的克隆。本文归纳总结了近年来在水稻白叶枯病研究方面取得的一些进展，对生产上应用较好的3个主效抗白叶枯病基因进行了详细阐述与评价，并对白叶枯病抗病育种现状进行总结和展望，以期为生产上有效防治该病害提供参考。

1 水稻白叶枯病基因的挖掘和研究

黄单胞杆菌主要通过Ⅲ型分泌系统分泌不同的效应蛋白来攻击宿主植物，抑制宿主免疫并从中获取营养。水稻黄单胞杆菌的Ⅲ型分泌系统效应蛋白可分为两大类，即转录激活因子类效应蛋白（Transcription Activator-Like Effectors，TALE）和非TALE（又称为Xops）[6-7]，水稻在应对白叶枯病菌效应蛋白入侵时采取多种方式进行防御。白叶枯病菌与水稻互作，符合“基因对基因”（gene-for-gene）关系，水稻的抗病（*R*）基因或感病（*S*）基因被病菌中对应匹配的无毒（*arv*）基因或毒性（*vir*）基因激活，水稻才表现出抗病或感病。

目前，经国际注册确认和期刊报道的水稻白叶枯病抗性基因有46个、感病基因有2个，这些基因对不同白叶枯致病小种有不同的抗谱。而已被分离克隆的主效基因或等位基因只有16个，分别为*Xa1*、*Xa2*、*Xa31*、*Xa14*、*Xa45*(t)、*xa13*、*xa25*、*xa41*(t)、*xa5*、*Xa10*、*Xa23*、*Xa27*、*Xa7*、*Xa3/Xa26*、*Xa4*和*Xa21*（表1）。根据对TALE效应蛋白和非TALE效应蛋白的不同抗病机制与蛋白结构，上述16个抗病基因主要编码NBS-LRR（Nucleotide binding site-leucine-rich repeats）类〔*Xa1*、*Xa2*、*Xa14*、*Xa31*(t)和*Xa45*(t)〕、

表 1 水稻中已被克隆的白叶枯病基因

Table 1 Bacterial blight genes in rice have been cloned

效应蛋白 Effector protein	R 蛋白类型 Type of R protein	抗性基因 Resistance gene	染色体 Chr.	供体品种 Donor variety	基因 ID Gene ID	鉴别菌株 Identified strain	参考文献 Refernece
TALE	NBS-LRR	*Xa1*	4	日本 Kogyoku、越南 Tetep	*LOC_Os04g53120*	Japanese race-Ⅰ	[8-9]
		Xa2	4	IRBB2	*LOC_Os09g33810*	Rantai Emas 2	[10]
		Xa31(t)	4	Zhachanglong		Chinese races	[8-9]
		Xa14	4	TN1		Philippine race 5	[8-9]
		Xa45(t)	4	IRGC 102600B		PbXo-7	[8]
	MtN3/saliva	*xa13*	8	BJ1	*LOC_Os08g42350*	Philippine race 6	[11]
		xa25	12	明恢 63、HX-3	*LOC_Os12g29220*	Philippine and Chinese races	[12]
		xa41(t)	11	野生稻 O. barthii-I 系列	*LOC_Os11g31190*	Various Xoo strains	[13]
	TFIIA	*xa5*	5	DZ192、IR1545-339、IRBB5	*LOC_Os05g01710*	Philippine race-Ⅰ, Ⅱ, Ⅲ	[14]
	Executor R protein	*Xa10*	11	栽培稻 Cas 209, IRBB10	*LOC_Os11g37570*	Philippine and Japanese races	[15]
		Xa23	11	普通野生稻、CBB23	*LOC_Os11g37620*	Indonesian races	[16]
		Xa27	6	小粒野生稻 101141、	*LOC_Os06g39810*	Chinese strains and Philippine race 2 to 6	[17]
		Xa7	61	IRBB27、DZ78	*QTT61012*	Philippine race	[18-19]
Non-TALE	Receptor like kinase	*Xa3/Xa26*	11	早生爱国 3、明恢 63、IRBB3	*LOC_Os11g47210*	Chinese, Philippine, Japanese races	[20-21]
		Xa4	11	TKM6、IRBB4		Philippine race-Ⅰ	[22]
		Xa21	11	长药野生稻、IRBB21	*LOC_Os11g35500*	Philippine and Japanese races	[23]

MtN3/saliva 家族〔*xa13*、*xa25*、*xa41*(t)〕、转录因子Ⅱ A（TFIIA）γ亚基（*xa5*）、Executor R Protein Receptor（*Xa10*、*Xa23*、*Xa27*、*Xa7*）、类受体激酶（Receptor-Like Kinase，RLK）（*Xa21*、*Xa3/Xa26*、*Xa4*）等 5 类蛋白质。

2 我国水稻白叶枯病菌致病型划分与抗性基因评价

为了解我国水稻白叶枯病菌致病型的分化和变异动态，合理布局生产上的抗病品种，植物病理学家分别采集不同稻作区水稻白叶枯病标准病叶，分离得到白叶枯病原菌，应用不同类型寄主鉴别材料，根据寄主和病原菌之间的互作反应划分不同的致病型。方中达等[24]利用中国水稻白叶枯病统一鉴别寄主金刚 30、Tetep、南粳 15、Java14、IR26 对全国各地的菌系进行联合鉴定，最后将我国白叶枯病菌划分为Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ、Ⅳ、Ⅴ、Ⅵ和Ⅶ共 7 个致病型。王春连等[25]除发现 7 个与全国菌系联合鉴定相同的致病型外，在云南还发现 1 个致病性较弱的新致病型。曾列先等[6]在广东省水稻白叶枯病病区采集标准病叶，分离提纯到 53 个病原菌株，采用中国水稻白叶枯病统一鉴别寄主金刚 30、Tetep、南粳 15、Java14、IR24，发现了 1 个新模式强致病菌型，该致病型可使上述鉴别寄主全部感病，其致病谱广、毒性强，是一个高致病性菌株，且广东生产上的主栽水稻品种对该菌型均无明显抗性，严重威胁广东水稻的安全生产，因此及早寻找具有针对性的有效抗性基因是防制该病的有效手段。李岗[26]用采自全国 12 个省主要稻区的 103 个水稻白叶枯菌，对 30 个水稻品种进行毒性试验，发现水稻品种 IRBB3（*Xa3*）和 IRBB4（*Xa4*）对 50% 以上的测试菌感病，而它们所含的抗病基因 *Xa3* 和 *Xa4* 是传统品种中广泛利用的抗病基因。近等基因系品种 IRBB21（*Xa21*）拥有最广的单基因抗性谱，IRBB50（*Xa4+xa5*）和 IRBB54（*xa5+Xa21*）是抗病表现最好的双抗病基因组合品种。陈功友等[27]在全国范围内采集了 500 多株患水稻白叶枯病的水稻，并通过 Southern 杂交对每个菌株的 TALE 基因进行检测，选择含抗病基因 *Xa3*、*Xa4*、*xa5*、*Xa7*、*Xa13*、*Xa21*、*Xa23* 的近等基因系和轮回亲本 IR24 以及完成测序的日本晴等为鉴定材料，结果发现含 *xa5*、*Xa7* 和 *Xa23* 基因的材料仅能被少数菌株侵染，对白叶枯病具有广谱抗性。基于此，后文针对具有广谱抗性且应用广泛的 *Xa23*、*Xa7* 和 *xa5* 基因作进一步总结归纳。

3 广谱抗病基因 *Xa23*、*Xa7* 和 *xa5* 的研究历程

3.1 *Xa23* 的发现与作用机制

水稻白叶枯病抗性基因 *Xa23* 来源于我国普通野生稻，对国内外现有的白叶枯病鉴别菌株都表现出全生育期高抗性。1987—1991 年，中国农业科学院与广西农业科学院合作，经多菌系复选筛选，从普通野生稻中筛选出全生育期高抗国际广致病菌菲律宾 6 号小种（P6）的新抗源 RBB16，由于 P6 能侵袭所有已命名的栽培稻抗白叶枯病基因，推测 RBB16 可能携带新的抗病基因[28-29]。该抗性源携带的基因于 2001 年被国际水稻新基因命名委员会正式命名为 *Xa23*。*Xa23* 具有全生育期抗性、完全显性、抗性谱广等优点，是当前水稻抗白叶枯病育种中应用最广泛的抗病基因之一[30-33]。

3.1.1 *Xa23* 的遗传机理与定位克隆　章琦等[34]将 *Xa23* 基因转入栽培稻金刚 30 中，选育得到近等基因系 CBB23，CBB23 全生育期高抗 28 个菌系（包括 10 个菲律宾鉴别小种、7 个中国致病型小种、3 个日本小种和 8 个韩国主要致病小种），其抗谱和抗性遗传能力均超过国内外广泛应用的 *Xa21* 基因。通过利用携带新基因的 1 对近等基因系构建 F_2 作图群体，筛选出 160 个单株利用 SSR 标记进行基因定位，最初定位于水稻第 11 号染色体上，与标记 OSR06 和 RM224 图距分别为 5.3、27.7 cM。随后潘海军等[35]和王春连[36]构建了以金刚 30 为母本、CBB23 为父本的 F_2 扩大群体 2 562 株，利用 SSR 和 RAPD 引物将 *Xa23* 精细定位于第 11 号染色体长臂的标记 RpdH5 和 RM206 之间，遗传距离分别为 7.0、1.9 cM。王春连[36]通过 EST 分子标记继续缩小区间，将 *Xa23* 限定于标记 C189 和 CP02662 之间，遗传距离缩小至 0.8、1.3 cM，通过对候选基因分析，预测认为最有可能的候选基因是 *LOC_Os11g37620*。

王春连[36]用距离基因 0.8 cM 的 EST 标记 C189，扩增 *Xa23* 的近等基因系 CBB23 的基因组片段为探针，筛选水稻明恢 63 的 TAC 文库和广陆矮 4 号的 PAC 文库；对获得的 7 个阳性克隆用酶切法和 Tail-PCR 法进行末端片段分离，获得 15 个末端片段，检测抗感亲本之间的多态性，发现 7 个末端片段；用这些末端片段作 RFLP 标记，对 F_2 群体进行检测和连锁分析，结果发现这些标记与目标基因的遗传距离依次为 0.4、0.4、0.4、0.5、0.6、0.6、1.1 cM。虽然 69B、70N 和 81N 这 3 个片段与 *Xa23* 的遗传距离均为 0.4 cM，但序列比对发现 69B 与 70N 的物理距离为 35 kb，与 81N 为 95 kb，69B 为距 *Xa23* 最近。*Lj13* 和 *Xa23* 之间的遗传距离为 1.1 cM，位于基因的另一侧，而 *Lj204*（*Lj74*）、*Lj210*、*Lj215*、*Lj55* 与 *Xa23* 基因共分离。王春连继而构建了 pCCl BAC 库，利用紧密连锁标记 *Lj211* 和共分离标记 *Lj74* 对 BAC 文库进行筛选，共获得 5 个阳性克隆，并建立了 1 个交叉克隆群，最终将 *Xa23* 基因锁定在 BAC 克隆 608 中，利用脉冲电泳检测到约 80 kb 的插入片段。随后利用鸟枪法对 BAC 克隆 608 进行测序，获得了 72 115 bp 的 DNA 序列。基因预测显示共有 12 个开放阅读框（ORF），根据 ORF 编码产物的同源性比较和分子标记定位结果，最终确定候选基因为 6 个 ORF。最终该团队利用农杆菌介导的转化方法将筛选出的 10 个候选基因克隆载体转化感病品种，用潮霉素和 Southern 杂交检测抗性植株的拷贝数，发现高抗和中抗植株中同时存在单拷贝和双拷贝，从而成功克隆该基因。

3.1.2 *Xa23* 介导的抗病机制　*Xa23* 属于 Executor 抗性基因，EBE 启动子上的 *AvrXa23* 可以与 *Xoo* 中广泛存在的无毒效应因子 *AvrXa23* 结合，诱导 *Xa23* 基因的转录表达。*Xa23* 编码蛋白在受感染的宿主细胞中产生 HR 反应，直接杀死受感染的细胞，限制细菌在宿主体内的继续繁殖，从而有效抵御白叶枯病进一步侵袭[36]。

Xa23 蛋白序列中与 HR 相关的氨基酸研究表明，*Xa23* 的氨基端和羧基端在引起 HR 反应中发挥的作用是相互独立的，不能实现功能互补，且改变位于羧基和氨基两末端的关键氨基酸残基的酸碱性质不会影响最终 HR 表型的结果。同时，崔华[37]还证实了 *Xa23* 的 3 个跨膜结构域在 HR 诱导功能中的重要存在价值。*Xa23* 基因编码 1 个执行 R 蛋白，但是该基因与当前已知的 *R* 基因并无太大同源性。*Xa23* 编码 1 个由 113 个氨基酸组成的蛋白，该蛋白与已知的执行子 R 蛋白 Xa10 有一半相同，预测 *Xa23* 跨膜螺旋结构与 Xa10 重叠[37]。与 *Xa10* 不同的是，*Xa23* 的转录由 *AvrXa23*（在所有 *Xoo* 中检测到的类激活因子）特异性激活，且其与感病的等位基因 *xa23* 具有相同的 ORF，但它们的启动子区域不同，*Xa23* 缺乏与 *AvrXa23* 的 TALE 结合原件。这说明执行子 *R* 基因家族成员蛋白通过与病原菌中同源的 TALE 识别而产生广谱抗性。

3.1.3 *Xa23* 的进化机制　*Xa23* 等位基因仅出现在稻属中，其编码区序列有较高的同源性。天然栽培稻中没有检测到 *EBEAvrXa23*，显性抗病基因 *Xa23* 只存在于野生稻中。278 份代表性水稻材料中只有 97 份含有 *Xa23*/*xa23* 基因，表明该基因在水稻中并不广泛。*Xa23*/*xa23* 等位基因启动子的核苷酸序列多样性显著高于其编码区，分为 Pro–A、B、C、D、E 共 5 种单倍型。Pro–A 是唯一含有 *EBEAvrXa23* 的单倍型，且只有这种单倍型具有抗病功能。5 种单倍型在地理分布上没有显著差异，Pro–A 仅存在于野生稻中，其他 4 种单倍型分布于野生稻和栽培稻中，其中 Pro–D 单倍型的比例高达 26.8%[37]。*Xa23* 来源于普通野生稻，在水稻驯化育种过程中可能存在瓶颈效应[38]。

3.2 *Xa7* 的发现与作用机制

Xa7 的研究始于 20 世纪 70 年代，最早从孟加拉国栽培品种 DV85 中被发现[39]，对 PXO61、PXO86、PXO79 和 SCB4–1 具有抗性，是孕穗期抗性的显性基因。国际水稻所将 *Xa7* 基因转育到感病品种 IR24 中，获得近等基因系 IRBB7。*Xa7* 属于显性 *R* 基因，对白叶枯病菌具有高抗、广谱、持久和耐热的抗性[40]。

3.2.1 *Xa7* 的遗传机理与定位克隆　在过去 40 多年中，由于 *Xa7* 基因的广谱抗病性，它一直是研究者所聚焦的重要基因。尽管 *Xa7* 基因发现得较早，但其定位与克隆的过程却比较漫长，原因在于该基因遗传位点的序列与参考基因组存在很大差异，导致国内外很多实验室在 *Xa7* 基因的定位克隆上一直未获成功[41]。1995 年，Kaji 等[42]将 *Xa7* 基因定位于 107.5 cM 的范围内。Porter 等[43]利用近等基因系 IRBB7 构建作图群体，通过 AFLP、STS、SSR 等系列多态性分子标记，将 *Xa7* 定位在 M1 和 M3 之间约 2.7 cM 的距离。Chen 等[44]利用 IR24/IRBB7 F_2 作图群体，根据粳稻品种日本晴的参考基因组将 *Xa7* 基因定位于 118.5 kb 的区间内。经过众多研究者的不懈努力，最近该基因克隆取得了突破性进展，Chen 等[44]和 Luo 等[45]两个研究团队于 2021 几乎同时克隆出 *Xa7* 基因。Wang 等[46]通过构建 BAC 文库填补了 *Xa7* 定位基因座中的基因组缺口，与日本晴相比，IRBB7 中存在 100 kb 非共线序列，利用 BAC 的顺序重叠克隆进行互补转化，发现 *Xa7* 属于孤儿基因，编码一种与已知抗性蛋白不同的小蛋白。*Xa7* 启动子中的 27 bp 效应物结合元件 EBE 对于 AvrXa7 诱导表达模型是必需的。*Xa7* 锚定在内质网中，并触发水稻和烟草中的程序性细胞死亡。众多实验证据表明，*Xa7* 对白叶枯病菌具有广谱抗性，抗几乎所有日本小种或亚种，同时也抗多种菲律宾小种[47]。与主效抗病基因 *Xa4* 和 *Xa10* 相比，*Xa7* 具有更持久的水稻白叶枯病菌抗性[48]。

3.2.2 *Xa7* 介导的抗病机制与进化　AvrXa7 是由 *Xoo* 的 *avrXa7* 基因所编码的 TALE 蛋白，具有双重功能，不仅可引发 *Xa7* 所介导的抗病性，同时还可与 *OsSWEET14* 启动子上的 TALE 结合元件 EBE 结合，诱导 *OsSWEET14* 基因的表达，导致水稻感病[49–50]。*pthXo3* 是 PXO61 的毒性基因，编码 TALE 蛋白。研究发现，*pthXo3* 与 *avrXa7* 高度同源，其编码蛋白 PthXo3 同样可识别 *Xa7* 和 *OsSWEET14* 的启动子 EBE 序列，提示 *pthXo3* 可能是 *Xa7* 的另一个无毒基因[51]。研究表明，*Xoo* 的两个重要 TALE（AvrXa7 和 PthXo3）对 *Xa7* 启动子 EBE 的识别结合功能可能是导致 *Xa7* 具有广谱抗性的重要原因，后续仍需要强有力的实验结果来证明。此外，诸多证据表明，*Xa7* 在高温条件下对白叶枯病具有更好的抗性，而其他大多数 *R* 基因却相反[52]，目前还不清楚高温条件下 *R* 基因丧失抗性的具体机制。不同温度处理试验发现，高温条件下 *Xoo* 可诱导 *Xa7* 基因更快更高表达，推测可能是提前激活并增强水稻对 *Xoo* 的防御反应[53]。对 3 000 多个水稻品种的分析表明，*Xa7* 基因在大多数品种、地方品种和野生稻材料中都不存在，但在与水稻属最近的外群 Leersia perrieri（中国菰与假稻）中发现了高度同源的 *Xa7*。

3.3 *xa5* 的发现与作用机制

xa5 在孟加拉国地区的澳大利亚水稻品种 DV85、DV86 和 DZ78 中发现，对 PXO61 和 PXO86 具有抗性，最初定位于第 5 号染色体上[54]。该基因最初发现于供体品种 DZ192 中，对菲律宾生理小种 1、2、3、5 同时具有抗性。在国际水稻所的种质资源圃中鉴定到一系列携带该基因的资源，并将这些品种归类于 DZ192 群，利用此类材料与 IR24 配制近等基因系 IRBB5。

3.3.1 *xa5* 的遗传机理与定位克隆　来自水稻的 *xa5* 抗性基因对水稻白叶枯病菌引起的水稻白叶枯病具有隐性、小种特异性抗性。Blair 等[55]通过构建 F_2 作图群体，获得 1 016 个植株，在水稻 5 号染色体远端设置 44 个 DNA 标记，绘制了 *xa5* 周围染色体区域的高分辨率遗传图，筛选重组单株；之后用接种菲律宾白叶枯病菌株 PXO61 的 F_3 家族对重组 F_2 个体进行后代检测，发现 *xa5* 基因被映射到标记 RS7 和 RM611 之间约 0.5 cM 区间范围内，该区间跨度约 70 kb，共包含 11 个 ORF。该位点的序列数据是从覆盖部分区域的 Indica（IR24 等位线，IRBB21）BAC 中生成的，并与其他重叠的 India（cv 9311）和 Japonica（cv Nipponbare）序列进行比较。候选基因分析显示，1 个基础转录因子（TFIIa）、1 个 ABC 转运体、1 个 tRNA 合成酶、1 个 MAP 激酶和 1 个半胱氨酸蛋白酶，以及 4 个未知、假设或推测的蛋白质，可能是抗性基因的产物。钟义明等[56]根据国际水稻基因组测序计划（IRGSP）、中国超杂交稻基因组计划（SRGP）等，开发出 12 个 SSLP 和 CAPS 标记，用于进一步精细定位，最终将 *xa5* 基因定位于标记 K5 和 T4 之间 0.3 cM 的区间范围，约为 24 kb，且与标记 T2 共分离。对 24 kb 序列分析表明，1 个 ABC 转运体和 1 个基础转录因子（TFIIa）可能是 *xa5* 抗性基因的产物。Iyer 等[54]发现 *xa5* 基因的 cDNA 全长为 906 bp，结构中包含有 3 个外显子，编码由 106 个氨基酸组成的蛋白产物，该蛋白产物是一个转录因子 TFIIA 的 γ 亚基；此外，还发现非 *SWEET* 等位基因的隐性抗白叶枯病基因 *xa5* 的作用范围更广。

3.3.2 *xa5* 介导的抗病机制　Iyer 等[54]研究发现，隐性基因 *xa5* 与显性基因 *Xa5* 相比，仅有两个核苷酸的差异，使得第 39 位的谷氨酸（抗病）突变成缬氨酸（感病），从而造成功能转变，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和感病品种中。Iyer 等[57]发现，*xa5* 介导的隐性抗病反应是抑制病原菌的转移而不是限制病原菌的增殖，表明其抗病表型与基因型的相关性都是保守的。*xa5* 是全生育期抗性不完全隐性基因，与其等位显性基因 *Xa5* 一样是组成型表达。该基因的编码产物是转录因子 TFIIA 的 γ 亚基，TFIIAγ 是真核生物的转录因子，与果蝇和人的 TFIIAγ 有 50% 的同源性，与拟南芥、玉米、大麦、甘蔗和小麦有 85%~93% 的同源性，大多数植物和水稻具有相同的 TFIIA γ 易感性等位基因[58]。

4　水稻白叶枯病抗病育种现状

近年来，水稻白叶枯病呈逐年加重趋势，“老病新发”问题越来越严重，抗白叶枯病基因的鉴定和利用加快了其抗病育种的进程，拓宽了栽培稻抗病性的遗传来源。目前，利用抗白叶枯病基因的方法主要是通过常规育种结合分子标记辅助选择（MAS）。近年来，随着基因编辑技术的发展和完善，编辑易感基因以获得抗病材料的方法得到应用。尽管迄今为止已有 40 多个抗白叶枯病基因报道，但由于大多数抗性基因的抗谱较窄、隐性基因利用率低、抗病基因的不同功能不能重叠等原因，这些基因很少真正应用于育种实践。*Xa3* 和 *Xa4* 基因曾在水稻白叶枯病抗性育种中发挥重要作用，但随着病原菌的不断变异，它们逐渐失去对白叶枯病菌的抗性。*Xa21* 基因具有相对较广的抗谱，一直在水稻抗白叶枯病育种中发挥作用。*Xa7* 和 *Xa23* 基因的克隆为水稻抗白叶枯病提供了新的基因资源，对国内外所有已鉴定的菌株都具有高度抗性，并且在水稻整个生长期都具有抗性且完全显性，导入效应也明显，具有广阔的应用前景。

4.1　分子标记辅助育种

随着生物技术的不断发展，近年来 MAS 在作物育种中的应用越来越广泛，特别是在提高作物抗性和精准育种以提高品质方面。优良的基因是 MAS 的前提，高效准确的分子标记是 MAS 成功的关键。

MAS 育种克服了常规育种周期长、繁琐等缺点，通过利用与抗白叶枯病基因紧密连锁的分子标记来跟踪目标基因，不受环境条件的限制和病原菌生理小种的影响，可在早代进行选择，短时间内可选育出持久抗白叶枯病的水稻品种。如兰艳荣等[59]利用常规杂交回交和 MAS，获得 4 个分别携带 *Xa21* 和 *Xa7* 基因的株系，成功改良了华 201S 的白叶枯病抗性。多基因聚合育种比如利用优化的分子标记和抗性鉴定，以杂交稻重要亲本明恢 86 为对象，选育出同时携带 *Xa21* 和 *Xa23* 的抗病品种。作者所在课题组利用常规转育和 MAS 相结合的方式，聚合 *Xa23*、*Pi1*、*Pi2* 基因改良两系不育系粤晶 1S 的抗性，最终获得

改良不育系台 S 和沃 S，通过广东省品种审定委员会鉴定并向四川台沃种业有限责任公司进行成果转化[60]；获得高抗白叶枯病水稻品种粤新银占 2 号（粤审稻 20120041）、粤特油占（粤审稻 20200060），并通过广东省品种委员会审定[61]。然而，不是所有抗病基因都可以累加聚合，如隐性广谱抗病基因 *xa5*（转录因子 TFⅡA γ 小亚基），病原菌分泌效应子蛋白进入细胞后，不能利用宿主细胞的转录翻译系统来转录，宿主表现出抗病。而当 *xa5* 与 *Xa23*、*Xa27*、*Xa7* 聚合时，病原菌效应子 AvrXa23、AvrXa27、AvrXa7 也不能利用宿主细胞的转录翻译系统进行转录，*Xa23*、*Xa27*、*Xa7* 也就不能被病原菌诱导表达，抗病机制没有启动，不但没有增加水稻自身抗性，反而失去原本的抗病性。

4.2 转基因育种

抗病品种的培育不是一劳永逸的，需要不断利用轮换基因和多基因聚合等技术，以获得广谱并且具有持久抗性的品种。该方法在一定程度上可有效解决传统育种中籼 – 粳杂交不育和栽培稻 – 野生稻杂交不亲和等问题，并可大大缩短育种时间。刘玉晴[62]利用农杆菌介导法，将构建的 *OsPR1a-OX* 转化载体转入到水稻受体 4021 中，筛选鉴定 *OsPR1A* 超表达阳性纯合株系 *OsPR10a-RNai* 和 *OsPR10a-OX*，提高了对白叶枯病菌的抗性。黄大年等[63]利用转基因的方法，通过在中百 4 号和京引 119 中转入抗菌肽 *B* 基因，获得具有明显白叶枯病抗性的京引 119–B 植株。何利娟[64]利用适用于多靶点的 CRISPR/Cas9 基因编辑载体，构建靶向 *OsPi21* 和 *OsBON1* 基因的 CRISPR/Cas9 基因编辑载体，利用农杆菌介导的水稻遗传转化方法，获得水稻日本晴转基因植株，检测并得到相关转基因突变材料。张小红等[65]利用转基因方法，获得了 *Xa23* 的转基因水稻，通过对这些转基因水稻进行鉴定和分析，发现它们都具有明显的白叶枯病抗性。虽然通过转基因方法可获得白叶枯病抗性水稻，但获得的水稻属于转基因水稻，到目前为止转基因水稻尚未在国内获批进行商业种植。

4.3 基因编辑育种

多数白叶枯抗病基因基于感病基因的点突变产生，如隐性抗病基因 *xa5* 是因 1 个氨基酸突变导致；*SWEET* 感病基因家族 *Xa13*、*Xa25* 和 *Xa41* 由于启动子存在 TALE 结合元件，被病原菌识别而诱导表达[66]。基因编辑感病基因启动子区，影响 *SWEET* 基因启动子效应结合元件与 TALE 蛋白结合，从而获得白叶枯病抗性品种的方式具有广阔的应用前景。陈功友等[27]通过 CRISPR/Cas9 基因编辑技术对水稻品种 Kitaake 的 3 个感病基因 *Xa13/OsSWEET11*、*Xa25/OsSWEET13*、*11N3/OsSWEET14* 进行编辑，成功创制高抗白叶枯病的材料。Yang 等[67]通过修饰 *OsSWEET* 基因启动子区，成功获得白叶枯病抗病品种。此外，某些 TALE 依赖的显性 *Xa* 基因表达受到限制。因此，通过编辑显性抗病基因的启动子以扩大基因抗谱，创造高品质抗白叶枯病水稻，同样具有广阔的应用前景。

5 展望

白叶枯病的发病范围广泛，世界范围内除南极洲外其余各洲均有发现，尤其是中亚地区的中国、日本、印度等国家较严重。水稻病害是其产量损失的重大威胁，随着生态环境的变化，高温高湿天气频发，沿海地区台风侵扰，水稻种子南繁北调，白叶枯病呈逐年加重的趋势。化学农药对该病害有一定的防治作用，但会造成环境污染生态破坏，并且增加种稻生产成本。利用寄主自身对白叶枯病的原始抗性，不仅能确保水稻产量，还能减轻因大量施用农药而造成的环境污染。经过科研工作者的大量的育种实践证明，挖掘并应用白叶枯病抗性基因被认为是当今农业生产上最有效、经济和环保的防治白叶枯病的方法，具有广泛的应用前景。

水稻的 *R* 基因和白叶枯病的 *TAL* 基因是长期相互选择的结果，选择压力使得这两类基因呈现多样性，人类为防治白叶枯病所做的工作将是持久的。目前，抗谱较广的基因有 *xa5*、*Xa7* 和 *Xa23*，*Xa7* 基因于 2021 年才克隆，其抗谱仅次于 *Xa23*，*Xa23* 是分子育种使用最广泛的一个基因，其田间效果总体最好，显性抗病基因的聚合能有效增强水稻品种的抗病性。隐性抗病基因 *xa5* 编码转录因子 TFⅡA γ 小亚基，影响病原菌分泌一种效应子蛋白进入细胞后利用宿主细胞转录，宿主表现出抗病性。正因为其作用机制不同，在 *xa5* 分别与 *Xa7* 和 *Xa23* 聚合后，并不能使抗性叠加，*Xa7* 和 *Xa23* 基因的抗性被沉默。可见，并不

是所有的白叶枯抗病基因都可以累加聚合，基础研究对基因作用机制的研究十分有必要且须进一步加强。

利用转基因育种可以获得抗白叶枯病水稻品种，但目前转基因水稻尚未获得种植许可，仍然处于材料储备阶段。利用基因编辑隐性抗病基因启动子区间 TALE 蛋白的结合位点，病原菌无法诱导感病基因表达，从而成功创制高抗白叶枯病水稻材料，这也是未来值得研究的方向之一。

参考文献（References）：

[1] AINSWORTH E A. Rice production in a changing climate: a meta-analysis of responses to elevated carbon dioxide and elevated ozone concentration[J]. *Global Change Biology*, 2008, 14: 1642. DOI:10.1111/j.1365-2486.2008.01594.x.

[2] 余四斌, 孙文强, 王记林, 黎志康 . 水稻种质资源及其在功能基因组中的应用[J]. 生命科学, 2016, 28(10):1122-1128. DOI:10.13376/j.cbls/2016150.
YU S B, SUN W Q, WANG J L, LI Z K. Rice germplasm resources and their application in functional genome[J]. *Life Science*, 2016, 28 (10): 1122-1128. DOI:10.13376/j.cbls/2016150.

[3] LIU W, LIU J, TRIPLETT L, LEACH J E, WANG G L. Novel insights into rice innate immunity against bacterial and fungal pathogens[J]. *Annual Review of Phytopathol*, 2014, 52: 213-224. DOI:10.1146/annurev-phyto-102313-045926.

[4] 冯爱卿, 陈深, 汪聪颖, 陈凯玲, 封金奇, 杨健源, 曾列先, 朱小源 . 7 种杀菌剂对水稻白叶枯病防效评价[J]. 植物保护, 2020, 46 (4): 282-286. DOI:10.16688/j.zwbh.2019239.
FENG A Q, CHEN S, WANG C Y, CHEN K L, FENG J Q, YANG J Y, ZENG L X, ZHU X Y. Evaluation on the control effiffifficacy of seven fungicides against rice bacterial blight[J]. *Plant Protection*, 2020, 46 (4): 282-286. DOI:10.16688/j.zwbh.2019239.

[5] 陈深, 汪聪颖, 苏菁, 冯爱卿, 朱小源, 曾列先 . 华南水稻白叶枯病菌致病性分化检测与分析[J]. 植物保护学报, 2017, 44 (2): 217-22. DOI:10.13802/j.cnki.zwbhxb.2017.2015165.
CHEN S, WANG C Y, SU J, FENG A Q, ZHU X Y, ZENG L X. Detection and analysis of pathogenicity differentiation of rice bacterial blight pathogen in South China[J]. *Journal of Plant Protection*, 2017, 44 (2): 217-222. DOI:10.13802/j.cnki.zwbhxb.2017.2015165.

[6] 曾列先, 朱小源, 杨健源, 伍圣远, 陈珍, 陈深 . 广东水稻白叶枯病菌新致病型的发现及致病性测定[J]. 广东农业科学, 2005, 32(2): 58-59. DOI:10.16768/j.issn.1004-874X.2005.02.024.
ZENG L X, ZHU X Y, YANG J Y, WU S Y, CHEN Z, CHEN S. The discovery of a new pathogen of rice bacterial blight in Guangdong and its pathogenicity determination[J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2005, 32(2): 58-59. DOI:10.16768/j.issn.1004-874X.2005.02.024.

[7] 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, RONALD P. A receptor kinase-like protein encoded by the rice disease resistance gene, *Xa21*[J]. *Science*, 1995, 270: 1804-1806. DOI:10.1126/science.270.5243.1804.

[8] YOSHIMURA S, UMEHARA Y, KURATA N, NAGAMURA Y, SASAKI T, MINOBE Y, IWATA N. Identifification of a YAC clone carrying the *Xa-1* allele, a bacterial blight resistance gene in rice[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1996, 93: 117-122. DOI:10.1007/BF00225736.

[9] JI C H, JI Z Y, LIU B, CHENG H, LIU H, LIU S Z, YANG B, CHEN G Y. Xa1 allelic *R* genes activate rice blight resistance suppressed by interfering TAL effectors[J]. *Plant Communications*, 2020 (4): 100087. DOI:10.1016/j.xplc.2020.100087.

[10] ZHANG B M, ZHANG H T, LI F, OU Y Y D, YUAN M, LI X H, XIAO J H, WANG S P. Multiple alleles encoding atypical NLRs with unique central tandem repeats in rice confer resistance to *Xanthomonas oryzae* pv. oryzae[J]. *Plant Communications*, 2020 (4): 100088. DOI:10.1016/j.xplc.2020.100088.

[11] ANTOY G, ZHOU J H, HUANG S, LI T, LIU B, WHITE F, YANG B. Rice *xa13* recessive resistance to bacterial blight is defeated by Induction of the disease susceptibility gene *Os-11N3*[J]. *The Plant Cell*, 2010, 22(11): 3864. DOI:10.1105/tpc.110.078964.

[12] ZHOU J H, PENG Z, LONG J Y, SOSSO D, LIU B, EOM J, HUANG S, LIU S Z, CRUZ C V, FORMMER W B, WHITE F F, YANG B. Gene targeting by the TAL effector *PthXo2* reveals cryptic resistance gene for bacterial blight of rice[J]. *Plant Journal*, 2015, 82(4): 632-643. DOI: 10.1111/tpj.12838.

[13] HU T M, SABOT F, GHESQUIERE A, KOEBNIK R, BORIS S. A knowledge-based molecular screen uncovers a broad spectrum *OsSWEET14* resistance allele to bacterial blight from wild rice[J]. *The Plant Journal*, 2015, 84(4): 694-703. DOI: 10.1111/tpj.13042.

[14] IYER A S, MCCOUCH S R. The rice bacterial blight resistance gene xa5 encodes a novel form of disease resistance[J]. *Mol Plant Microbe Interact*, 2004, 17(12):1348-1354. DOI:10.1094/MPMI.2004.17.12.1348.

[15] TIAN D S, WANG J X, ZENG X, GU K Y, QIU C X, YANG X B, ZHOU Z Y, GOH M L, LUO Y C, MURATA H M, WHITE F F, YIN Z C. The rice TAL effector-dependent resistance protein Xa10 triggers cell death and calcium depletion in the endoplasmic reticulum[J]. *The Plant Cell*, 2014, 26(1): 497.

[16] WANG C L, ZHANG X P, FAN Y, GAO Y, ZHU Q L, ZHENG C K, QIN T F, LI Y Q, CHE J Y, ZHANG M W, YANG B, LIU Y G, ZHAO K J. *Xa23* is an executor R protein and confers broad-spectrum disease resistance in rice[J]. *Molecular Plant Pathology*, 2015, 8: 290-302. DOI:10.1016/j. molp2014.1 0.010. DOI:10.1093/mp/ssu132.

[17] GU K Y, YANG B, TIAN D, WU L F, WANG D J, SREEKALA C, YANG F, CHU Z Q, WANG G L, WHITE F F, YIN Z C. *R* gene expression induced by a type-III effffector triggers disease resistance in rice[J]. *Nature*, 2005, 435: 1122-1125. DOI:10.1038/nature03630.

[18] CHEN X F, LIU P, MEI L, HE X L, CHEN L, LIU H, SHEN S, JI

Z D, ZHENG X X, ZHANG Y C, GAO Z Y, ZENG D L, QIAN Q, MA B J. *Xa7*, a new executor Rgene that confers durable and broad-spectrum resistance to bacteria-blight disease in rice[J]. *Plant Communications*, 2021, 2: 100143. DOI:10.1016/j.xplc.2021.100143.

[19] LUO D P, HUGUET-TAPIA J C, RABORN R T, WHIITE F F, BRENDEL V P, YANG B. The *Xa7* resistance gene guards the susceptibility gene *SWEET14* of rice against exploitation by bacterial blight pathogen[J]. *Plant Communications*, 2021, 2: 100164. DOI:10.1016/j.xplc.2021.100164.

[20] XIANG Y, CAO Y L, XU C G, LI X H, WANG S P. *Xa3*, conferring resistance for rice bacterial blight and encoding a receptor kinase-like protein, is the same as Xa26[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 113(7): 1347-55. DOI:10.1007/s00122-006-0388-x.

[21] SUN X Y, CAO Y L, YANG Z F, XU C G, LI X H, WANG S P, ZHANG Q F. *Xa26*, a gene conferring resistance to Xanthomonas oryzae pv. oryzae in rice, encodes an LRR receptor kinase-like protein[J]. *Plant Journal*, 2004(37): 517-527. DOI:10.1046/j.1365-313x.2003.01976.x.

[22] HU K M, CAO J, ZHANG J, XIA F, K E Y G, ZHANG H T, XIE W Y, LIU H B, CUI Y, CAO Y L, SUN X L, XIAO J H, LI X H, ZHANG S P, WANG Q L. Improvement of multiple agronomic traits by a disease resistance gene via cell wall reinforcement[J]. *Nature Plants*, 2017(3): 17009. DOI:10.1016/j.molp.2014.10.010.

[23] 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, RONALD P. A receptor kinase-like protein encoded by the rice disease resistance gene, *Xa21*[J]. *Science*, 1995(270): 1804-1806. DOI:10.1126/science.270.5243.1804.

[24] 方中达, 许志刚, 过崇俭, 殷尚智, 伍尚忠, 徐美明, 章琦. 中国水稻白叶枯病菌致病型的研究[J]. 植物病理学报, 1990(2): 3-10. DOI:16819/cnki.apps.1990.02.001.
FANG Z D, XU Z G, GUO C J, YIN S Z, WU S Z, XU X M, ZHANG Q. Study on pathotypes of rice bacterial blight in China[J]. *Acta Phytopathologica Sinica*, 1990 (2): 3-10. DOI:16819/cnki.apps.1990.02.001.

[25] 王春连, 章琦, 周永力, 赵炳宇. 我国长江以南地区水稻白叶枯病原菌遗传多样性分析[J]. 中国水稻科学, 2001(2):52-57.16819/j.1001-7216.200 1.02.010.
WANG C L, ZHANG Q, ZHOU Y L, ZHAO B Y. Analysis of genetic diversity of rice bacterial blight pathogens in the south of the Yangtze River in China[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2001 (2): 52-57.16819/j.1001-7216.2001.02.010.

[26] 李岗. 中国水稻白叶枯菌致病多样性和遗传多样性分析与 avrBs3/pthA 家族新成员介导的表型研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2008.
LI G. Analysis of pathogenic diversity and genetic diversity of rice bacterial blight in China and phenotypic study mediated by new members of the avrBs3/pthA family[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2008.

[27] 陈功友, 徐正银, 杨阳阳, 邹丽芳, 朱勃. 我国水稻白叶枯病菌致病型划分和水稻抗病育种中应注意的问题[J]. 上海交通大学学报, 2019,37(1): 67-73. DOI:10.3969/j.issn.1671-9964.2019.01.012.
CHEN G Y, XU Z Y, YANG Y Y, ZOU L F, ZHU B. Pathogeny classification of rice bacterial blight and problems needing attention in rice disease resistance breeding in China[J]. *Journal of Shanghai Jiaotong University*, 2019: 37 (1): 67-73. DOI:10.3969/j.issn.1671-9964.2019.01.012.

[28] 章琦, 王春连, 赵开军, 杨文才, 乔枫, 周永力, 江祺祥, 刘古春. 携有抗白叶枯病新基因 *Xa23* 水稻近等基因系的构建及应用(英文)[J]. 中国水稻科学, 2002(3):9-13. DOI:10.16819/j.1001-7216.2002.03.002.
ZHANG Q, WANG C L, ZHAO K J, YANG W C, QIAO F, ZHOU Y L, JIANG Q X, LIU G C. Construction and application of rice near isogenic lines carrying a new gene for bacterial blight resistance *Xa23*[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2002 (3): 9-13.DOI:10.16819/j.1001-7216.2002.03.002.

[29] 章琦, 杨文才, 施爱农, 王春莲, 阙更生, 赵炳宇, 邢全党. 3 个粳稻抗白叶枯病近等基因系的构建[J]. 作物学报, 1998(6):799-804.
ZHANG Q, YANG W C, SHI A N, WANG C L, QUE G S, ZHAO B Y, XING Q D. Construction of three near isogenic lines of japonica rice resistant to bacterial blight[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 1998 (6): 799-804.

[30] 陈建民, 付志英, 权宝权, 田大刚, 李刚, 王锋. 分子标记辅助培育双抗稻瘟病和白叶枯病杂交稻恢复系[J]. 分子植物育种, 2009, 7(3):465-470.
CHEN J M, FU Z Y, QUAN B Q, TIAN D G, LI G WANG F. Molecular marker assisted breeding of hybrid rice restorer lines with double resistance to rice blast and bacterial blight[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2009, 7 (3): 465-470.

[31] 夏志辉, 赵显峰, 范海阔, 金良, 高利芬, 罗越华, 翟文学. 分子标记辅助选择 *Xa23* 基因改良杂交稻亲本的白叶枯病抗性[J]. 分子植物育种, 2010, 8(4):652-656.
XIA Z H, ZHAO X F, FAN H K, JIN L, GAO L F, LUO Y H, ZHAI W X. Molecular marker assisted selection of *Xa23* gene to improve bacterial blight resistance of hybrid rice parents[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2010, 8 (4): 652-656.

[32] 郑家团, 涂诗航, 张建福, 郑轶, 赵开军, 张水金, 谢华安. 含白叶枯病抗性基因 *Xa23* 水稻恢复系的分子标记辅助选育[J]. 中国水稻科学, 2009, 23(4): 437-439. DOI:10.3969/mpb.007.000465.
ZHENG J T, TU S H, ZHANG J F, ZHENG Y, ZHAO K J, ZHANG S J, XIE H A. Molecular marker assisted selection of rice restorer line containing *Xa23* bacterial blight resistance gene[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2009, 23 (4): 437-439. DOI:10.3969/mpb.007.000465.

[33] 章琦, 赵炳宇, 赵开军, 王春连, 杨文才, 林世成, 阙更生, 周永力, 李道远, 陈成斌, 朱立煌. 普通野生稻的抗水稻白叶枯病(*Xanthomonas oryzaepv.*oryzae)新基因 *Xa-23*(t) 的鉴定和分子标记定位[J]. 作物学报, 2000(5):536-542.
ZHANG Q, ZHAO B Y, ZHAO K J, WANG C L, YANG W C, LIN S C, QUE G S, ZHOU Y L, LI D Y, CHEN C B, ZHU L H. Identification and

molecular marker mapping of Xa-23 (t), a new gene for resistance to rice bacterial blight (*Xanthomonas oryzaepv*. oryzae) in common wild rice[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2000 (5): 536-542.

[34] 章琦, 王春连, 赵开军, 杨文才, 乔枫, 周永力, 江祺祥, 刘古春. 携有抗白叶枯病新基因 *Xa23* 水稻近等基因系的构建及应用[J]. 中国水稻科学, 2002(3):9-13.DOI:10.16819/j.1001-7216.2002.03.002.
ZHANG Q, WANG C L, ZHAO K J, YANG W C, QIAO F, ZHOU Y L, JIANG Q X, LIU G C. Construction and application of rice near-isogenic lines carrying a new bacterial blight resistance gene *Xa23*[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2002(3): 9-13. DOI:10.16819/J.1001-7216.2002.03.002.

[35] 潘海军, 王春连, 赵开军, 章琦, 樊颖伦, 周少川, 朱立煌. 水稻抗白叶枯病基因 *Xa23* 的 PCR 分子标记定位及辅助选择[J]. 作物学报, 2003 (4): 501-507.
PAN H J, WANG C L, ZHAO K J, ZHANG Q, FAN Y J, ZHOU S C, ZHU L H. PCR molecular marker mapping and assisted selection of rice bacterial blight resistance gene *Xa23*[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2003 (4): 501-507.

[36] 王春连. 水稻抗白叶枯病基因 *Xa23* 的图位克隆[D]. 北京: 中国农业科学院, 2006.
WANG C L. Mapping cloning of rice bacterial blight resistance gene Xa23[D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2006.

[37] 崔华. 水稻抗白叶枯病基因 *Xa23* 的进化机制及 *Xa23* 与 HR 功能相关的重要氨基酸的分析[D]. 北京: 中国农业科学院, 2018.
CUI H. The evolutionary mechanism of rice bacterial blight resistance gene *Xa23* and the analysis of important amino acids related to *Xa23* and HR functions[D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2018.

[38] RONALD P C, ALBANOI B, TABIEN R, ABENES L, WU K. S, MCCOUCH S, TANKSLEY S D. Genetic and physical analysis of the rice bacterial blight disease resistance locus *Xa21*[J]. *Molecular and General Genetics*, 1992(1):113-120. DOI:10.1007/BF00279649.

[39] SIDHU G S, KHUSH G S, MEW T W. Genetic analysis of bacterial blight resistance in seventy-four cultivars of rice, *Oryza sativa* L[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1978, 53: 105-111. DOI:10.1007/BF00272687.

[40] VERACRUZ C M, BAI J, ONA I, LEUNG H, NELSON R J, MEW T W, LEACH J E. Predicting durability of a disease resistance gene based on an assessment of the fifitness loss and epidemiological consequences of avirulence gene mutation[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2000, 97: 13500-13505. DOI:10.1073/pnas.250271997.

[41] WHITE F F, YANG B. Host and pathogen factors controlling the rice-Xanthomonas oryzae interaction[J]. *Plant Physiology*, 2009, 150: 1677-1686. DOI:10.1073/pnas.250271997.

[42] KAJI R, OGAWA T. Identifification of the located chromosome of the resistance gene, *Xa7*, to bacterial leaf blight in rice[J]. *Breeding Science*, 1995, 45: 79.

[43] PORTER B W, CHITTOOR J M, YANO M, SASAKI T, WHITE, F F. Development and mapping of markers linked to the rice bacterial blight resistance gene *Xa7*[J]. *Crop Science*, 2003, 43: 1484-1492. DOI:10.2135/cropsci2003.1484.

[44] CHEN S, HUANG Z, ZENG L X, YANG J Y, ZHU X Y. High-resolution mapping and gene prediction of Xanthomonas oryzae pv. oryzae resistance gene *Xa7*[J]. *Molacular Breeding*, 2008, 22: 433-441. DOI:10.1007/s11032-008-9187-1.

[45] LUO D, HUHUET-TAPIA J C, RABORN R T, WHITE F F. The *Xa7* resistance gene guards the susceptibility gene SWEET14 of rice against exploitation by bacterial blight pathogen[J]. *Plant Communications*, 2021 (2): 100164. DOI:10.1016/j.xplc.2021.100164.

[46] WANG C, CHEN S, FENG A, SU J, WANG W, FENG J, CHEN B, ZHANG M, YANG J, ZENG L, ZHU X. *Xa7*, a Small orphan gene harboring promoter trap for AvrXa7, Leads to the durable resistance to *Xanthomonas oryzae* Pv. *oryzae*[J]. *Rice*, 2021, 14(1):48. DOI:10.1186/s12284-021-00490-z.

[47] OGAWA T, YAMATO T, KHUSH G, MEW, T W. Breeding of near-isogenic lines of rice with single genes for resistance to bacterial blight pathogen (*Xanthomonas campestris* pv. *oryzae*)[J]. *Japanese Jounral Breeding*, 1991, 41: 523-529. DOI:10.1094/PDIS.2001.85.5.506.

[48] VERA C M, BAI J, ONA I, LEUNG H, NELSON R, MEW T W, LEACH J E. Predicting durability of a disease resistance gene based on an assessment of the fifitness loss and epidemiological consequences of avirulence gene mutation[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2000, 97: 13500-13505. DOI:10 1073/pnas.250271997.

[49] HOPKINS C M, WHITE F F, CHOI S H, GUO A, LEACH J. E. Identifification of a family of avirulence genes from *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*[J]. *Molecular Plant Microbe Interacionst*, 1992(5): 451-459. DOI:10.1094/MPMI-5-451.

[50] ANTONY G, ZHOU J, HUANG S, LI T, LIU B, FRANK WHITE, YANG B. Rice *xa13* recessive resistance to bacterial blight is defeated by induction of the disease susceptibility gene *Os-11N3*[J]. *Plant Cell*, 2010, 22: 3864-3876. DOI:10.1105/tpc.110.078964.

[51] ANTONY G, ZHOU J, HUANG S, LI T, LIU B, WHITE F, YANG B. Rice *xa13* recessive resistance to bacterial blight is defeated by induction of the disease susceptibility gene. A benefifit of high temperature: increased effffectiveness of a rice bacterial blight disease resistance gene[J]. *New Phytology*, 2010, 185: 568-576. DOI:10.1111/j.1469-8137.2009.03076.x.

[52] COHEN S P, LIU H, ARGUESO C T, PERERIRA A, VERA CRUZ C, VERDIER V, LEACH J E. RNA-Seq analysis reveals insight into enhanced rice Xa7-mediated bacterial blight resistance at high temperature[J]. *PLOS ONE*, 2017, 12: 0187625. DOI:10.1371/journal.pone.0187625.

[53] DOSSA G S, QUIBOD I, ATIENZA-GRANDE G, OLIVA R, MSISS E, VERA CRUZ C, WYDRA K. Rice pyramided line IRBB67 (*Xa4/Xa7*) homeostasis under combined stress of high temperature and bacterial blight[J]. *Science Report*, 2020, 10: 683. DOI:10.1038/s41598-020-

57499-5.

[54] IYER A S, MCCOUCH S R. The rice bacterial blight resistance gene *xa5* encodes a novel form of disease resistance[J]. *Molecular Plant Microbe Interacionst*, 2004,17: 1348-1354. DOI:10.1094/MPMI.2004.17.12.1348.

[55] BLAIR M W, GARRIS A J, IYER A S, CHAPMAN B, KRESOVICH S, MCCOUCH S R. High resolution genetic mapping and candidate gene identification at the xa5 locus for bacterial blight resistance in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Theor Appl Genet*, 2003, 107(1):62-73. DOI:10.1007/s 00122-003-1231-2.

[56] 钟义明, 江光怀, 陈学伟, 夏志辉, 李晓兵, 朱立煌, 翟文学. 水稻含隐性抗白叶枯病基因 *xa5* 的 24kb 片段的鉴定与基因预测[J]. 科学通报, 2003(19):2057-2061.
ZHONG Y M, JIANG G H, CHEN X W, XIA Z H, LI X B, ZHU L H, ZHAI W X. Identification and gene prediction of 24kb fragment containing recessive bacterial blight resistance gene *xa5* in rice[J]. *Science Bulletin*, 2003(19): 2057-2061.

[57] IYER A S, JIANG H, HUANG L, MCCOUCH S R. Genetic and functional characterization of the rice bacterial blight disease resistance gene *xa5*[J]. *Phytopathology*, 2008, 98: 289-295. DOI:10.1094/PHYTO-98-3-0289.

[58] JIANG G H, XIA Z H, ZHOU Y L, WAN J, LI D Y, CHEN R S, ZHAO W X, ZHU L H. Testifying the rice bacterial blight resistance gene *xa5* by genetic complementation and further analyzing *xa5* (*Xa5*) in comparison with its homolog TFⅡA gamma1[J]. *Mol Genet Genomics*. 2006, 275(4):354-66. DOI:10.1007/s00438-005-0091-7.

[59] 兰艳荣, 王俊义, 王弋, 牟同敏. 分子标记辅助选择改良水稻光温敏核不育系 201S 的白叶枯病抗性[J]. 中国水稻科学, 2011, 25(2):169-174. DOI:10.3969/j.issn.1001-7216.2011.02.008.
LAN Y R, WANG J Y, WANG Y, MOU T M. Molecular marker assisted selection for improving bacterial blight resistance of photoperiod temperature sensitive genic male sterile line 201S in rice[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2011, 25 (2): 169-174. DOI:10.3969/j.issn.1001-7216.2011.02.008.

[60] WANG S, LIU W, LU D, LU Z, WANG X, XUE J, HE X. Distribution of bacterial blight resistance genes in the main cultivars and application of *Xa23* in rice breeding[J]. *Front Plant Science*, 2020(11):555228. DOI:10.3389/fpls.2020.555228.

[61] 刘维, 何秀英, 廖耀平, 程永盛, 卢东柏, 陆展华, 陈钊明, 陈粤汉. 利用分子标记辅助选择育种(MAS)技术改良水稻恢复系粤恢 826[J]. 南方农业学报, 2017,48(10):1748-1754. DOI:10.3969/j.issn.2095-1191.2017.10.04.
LIU W, HE X Y, LIAO Y P, CHEN YS, LU D B, LU Z H, CHEN Z M, CHEN Y H. Improving rice restorer line Yuehui 826 by using molecular marker assisted selection breeding (MAS) technology[J]. *Journal of Southern Agriculture*, 2017,48 (10): 1748-1754. DOI:10.3969/j.issn.2095-1191.2017.10.04.

[62] 刘玉晴. OsPR10A 在 *Xa21* 介导的水稻白叶枯病抗性反应中的功能研究[D]. 保定: 河北农业大学, 2021.
LIU Y Q. Study on the function of OsPR10A in *Xa21* mediated resistance to rice bacterial blight[D]. Baoding: Hebei Agricultural University, 2021.

[63] 黄大年, 朱冰, 杨炜 薛锐, 肖晗, 田文忠, 李良材, 戴顺洪. 抗菌肽 B 基因导入水稻及转基因植株的鉴定[J]. 中国科学(C 辑), 1997,27(1): 55-62.
HUANG D N, ZHU B, YANG W, XUE R, XIAO H, TIAN W Z, LI L C, DAI S H. Identifification of antimicrobial peptide B gene introduced into rice and transgenic plant[J]. *Science in China* (*Series C*), 1997,27(1): 55-62.

[64] 何利娟. 水稻 OsWRKY28 基因表达调控途径分析及其抗白叶枯病机理的探索[D]. 金华: 浙江师范大学, 2019.
HE L J. Analysis on the regulation pathway of OsWRKY28 gene expression in rice and exploration on the mechanism of resistance to bacterial blight[D]. Jinhua: Zhejiang Normal University, 2019.

[65] 张小红, 王春连, 李桂芬, 张小科, 梁云涛, 孙亮庆, 赵开军. 转 Xa23 基因水稻的白叶枯病抗性及其遗传分析[J]. 作物学报, 2008,34(10): 1679-1687. DOI:10.1093/dnares /3.5.297.
ZHANG X H, WANG C L, LI G F, ZHANG X K, LIANG Y T, SUN L Q, ZHAO K J. Genetic analysis on bacterial blight resistance of Xa23-transgenic rice[J]. *Acta Agronomic Sinica*, 2008,34(10): 1679-1687. DOI:10.1093/dnares/3.5.297.

[66] SA J S, UMEH Y, KURATA N, ASHIKAWA I, SASAKI T. Construction of YAC contigs on rice chromosome 5[J]. *DNA Research*, 1996(3):297-302. DOI:10.1093/dnares/3.5.297.

[67] YANG B, WHITE F F. Diverse members of the AvrBs3/PthA family of type III effectors are major virulence determinants in bacterial blight disease of rice[J]. *Molocular Plant-Microbe Interact*, 2004,17: 1192-1200. DOI:10.1094/MPMI.2004.17.11.1192.

（责任编辑　崔建勋）



刘维，副研究员，主要从事水稻遗传育种和优良农艺性状基因挖掘利用研究。主持广东省自然科学基金面上项目、广州市基础与应用基础研究项目、广东省科技计划项目等 11 项。获各级科技成果奖励 5 项，育成通过国家及省级以上审定品种 57 个 / 次，获农业农村部授权植物新品种权 9 项，完成成果转化金额 520 万元。作为广东省、广州市及各地市科技特派员和产业园专家服务团成员，对接产业服务“三农”，截至 2020 年在省内累计推广水稻面积约 1700 万亩。在 *Frontiers in Plant Science*、《中国水稻科学》、《植物遗传资源学报》等期刊发表第一作者论文 9 篇。