

水稻白叶枯病抗性基因研究进展

王丹

浙江师范大学生命科学学院, 浙江 金华

收稿日期: 2024年3月5日; 录用日期: 2024年4月5日; 发布日期: 2024年4月15日

摘要

白叶枯病(Bacterial blight, BB)是影响水稻产量最严重的细菌病害之一。传统的化学防治方法效果往往不理想, 选育和利用抗病品种是最经济、最有效、最环保的方法, 而抗病基因的发掘及其功能研究是进行抗病育种的重要基础。到目前为止, 已有48个水稻白叶枯病抗性基因被国际注册或期刊报道, 其中17个基因已成功克隆和鉴定。本文对水稻白叶枯病抗性基因的研究和育种应用进展进行了综述。

关键词

水稻白叶枯病, 基因定位, 基因克隆, 抗病育种

Research Progress on Rice Bacterial Blight Resistance Genes

Dan Wang

School of Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua Zhejiang

Received: Mar. 5th, 2024; accepted: Apr. 5th, 2024; published: Apr. 15th, 2024

Abstract

Bacterial blight (BB) is one of the most serious bacterial diseases affecting rice yield. Traditional chemical control methods often have unsatisfactory effects. Breeding and utilizing disease-resistant varieties is the most economical, effective, and environmentally friendly method. The discovery of disease-resistant genes and their functional research are an important basis for disease-resistant breeding. So far, 48 rice bacterial blight resistance genes have been registered or reported in international journals, 17 of which have been successfully cloned and identified. This article reviews

the progress in research and breeding applications of rice bacterial blight resistance genes.

Keywords

Rice Bacterial Blight, Gene Mapping, Gene Cloning, Disease Resistance Breeding

Copyright © 2024 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

水稻作为与人类息息相关的粮食作物，关系到中国和世界上许多人的粮食需求。相关数据显示，水稻年产量约占中国粮食总产量的 43%，是我国重要的粮食作物之一。因此，水稻的稳产增产是保障粮食安全的重要措施。然而，在水稻的生长过程中，不可避免地会发生许多病害。这些病害的发生一方面严重降低了水稻的产量和品质，另一方面也制约了社会经济的发展。水稻白叶枯病(bacterial blight, BB)是由革兰氏阴性黄单孢菌水稻变种(*Xoo*)所引起，在世界广泛流行的细菌病害[1] [2]，严重阻碍水稻正常生长和生产，它与稻瘟病、纹枯病一起被称为水稻的“三大病害”。水稻 BB 虽然是一种细菌性病害，不同于真菌孢子或稻飞虱等害虫通过大气环流远程传播的方式，但其可以通过风、雨或病稻品种传播到其他国家。自 1884 年在日本首次发现以来，该疾病已蔓延至东亚和东南亚等主要稻米生产国，现在除亚洲外，还不同程度地出现在非洲、美洲、南欧和澳大利亚[3]。相关研究表明，白叶枯病的侵染可造成 20%~30% 的减产率，严重时可达 50%，甚至颗粒无收。由于成本高和对环境的不利影响，化学防治该病的方法并未被广泛接受。在过去的一个世纪里，来自世界各地的科学家对水稻白叶枯病的防治做了大量的研究。然而，生物防治和化学防治的效果都不理想。一系列的育种实践也表明，在众多的防病手段中，抗病水稻品种的培育和推广种植是最经济、有效、而又绿色环保的措施，而抗病育种成功的核心是抗病基因的挖掘。

2. 水稻白叶枯病抗性基因的定位

水稻作为禾本科植物中最小的物种，已经完成了全基因组测序，这为水稻抗 BB 基因的定位提供了极大的便利[4]。至今，经过国际注册与验证，并在各种学术期刊上广泛报道的水稻抗 BB 基因数量已超过 48 个，其中显性基因 31 个，隐性基因分别为 17 个。根据目前已定位的基因位置，除水稻第 9、10 号染色体外，其余 10 条染色体上均有不同数量的抗 BB 基因分布。抗病基因在水稻基因组中的分布呈现出一定的规律性和聚集性。其中，11 号染色体成为抗病基因的主要聚集区间，几乎占据了近三分之一的抗 BB 基因数量。同时，4 号和 6 号染色体上的抗病基因分布也相对较多，这些现象均表明水稻的抗病基因在染色体上呈现出一定的聚集特性。这种抗病基因的染色体分布模式也为我们的研究提供了重要的线索，通过对这些染色体区域的深入研究，我们可以更精准地定位抗病基因。

3. 水稻白叶枯病抗性基因的克隆

在已报道的抗白叶枯病基因中，有 18 个基因已被克隆，包括 *Xa1*、*Xa2*、*Xa3/Xa26*、*Xa4*、*xa5*、*Xa7*、*Xa10*、*xal3*、*Xa14*、*Xa21*、*Xa23*、*xa25*、*Xa27*、*Xa31(t)*、*xa41*、*Xa45*、*Xa47(t)* (表 1)。接下来，将详细介绍水稻抗白叶枯病基因的克隆和功能。

Table 1. Cloned rice bacterial blight resistance gene
表 1. 克隆的水稻抗白叶枯病基因

基因	蛋白类型	染色体	供体品种	鉴别菌株	参考文献
Gene	Protein	Chr	Donor strain	Identified	Reference
<i>Xa1</i>	NLR	4	黄玉, Java14	T7174	[5]
<i>Xa2</i>	NLR	4	Te-tep	T7174	[6]
<i>Xa3/Xa26</i>	RLK	11	早生爱国 3, 明恢 63	JL691	[7] [8]
<i>Xa4</i>	WAK	11	TKM-6, IR20, IR22	菲律宾小种 1/4/5	[9] [10]
<i>xa5</i>	TFIIA	5	DZ192, Ir1545-339	菲律宾小种 1/2	[11] [12] [13]
<i>Xa7</i>	EXECUTOR	6	Zhen-hui 084,IRBB7	菲律宾菌株 PXO61	[14]
<i>Xa10</i>	EXECUTOR	11	Cas209	PXO99A	[15]
<i>xa13</i>	SWEET	8	BJ1	菲律宾小种 6	[16] [17]
<i>Xa14</i>	NLR	4	TN1	菲律宾小种 3/5	[18] [19]
<i>Xa21</i>	RLK	11	长药野生稻	菲律宾小种 1/2/4/6	[20] [21]
<i>Xa23</i>	EXECUTOR	11	普通野生稻	菲律宾小种 6	[22] [23]
<i>xa25</i>	SWEET	12	明恢 63	菲律宾小种 9	[24]
<i>Xa27</i>	EXECUTOR	6	小粒野生稻	菲律宾小种 2/5	[25]
<i>Xa31(t)</i>	NLR	4	扎昌龙	OS105	[26]
<i>xa41(t)</i>	SWEET	11	短舌野生稻	非洲菌株 BA13	[27]
<i>Xa45(t)</i>	NLR	4	印度野生稻	AXO1974/T7174	[28]
<i>Xa47(t)</i>	NLR	11	G252	C5/C9/P6/PB/T7147Y8	[29]

Xa1 基因是首次报道的 NLR 型抗白叶枯病基因, 由四个外显子和三个内含子构成, 其中一个内含子并未参与编码序列的形成。其编码的蛋白质是由 1802 个氨基酸构成, 该蛋白质具有典型的结构。其氨基末端含有 NBS 结构域, 而羧基末端则携带着 LRR 功能区, 因此, 它属于典型的 NBS-LRR 型抗 BB 蛋白[30]。

Yoshimura 等人[30]通过 DNA 杂交和重组将该基因定位在 YAC 克隆中, 然后用图位克隆法将其分离。*Xa1* 是通过 cDNA 克隆的, 与 *Xa21* 的策略不同[15]。*Xa1* 对日本 I 型 BB 生理小种表现高度抗性, 具有特异抗性。*Xa1* 基因在表达模式上与其他许多抗性基因存在显著差异。它并非始终保持恒定水平的结构性表达, 当水稻遭遇病原菌感染或受到创伤时, *Xa1* 基因会被激活并表达。最近, 科学家们相继成功克隆了 *Xa2*、*Xa14*、*Xa31* 和 *Xa45* 这四个基因。这四个基因与先前发现的 *Xa1* 基因具有等位关系, 这些基因同样编码 NLR 蛋白[28] [31]。

Xa3 定位于 IRBB13, *Xa26* 基因定位于水稻品种明恢 63。科研人员利用 DNA 指纹分析技术、精细定位、并结合候选基因的序列分析, 最终发现这两个基因其实是同一基因, 随后将其更名为 *Xa3/Xa26* [8] [32] [33]。这个基因由两个外显子和一个内含子组成, 这些遗传元件协同工作, 共同编码出一个由 1103 个氨基酸构成的 LRR 受体蛋白激酶。与 *Xa21* 基因所编码的激酶归属于同一类别。在 88 至 771 位的氨基酸中, 编码了 26 个不完全亮氨酸重复序列(LLRs), 这些序列在进化过程中是高度保守的, 它的核心作用是鉴别特定的病原微生物, 并通过信号传导来激发其对抗疾病的能力[20]。该基因集中排列在 11 号染色体上, 具有很高的保守性[34]。*Xa3/Xa26* 是低水平的结构性表达, 只在维管束和周围细胞中特异表达[35]。病原体感染对 *Xa3/Xa26* 的转录表达强度无明显影响[7]。*Xa3/Xa26* 基因的抗性表现并非一成不变, 而是

会随着水稻生育期的不同而发生变化。深入研究发现,造成这种抗性差异的原因在于 *Xa3/Xa26* 基因的剂量效应。经过深入探究发现, *Xa3* 基因的抗谱宽窄和抗性强度在不同的遗传背景下呈现出显著的差异。*Xa3* 基因在某些遗传背景下甚至出现了隐性转化现象。这种在遗传背景上呈现出的复杂性和多样性,导致了 *Xa3* 基因在命名上的多样化。在籼稻和粳稻中, *Xa3/Xa26* 的抗性不同,但总体上,粳稻中 *Xa3/Xa26* 的抗性强于籼稻[35]。*Xa3/Xa26* 基因家族反映了水稻抗白叶枯病基因与病原菌的竞争和协同进化[35]。

抗病基因 *Xa4* 广泛应用于我国和其他亚洲国家的育种中[36]。*Xa4* 主要抗性菲律宾小种 1、5、7 和 8, 对中国的 7 个 BB 小种也有较强的抗性[37]。Lee 等人研究发现, *Xa4* 位于水稻 11 号染色体长臂末端的 M3H8 亚克隆上, RM224 和 RM114 的标记范围内[38]。Sun 等[10]通过重组试验和序列分析,将 *Xa4* 基因精确定位在 47 kb 内,并成功克隆。*Xa4* 基因负责编码一种壁相关蛋白,称为 WAK 蛋白。该蛋白质由 707 个氨基酸组合而成[39]。*Xa4* 编码的细胞 WAK 可以加速细胞纤维素的合成,从而抑制细胞壁孔洞,增强植物细胞壁。坚固的细胞壁为植物筑起了一道天然屏障,使得病原菌难以突破细胞壁这道防线。此外, *Xa4* 还可以在不影响粮食作物产量的情况下实现株高的极佳改善。通过降低植株高度,提高植株机械强度,使水稻植株在遭遇恶劣的自然条件时,能够更加坚韧不拔,提高了水稻的抗倒伏能力,有利于实际生产利用。得益于多个关键农艺性状的同步优化, *Xa4* 已经在全球水稻育种项目中得到了广泛的应用[39]。

xa5 这一抗病基因源自于三个孟加拉的水稻品种,它们分别是 DV85、DV86 和 DZ78,抗生理小种 PXO61 及 PXO86。最初由 Iyer 等将其定位到 5 号染色体上[12]。以近等基因系 IRBB5 和 IR24 为亲本, Blair 等人[40]成功地将其定位在 SNPs 标记 RS7 和 SSR 标记 RM611 之间。这一区域位于水稻 5 号染色体短臂末端,遗传距离为 0.5 cm,物理距离为 70 kb。Iyer 等[12],通过突变分析确定了 *xa5* 的候选基因,并成功克隆了 *xa5* 基因,与上述克隆基因的功能互补验证不同。章琦等[13]继续完成了 *xa5* 候选基因的功能互补测试,进一步证实了之前的结果。*xa5* 基因是一个在水稻全生育期中持续发挥作用的抗病基因,它表现出不完全隐性的特性。*xa5* 与其相对应的等位显性基因 *Xa5*,均具有结构性表达的特点[13]。*xa5* 对菲律宾的 1、2、3 和 5 号小种具有抗性[41]。*xa5* 可以抑制 *Xoo* 入侵水稻的转移,从而抵抗水稻的 BB [42]。*xa5* 具有典型的抗病基因结构,编码产物的第 39 位氨基酸为谷氨酸。如果 *xa5* 编码序列在这里发生突变,其表达产物就不能与无毒效应物相互作用,水稻也会失去其抗病功能[13]。

Xa7 基因的研究可追溯至上个世纪 70 年代,并持续成为科研领域的热门话题。其源自孟加拉国的水稻品种 DV85 [43]。*Xa7* 以其独特的显性特性脱颖而出,其对白叶枯病菌展现出了高效、广泛且持久的抗性,为水稻的健康生长提供了有力保障。最初, Kaji 和 Ogawa 等将 *Xa7* 定位于水稻 6 号染色体长臂上 107.5 cm 处[44]。随后, Porter 等[45]将 *Xa7* 定位在分子标记 M1 和 M3 之间,遗传距离为 2.7 cm。此外还成功选育出了携带 *Xa7* 基因的镇恢 084 品种。经过严谨的鉴定,证实 *Xa7* 基因在整个生育期内对多个菲律宾白叶枯病菌生理小种均展现出了稳定的抗性,在水稻抗白叶枯病的研究中具有非凡的意义[45]。Chen 等[46]通过构建 IR24 × IRBB7 的 F₂ 群体,将 *Xa7* 基因定位于 6 号染色体上 118.5 kb 的区间内。Chen 等[14]通过辐射诱变镇恢 084,5 年来从 2 万多个突变株系中筛选出 9 个对 BB 高度感病的品系。1 个突变系 *Xa7* 基因发生染色体缺失,高通量测序确定 107 kb 片段的缺失。通过比较基因定位区和染色体缺失区的重叠区域,进一步将 *Xa7* 定位在 28 kb 区域。通过对水稻转基因功能的大量验证, *Xa7* 最终被成功克隆[14]。

研究表明, AvrXa7 和 PthXo3 为 *Xoo* 的两个重要 TALEs,其在 *Xa7* 启动子效应结合元件(EBE)中存在重叠区域。PXO86 (AvrXa7)和 PXO61 (PthXo3)可以同时诱导 *Xa7*。AvrXa7 和 PthXo3 均可触发 *Xa7* 的表达,使得含有该基因的水稻材料具有广谱特性[14]。研究发现,经过 10 多年的田间种植, *Xa7* 基因的抗性可以保持 10 年以上[47]。相关研究表明,相比 *Xa4* 和 *Xa10* 等基因, *Xa7* 对 BB 的抗性更强、更持久[48]。总的来说,高温有利于细菌的生长和感染的促进。然而,在高温胁迫的环境条件下,与 *Xa3*、*Xa4*、

Xa5 和 *Xa10* 等基因相比, 抗病基因 *Xa7* 介导的抗性途径能更有效地限制白叶枯病菌的生长和繁殖[49]。其他研究表明, *Xa7* 是由 *Xoo* 的分泌效应物(TALES) *AvrXa7* 诱导产生防御反应, 以防止水稻白叶枯病菌的入侵。这种诱导在高温下更快、更强, *Xa7* 更具抗性。

Xa10 首先在水稻 Cas209 中被发现, 其对水稻 BB 具有小种特异性抗性[50]。最初定位于水稻 11 号染色体的长臂上, 位于标记 M491 和 M419 之间的 0.28 cm 处, 与标记 S723 和 M604 共分离[51]。*AvrXa10* 与 *Xa10* 的启动子部位相结合, 从而特定地触发了 *Xa10* 的转录活动。*Xa10* 编码的蛋白主要分布在内质网膜之上。

它通过影响内质网和细胞内钙离子的平衡而引起宿主细胞的超敏反应, 导致细胞死亡, 从而限制病原体的继续繁殖和感染, 从而产生对 BB 的抗性。在水稻、烟草细胞中, *Xa10* 的表达导致细胞程序性死亡。据推测, *Xa10* 处于可被诱导触发细胞程序性死亡的信号通路的末端, 这是通过维持内质网和钙离子动态平衡的保守系统实现的。在 IR24 × IRBB10 的 F₂ 群体中, 发现 *Xa10* 介导的对 PXO99A 的抗性不符合孟德尔遗传规律, 即抗感分离比不是 3:1 [51]。*Xa10* 的近等基因系 IRBB10A 是在 IR24 的遗传背景下育成的。生理小种 PXO99A 可诱导其表达, 而未接种或接种不含 *avrXa10* 的 PXO99A 均不能诱导其表达, 说明 *AvrXa10* 能特异性识别 EBE*AvrXa10* 并启动 *Xa10* 表达。

xal3 被定位于 8 号染色体的长臂上, 遗传距离小于 0.4 cm [16]。随后, 通过精细定位和候选目的基因分析, 成功克隆了 *xal3*。*xal3* 是一个隐性抗病基因, 特异性抗 PXO99。*xal3* 基因由五个外显子构成, 这些外显子共同编码一个由 307 个氨基酸组成的甜蛋白, 这种蛋白质定位于质膜之上[51]。*xal3* 与其显性等位基因 *Xa13* 在启动子区域存在着明显的差异, 这种差异导致了它们编码的蛋白质有所不同[52]。*xal3* 的表达几乎不受病原菌和伤害的诱导, 但其显性等位基因 *Xa13* 能被 PXO99 强烈诱导, 特殊的是机械伤害却不能诱导 *Xa13* 的表达。人们认为, 自然选择导致的诱导转录能力的丧失使 *xal3* 具有抗病性, 这一点不同于其它抗病基因[53]。*Xa13* 是 *xal3* 的显性对应基因, 具有易感特性。它与 *xal3* 在编码区的大部分序列上保持一致, 两者之间的关键差异在于启动子区域。*Xa13* 的启动子区域存在 18 个碱基的突变。启动子顺式作用元件发生突变, 导致病原菌分泌的 PthXo1 不能与启动子结合。PthXo1 不能与 *xal3* 基因启动子结合, 因此不能诱导 *xal3* 基因的表达。铜不仅是植物体内重要的微量元素, 它还能抑制 BB 的生长, 是一些农药的重要成分。BB 菌株中的 PXO99 相较其它菌株对铜更敏感, 这也是 *xal3* 对 PXO99 具有特异性抗性的原因。因此, 植物寄主细胞可以通过维持维管束中铜离子浓度的平衡来抑制 PXO99A 的生长, 从而使植物产生抗性。在水稻中含有 *Xa13* 的情况下, 铜转运蛋白能够与 *Xa13* 的编码产物结合, 从而去除抑制 *Xoo* 致病功能的铜离子, 导致水稻出现感病表型[54] [55]。

Xa21 是通过图位克隆获得的第一个抗性基因, 最初在西非长药野生稻中发现, 对菲律宾的 BB 生理小种 1-6 表现出优异的抗性[56]。随后通过杂交将其导入感病籼稻品种, 发现其广谱抗性由一对显性基因控制。后续成功地培育出以 IR24 为受体并带有 *Xa21* 基因的近等基因系 IRBB21, 并在水稻的遗传育种领域获得了广泛的应用。Ronald 等[57]首先对 IRBB21 进行 RFLP 和 RAPD 分析, 随后将 *Xa21* 定位在第 11 号染色体上。Song 等[20]将 *Xa21* 成功克隆。该基因包含一个 843 个核苷酸的内含子, 编码一个由 1025 个氨基酸组成的蛋白质, 编码的蛋白质属于受体样激酶(RLK)。蛋白质结构分为 9 个区域, 包括信号肽区、富含亮氨酸重复区(LRRs)、未知功能区、荷电区、跨膜区(TM)、荷电区、膜周区(JM)、丝氨酸苏氨酸激酶区(STK)和羧基末端尾部区。*Xa21* 的抗性与 LRRs 和 STK 区有关。*Xa21* 介导的抗性依赖于这两个区域的活性。前者由 23 个不完整的 LRRs 构成, 这些序列在蛋白质-蛋白质相互作用中发挥着关键作用, 并与病原体的识别密切相关[58]。而后者则是植物早期防御免疫反应中的一个典型信号分子, 对于启动和调控植物的防御机制具有至关重要的作用[59]。研究发现, 下游信号转导是由蛋白激酶决定的, 并在整个过程中转录, 不受 *Xoo* 感染的影响。但其抗病性受水稻生长发育不同阶段的影响。随着水稻生长发育, 其

抗病能力逐渐增强,分蘖期完全抗病[60]。*Xa21* 的抗病性能与 *Xa3/Xa26* 呈现出相似的特征,它们同样受到植物遗传背景的显著影响[61]。具体而言,在 IR24 或明恢 63 这两种遗传背景下,从苗期到成株期,无论是面对亲和小种亦是非亲和小种, *Xa21* 和 *Xa3/Xa26* 的抗性均表现出逐渐增强的趋势。特别是在四叶期至分蘖盛期这一阶段,它们的抗性变化尤为显著。然而,在牡丹江 8 号这一遗传背景下, *Xa21* 和 *Xa3/Xa26* 的抗性则不受生育期的影响,展现出相对稳定的抗病性能。随着研究的深入,越来越多的 *Xa21* 结合蛋白被发现参与 *Xa21* 介导的抗病[62]。例如, XB3 作为 *Xa21* 介导的免疫反应的正向调节因子。当 *Xa21* 与 XB3 结合时,这一互作将促进 XB3 的磷酸化过程,进而刺激植物的抗病反应[63]。相比之下, XB10 则作为 *Xa21* 介导的免疫反应的负调控因子存在。它通过与 *Xa21* 的结合,抑制防御基因的表达,从而在一定程度上调节免疫反应的强度[59]。此外, XB15 是一种 PP2C 蛋白磷酸酶,它在细胞死亡和 *Xa21* 介导的免疫反应中起到负向调节的作用[64]。XB24 是一种可以促进 *Xa21* 磷酸化的 ATP 酶[65]。Ser686、Thr688 和 Ser689 的自动磷酸化可以稳定 *Xa21* 以抵抗发育受控的蛋白酶活性[66]。XA21 的无毒基因 AvrXa21 被命名为 RaxX。当病原体入侵时, XA21 蛋白的 LRR 区域识别并与病原体的效应器 RaxX 蛋白结合,从而启动 PTI 过程[59]。XA21 激酶的结构域在细胞内被分割并运送到细胞核心区域,在核心区域,结构域与转录因子 WRKY62 发生结合,从而进一步激发防御基因的表达,触发了植物的防御反应[67]。

通过 BlastX 的分析,我们发现 *Xa23* 基因与其他已被克隆的植物抗病基因并不同源,它代表了一种全新的抗病基因类别[68]。Zhang 等[69]从普通野生稻中鉴定出一个新的抗白叶枯病基因,命名为 *Xa23*。*Xa23* 基因被转育到金刚 30 中培育成近等基因系 CBB23。Wang 等[23]利用金刚 30 与 CBB23 杂交 F₂ 代作为作图群体,图位克隆出 *Xa23*。*Xa23* 位于标记 C189 和 RM206 之间,遗传距离分别为 0.8 和 1.9 cm。距 C189 同侧 RFLP 标记 C1003A 的遗传距离为 0.4 cm。*Xa23* 基因对 20 个国内外 BB 鉴定菌株表现出强大的抗性,展现出了广谱抗性特性。*Xa23* 基因是完全显性的,并且在全生育期内都能持续发挥抗性作用[23]。*Xa23* 基因的转录过程受到 AvrXa23 的特异性诱导,抗病显性基因 *Xa23* 与感病基因 *xa23* 虽然功能迥异,但在开放阅读框区(ORF113)上具有一致的特性。由于启动子区域的不同,这两个基因之间存在多态性。感病的 *xa23* 缺乏能与 AvrXa23 特异结合的 TALE 结合元件(EBE)。在正常条件下, *Xa23* 的 ORF113 在抗病和感病品种中的转录水平都极低,但在 CBB23 和转基因植株中都能被病原菌诱导。在感病品种 JG30、日本晴和 MDJ8 中未检测到这种诱导表达。Wang 等[34]发现 ORF113-RNAi 植株对 PXO99A 敏感,表明 *Xa23* 介导的抗性需要增加 ORF113 的表达。抗病品种 CBB23 中的 *Xa23* 与感病 JG30 中的 *xa23*,在启动子区域存在 7 bp 的多态,病原菌 AvrXa23 的效应结合元件与此息息相关[23]。这些结果表明, *Xa23* 通过识别病原体中的 TALEs 而在抗病中发挥作用。

xa25 是从栽培稻明恢 63 中分离出来的。该基因位于水稻第 12 号染色体上, RFLP 标记 R887 和 G1314 之间,图谱距离分别为 3.0 和 7.3 cm [70], Liu 等[24]通过图谱克隆获得该基因。*xa25* 对生理小种 PXO339 具有特异性抗性,属于糖转运蛋白家族基因[71]。*xa25* 基因介导的抗性不同于大多数其他 R 基因。苗期表现为隐性抗性,成株期表现为显性抗性[24]。*xa25* 在苗期和成熟期分别通过抑制 *Xoo* 的生长表现出对 PXO339 的独特抗性。将 *Xa25* 基因转移到含有 *xa25* 的抗性水稻中可削弱水稻对 PXO339 的抗性。在各种不同的菌株中,仅有 PXO339 能迅速触发 *Xa25* 的表达,但却无法触发 *xa25* 的表达。推测 *Xa25* 与 *Xa13* 在表达机制上存在相似性,它们的表达可能同样受到病原菌中特定 TAL 效应物的诱导,导致宿主植物产生感病反应。为了证实这一假设,启动子结构分析表明,抗病品种的 *xa25* 和感病品种的 *Xa25* 在启动子区域存在多个位点差异,可能导致抗性不同[24]。*Xa25* 基因启动子的顺式作用元件含有 PthXo2 结合位点,可被效应器识别和诱导。*Xa25* 是一个蔗糖转运蛋白基因。它的表达可以将蔗糖、葡萄糖和其他光合作用产物运输到水稻的细胞间隙。这些物质被病原菌利用,有利于病原菌的侵染和繁殖,进而使植物变得敏感。然而,隐性 *xa25* 基因启动子的顺式作用元件在这个位置上存在突变,使其不能被病原菌效应基因

PthXo2 识别, 因此植物表现出抗病能力[72]。

Xa27 来源于小粒水稻, 对 *Xoo* 显示出广泛的抗性。Gu 及其团队采用了杂交和回交技术, 感病品种 IR24 作为受体, 培育出了含有 *Xa27* 基因的近等基因系 IRBB27, 并采用图位克隆的方法分离到 *Xa27* [73]。*Xa27* 没有内含子, 只有一个外显子, 编码的蛋白由 113 个氨基酸组成。*Xa27* 的抗性等位基因与感病等位基因 *xa27* 所编码的蛋白质是相同的[25]。在含有 *avrXa27* 的白叶枯病菌侵染下, *Xa27* 只在水稻侵染的邻近细胞组织中表达。这表明 *Xa27* 的诱导表达不是由系统诱导的, 而是由病原菌诱导的, 并且只被含有 *avrXa27* 的非亲和菌株诱导。这一机制起到了局部防御的作用, 属于非系统防御。此外, *Xa27* 渗透系统能够抵抗最初感染 IRBB27 的 BB 菌株, 启动子替换实验证明 *Xa27* 在抗性和感病亲本中的表达差异是由启动子控制的[25]。当利用 PR1 基因的启动子来驱动 *Xa27* 的表达时, 植株展现出了对亲和性与非亲和性病原菌的广泛抗性。进一步观察发现, 在病原菌侵染的部位, 维管束次生细胞壁的厚度明显增加。这一现象提示我们, *Xa27* 可能通过增强维管束次生细胞壁的厚度来增强植物的物理防御能力。经过更为深入的亚细胞定位证实, *Xa27* 确实在维管束腔和木质部薄壁细胞壁中积累[74]。

xa41 基因是在非洲野生稻中发现的一种隐性抗病基因。Hutin 等[27]对 169 份水稻种质资源中 BB 的主要感病基因 OsSWEET14 的启动子进行多态性分析所发现。OsSWEET14 基因启动子区域 18 bp 的缺失代表了一个新的抗性等位基因, 命名为 *xa41*。*Xa41* 的启动子含有 TALE 的四个结合位点(AvrXa7, Tal5, PthXo3, and TalC), 它们可以被诱导表达, 因此植物是感病的[75]。*Xa41* 的等位基因 *xa41* 在其启动子区域存在 18 个碱基对的缺失。这一特定的缺失区域恰好是 AvrXa7 和 Tal5 的识别位点, 所以 *xa41* 基因无法被 AvrXa7 和 Tal5 这两个 TALE 蛋白所识, 从而对对应的 *Xoo* 菌株表现抗病表型[76]。

近期, *Xa2*、*Xa14*、*Xa31* 和 *Xa45* 已经成功地被克隆出来[28]。这四个基因被视为 *Xa1* 的等位基因, 它们都位于 4 号染色体上, 并负责编码 NLR 蛋白, 这证明了基因复制和功能进化的存在。其对抗疾病的机制调整与 TALE 密切相关。更深入的研究揭示, 缺少转录激活结构域的 interference TALE (iTALe) 可对 *Xa1* 的抗性产生干扰[77]。*Xa2*、*Xa14*、*Xa31* 对 *Xoo* 的抗谱与 *Xa1* 不同, 但也受到 iTALe 的抑制。这是首次报道 iTALe 抑制的抗性基因可以介导不同的抗性。这些基因编码 NBS-LRR 蛋白, 确定主要差异的关键是 LRR 在羧基末端的功能域[78]。

4. 水稻白叶枯病抗性基因在抗病育种中的利用

迄今为止, 人们主要通过单基因和多基因两种方式来利用抗白叶枯病基因, 这主要是通过常规转育结合分子标记辅助选择(MAS)和转基因育种技术来实现的。无论是单基因应用还是多基因组合应用, 或者是转基因育种, 都是人类在对抗白叶枯病这一挑战中的重要武器。上世纪 80、90 年代, *Xa3* 和 *Xa4* 在水稻抗病育种中被广泛利用, 在应用过程中其抗性逐渐丧失。广谱抗病基因 *Xa21*、*xa5*、*Xa7* 和 *Xa23* 等相继被应用于水稻抗病育种中。

4.1. 白叶枯病抗性基因的 MAS 育种

在过去很长的一段时间内, 常规育种是培育抗 BB 水稻、高产品种的主要方法, 但其需要通过不同材料的杂交来组合想要的性状, 因此有着耗时、费力的弊端。且难以利用隐性基因和聚合多基因。MAS (marker associated selection) 育种技术是一种利用与目标抗白叶枯病基因紧密连锁的分子标记来追踪和选择目标基因的高效方法。这一选择策略是在分子层面上实施的, 不会受到环境状况或病原菌生理小种的制约, 可以在早期阶段进行选择, 因此可以在较短的时间内选育出具有优良抗白叶枯病特性的水稻品种, 克服了常规育处长周期、流程繁琐等缺点[79]。常规育种结合 MAS 法, 可极大缩短育种时间, 提高育种效率, 为农业生产提供更加及时和有效的支持。MAS 育种被分为两种类型, 即单基因和多基因聚合育种。

4.1.1. 单基因 MAS 育种

Xa21 基因已通过常规转育或基因转化途径转移到多种水稻材料中。如薛庆中等[80]采用 MAS 技术, 成功选育了含有 *Xa21* 基因的水稻品种 IRBB21。通过 IRBB21 与感病恢复系密阳 4、明恢 63 等进行杂交或回交, 他们最终成功培育出了一系列具有抗白叶枯病特性的改良水稻恢复系, 并从中筛选出了新的抗病杂交组合。兰艳荣等[81]通过常规育种和 MAS 技术, 将 *Xa21* 和 *Xa7* 基因成功导入华 201S, 对比受体华 201S, 其白叶枯病抗性明显提高。*Xa23* 基因具有广谱、高抗、全生育期、完全显性等优点, 吸引了国内外研究者的目光, 相继进行 *Xa23* 在育种利用方向的研究。如郑家团等[82] [83] [84] [85]将常规杂交回交和 MAS 技术相结合, 选育出了含 *Xa23* 基因的抗 *Xoo* 的水稻品系。此外汤翠凤等[86]利用相同的方法选育出含有 *Xa22(t)* 基因的抗 *Xoo* 株系。Ellur 等[87]也通过 MAS 技术, Ellur 等人亦利用 MAS 技术, 成功地选育出了 PB1121 和 PB6 两个水稻品种。其中, PB1121 品种含有 *xa13* 基因, PB6 品种则携带 *Xa21* 基因。这两种基因的引入, 显著增强了水稻对白叶枯病的抗性。

4.1.2. 多基因 MAS 聚合育种

为了增强水稻白叶枯病的抗病性和拓宽抗谱, 人们将 2 个或多个抗白叶枯病基因聚合, 进行聚合育种。不同抗 BB 基因的聚合包括二基因、三基因和四基因的聚合, 常见组合形式有 *Xa4/xa5*、*Xa4/Xa21*、*Xa7/Xa21*、*Xa21/Xa23*、*xa5/xa13/Xa21*、*Xa4/Xa21/Xa27*、*Xa21/Xa4/Xa23*、*Xa4/xa5/xa13/Xa21* 等。Yoshimura 等[32]首先将 *Xa4* 和 *xa5* 基因成功聚合。罗彦长等[88]利用 MAS 技术选育出了全生育期高度抗白叶枯病的不育系 R106A, 聚合了 *Xa21* 和 *Xa23* 两个基因。Yugander 等[89]通过 MAS 技术, 成功将 *Xa21* 和 *Xa38* 基因导入恢复系 APMS 6B 中, 使 APMS 6B 在保留原有农艺性状的基础上, 对白叶枯病菌表现出高抗表型。Singh 等[90]和 Pradhan 等[91]利用传统回交策略结合 MAS 技术培育出了聚合 *xa5*、*xa13* 和 *Xa21* 三个基因的籼稻品种 PR106 和 Jalmagna, 聚合品种对白叶枯病的抗性显著提高。感白叶枯病的优良深水品种 Jalmagna 聚合了 3 个抗病基因后, 聚合系预期在深水环境下仍能提供持久抗性。Raalingam 等[92]通过 MAS 技术, 以 IRBB60 为供体亲本, 成功在不育保持系 CO2B、CO23B 和 CO24B 中将 *xa5*、*xa13* 和 *Xa21* 基因聚合。Luo 等[93]借助 MAS 法, 成功地在水稻恢复系 XH2431 中整合了 *Xa4*、*Xa21* 和 *Xa27* 这三个基因, 从而获得了具备广谱和强抗白叶枯病特性的聚合材料。Suh 等[94]利用回交育种结合 MAS 技术的策略, 在感白叶枯病的粳稻品种 Mangebunbyeo 中, 聚合了 *Xa4*、*xa5* 和 *Xa21* 基因, 聚合株系对朝鲜的 18 个 *Xoo* 小种表现出高抗表型, 同时其品质和产量不受影响。邓其明[95]等利用 MAS 技术在水稻恢复系绵恢 725, 聚合了 *Xa21*、*Xa23* 和 *Xa4* 基因, 显著提高了对白叶枯病的抗性和抗谱。Huang 等[96]成功将 *Xa7*、*Xa21*、*Xa22* 和 *Xa23* 这四个基因聚合到优良杂交水稻恢复系华恢 1035 中。Dokku 等[97]通过 MAS 技术将 *Xa4*、*xa5*、*xa13* 和 *Xa21* 这四个基因聚合到优良栽培稻 Tapaswini 中。Hsu 等[98]借助 MAS 技术成功选育出粳稻品种 Tainung82, 聚合了五个抗病基因 *Xa4*、*xa5*、*Xa7*、*xa13* 和 *Xa21*, 不仅继承了原有的高产和优良品质, 更显著地提升了其抗白叶枯病的能力。

4.2. 白叶枯病抗性基因的转基因育种

转基因育种其核心在于通过基因转化技术, 精准地将一个或多个目标基因导入到特定的基因组中, 以优化或改善受体植物的性状。将特定的抗病基因导入栽培稻中, 这种方式不仅克服了传统育种中籼稻与粳稻亚种间杂交不育以及栽培稻与野生稻间杂交不亲和的难题, 而且显著缩短了育种周期, 提升了育种效率。黄大年等[99]用成功转化中百 4 号和京引 119, 获得的转基因植株京引 119-B 对白叶枯病菌的抗性显著增强。虽然 *Xa21* 基因对白叶枯病菌具有广谱抗性, 但主要栽培稻并不含有该基因, 所以可以通过转基因方法将 *Xa21* 转育到水稻中, 以此提高栽培稻对白叶枯病菌的抗性[100]。翟文学等[101] [102]在不同的水稻品种中转入 *Xa21*, 都获得了广谱和高度抗水稻白叶枯病的转基因株系。张小红等[103]获得了对

白叶枯病有明显抗性的 *Xa23* 基因的转基因水稻, 且抗性可稳定遗传。虽然通过转基因方法可获得具有白叶枯病抗性的水稻, 但到目前为止转基因水稻尚未被批准使用。

4.3. 基因编辑育种

基因编辑, 可以对特定的靶基因进行靶向修饰, 可以极大地弥补自然突变的不足, 达到生产所需的特定目的[104]。基因编辑技术的编辑效率和可操作性不断提高, 引起了广泛关注。目前, 基因编辑技术已经在白叶枯病、稻瘟病、二化螟等生物胁迫抗性育种中得到了广泛的应用, 在兼固品质和主要农艺性状的同时提高抗病性。水杨酸在植物抗病中有着重要作用, 水杨酰化酶家族基因 *OsS5H1* 或 *OsS5H2* 敲除后, 在产量不变的前提下可提高对水稻白叶枯病的抗性[105]。*Xa13* 正向调控水稻白叶枯病抗性, 负向调控水稻育性。编辑 *Xa13* 基因启动子中病原菌诱导表达元件, 突变体只丧失了受病原体诱导表达基因的能力, 花药和叶片中的 *Xa13* 基因可以正常表达, 从而兼具产量和白叶枯病抗性[106]。利用基因编辑技术, 可以精确地敲除寄主植物中感病基因的启动子等关键组成部分, 进而实现对病原微生物诱导的作物感病基因表达的调控。为创造抗病种质资源提供了可能。以水稻为例, 通过敲除水稻中的感病基因 *OsSWEET11*、*OsSWEET13* 和 *OsSWEET14* 的启动子中的 EBE 区域, 成功地阻止了 Tal 效应蛋白对这些感病基因的激活, 从而导致水稻对 BB 的广泛抗性[107]。所以可通过基因编辑技术创制抗 *Xoo* 的水稻品种。

5. 小结与展望

Xoo 与抗病基因之间的进化关系, 犹如一场激烈的“军事竞赛”, 充满了矛盾与统一。而随着我们对白叶枯病基因认识的加深, 这为我们理解水稻与 *Xoo* 之间的相互作用提供了更为扎实的理论支撑和实践基础。截至目前, 已发现的抗白叶枯病基因数量已达到 48 个, 然而, 这些基因中的大多数都存在着某些局限, 如抗谱较窄、抗性表现不够强劲, 或是受隐性基因所控制等。因此, 在实际农业生产中, 真正能够有效应用的抗病基因其实并不多。更为复杂的是, 长期大规模种植仅依赖单一有效基因抗源的种质, 必然导致 *Xoo* 种群遗传结构的变化, 进而使得原本具有抗性的新种质失去其防御能力, 如 *Xa4*、*Xa21* 等品种就面临这样的风险[95]。因此, 我们需要在抗病基因克隆的基础上, 进一步深入研究抗病基因对 *Xoo* 小种的识别机制以及抗性反应中的信号传导过程。这不仅是对水稻抗病性的提升, 更是对我国乃至全球水稻产业健康稳定发展的重要保障。不断发掘新的抗病基因, 对于提升水稻的抗病性能, 确保粮食安全和农业可持续发展具有深远的意义。

参考文献

- [1] Win, K.M., Korinsak, S., Sirithunya, P., et al. (2013) Marker Assisted Introgression of Multiple Genes for Bacterial Blight Resistance into Aromatic Myanmar Rice MK-75. *Field Crops Research*, **154**, 164-171. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2013.08.002>
- [2] Yugander, A., Sundaram, R.M., Ladhakshmi, D., et al. (2017) Virulence Profiling of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* Isolates, Causing Bacterial Blight of Rice in India. *European Journal of Plant Pathology*, **149**, 171-191. <https://doi.org/10.1007/s10658-017-1176-y>
- [3] Gonzalez, C., Szurek, B., Manceau, C., et al. (2007) Molecular and Pathotypic Characterization of New *Xanthomonas oryzae* Strains from West Africa. *Molecular Plant Microbe Interactions*, **20**, 534-546. <https://doi.org/10.1094/MPMI-20-5-0534>
- [4] Yu, J., Hu, S., Wang, J., et al. (2002) A Draft Sequence of the Rice Genome (*Oryza sativa* L. Ssp. *indica*). *Science*, **296**, 79-92. <https://doi.org/10.1126/science.1068037>
- [5] Yoshimura, S., Yamanouchi, U., Katayose, Y., et al. (1998) Expression of *Xa1*, a Bacterial Blight-Resistance Gene in Rice, Is Induced by Bacterial Inoculation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **95**, 1663-1668. <https://doi.org/10.1073/pnas.95.4.1663>
- [6] He, Q., Li, D., Zhu, Y., et al. (2006) Fine Mapping of *Xa2*, a Bacterial Blight Resistance Gene in Rice. *Molecular Breeding*, **17**, 1-6. <https://doi.org/10.1007/s11032-005-8698-2>

- [7] Sun, X., Cao, Y., Yang, Z., *et al.* (2004) Xa26, a Gene Conferring Resistance to *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* in Rice, Encodes an LRR Receptor Kinase-Like Protein. *The Plant Journal*, **37**, 517-527. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.2003.01976.x>
- [8] Xiang, Y., Cao, Y., Xu, C., *et al.* (2006) Xa3, Conferring Resistance for Rice Bacterial Blight and Encoding a Receptor Kinase-Like Protein, Is the Same as Xa26. *Theoretical and Applied Genetics*, **113**, 1347-1355. <https://doi.org/10.1007/s00122-006-0388-x>
- [9] 王文明, 周永力, 江光怀, 等. 水稻抗白叶枯病基因 Xa-4 的精细定位及其共分离分子标记[J]. 科学通报, 2000, 45(10): 1067-1071.
- [10] Sun, X., Yang, Z., Wang, S., *et al.* (2003) Identification of a 47-Kb DNA Fragment Containing Xa4, a Locus for Bacterial Blight Resistance in Rice. *Theoretical and Applied Genetics*, **106**, 683-687. <https://doi.org/10.1007/s00122-002-1117-8>
- [11] Wang, C., Fan, Y., Zheng, C., *et al.* (2014) High-Resolution Genetic Mapping of Rice Bacterial Blight Resistance Gene Xa23. *Molecular Genetics and Genomics*, **289**, 745-753. <https://doi.org/10.1007/s00438-014-0848-y>
- [12] Iyer, A.S. and McCouch, S.R. (2004) The Rice Bacterial Blight Resistance Gene Xa5 Encodes a Novel Form of Disease Resistance. *Molecular Plant Microbe Interactions*, **17**, 1348-1354. <https://doi.org/10.1094/MPMI.2004.17.12.1348>
- [13] Jiang, G.H., Xia, Z.H., Zhou, Y.L., *et al.* (2006) Testifying the Rice Bacterial Blight Resistance Gene Xa5 by Genetic Complementation and Further Analyzing Xa5 (Xa5) in Comparison with Its Homolog TFIIAgamma1. *Molecular Genetics and Genomics*, **275**, 354-366. <https://doi.org/10.1007/s00438-005-0091-7>
- [14] Chen, X., Liu, P., Mei, L., *et al.* (2021) Xa7, a New Executor R Gene That Confers Durable and Broad-Spectrum Resistance to Bacterial Blight Disease in Rice. *Plant Communications*, **2**, Article ID: 100143. <https://doi.org/10.1016/j.xplc.2021.100143>
- [15] Tian, D., Wang, J., Zeng, X., *et al.* (2014) The Rice TAL Effector-Dependent Resistance Protein XA10 Triggers Cell Death and Calcium Depletion in the Endoplasmic Reticulum. *Plant Cell*, **26**, 497-515. <https://doi.org/10.1105/tpc.113.119255>
- [16] Sanchez, A.C., Ilag, L.L., Yang, D., *et al.* (1999) Genetic and Physical Mapping of Xa13, a Recessive Bacterial Blight Resistance Gene in Rice. *Theoretical and Applied Genetics*, **98**, 1022-1028. <https://doi.org/10.1007/s001220051163>
- [17] Chu, Z., Fu, B., Yang, H., *et al.* (2006) Targeting Xa13, a Recessive Gene for Bacterial Blight Resistance in Rice. *Theoretical and Applied Genetics*, **112**, 455-461. <https://doi.org/10.1007/s00122-005-0145-6>
- [18] 谭震波, 章琦, 朱立煌, 等. 水稻抗白叶枯病基因 Xa-14 在分子标记连锁图上的定位[J]. 遗传, 1998, 20(6): 32-35.
- [19] 鲍思元, 谭明谱, 林兴华. 水稻抗白叶枯病基因 Xa14 的遗传定位[J]. 作物学报, 2010, 36(3): 422-427.
- [20] Song, W.Y., Wang, G.L., Chen, L.L., *et al.* (1995) A Receptor Kinase-Like Protein Encoded by the Rice Disease Resistance Gene, Xa21. *Science*, **270**, 1804-1806. <https://doi.org/10.1126/science.270.5243.1804>
- [21] Gan, Q., Bai, H., Zhao, X., *et al.* (2011) Transcriptional Characteristics of Xa21-Mediated Defense Responses in Rice. *Journal of Integrative Plant Biology*, **53**, 300-311. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2011.01032.x>
- [22] 王春连, 戚华雄, 潘海军, 等. 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[J]. 中国农业科学, 2005, 38(10): 1996-2001.
- [23] Wang, C., Zhang, X., Fan, Y., *et al.* (2014) XA23 Is an Executor R Protein and Confers Broad-Spectrum Disease Resistance in Rice. *Molecular Plant*, **8**, 290-302.
- [24] Liu, Q., Yuan, M., Zhou, Y., *et al.* (2011) A Paralog of the MtN3/Saliva Family Recessively Confers Race-Specific Resistance to *Xanthomonas oryzae* in Rice. *Plant Cell and Environment*, **34**, 1958-1969. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02391.x>
- [25] Gu, K., Yang, B., Tian, D., *et al.* (2005) R Gene Expression Induced by a Type-III Effector Triggers Disease Resistance in Rice. *Nature*, **435**, 1122-1125. <https://doi.org/10.1038/nature03630>
- [26] Wang, C., Wen, G., Lin, X., *et al.* (2009) Identification and Fine Mapping of the New Bacterial Blight Resistance Gene, Xa31(T), in Rice. *European Journal of Plant Pathology*, **123**, 235-240. <https://doi.org/10.1007/s10658-008-9356-4>
- [27] Hutin, M., Sabot, F., Ghesquière, A., *et al.* (2015) A Knowledge-Based Molecular Screen Uncovers a Broad-Spectrum OsSWEET14 Resistance Allele to Bacterial Blight from Wild Rice. *The Plant Journal*, **84**, 694-703. <https://doi.org/10.1111/tpj.13042>
- [28] Ji, C., Ji, Z., Liu, B., *et al.* (2020) Xa1 Allelic R Genes Activate Rice Blight Resistance Suppressed by Interfering TAL Effectors. *Plant Communications*, **1**, Article ID: 100087. <https://doi.org/10.1016/j.xplc.2020.100087>
- [29] Xing, J., Zhang, D., Yin, F., *et al.* (2021) Identification and Fine-Mapping of a New Bacterial Blight Resistance Gene, Xa47(T), in G252, an Introgression Line of Yuanjiang Common Wild Rice (*Oryza rufipogon*). *Plant Disease*, **105**, 4106-4112. <https://doi.org/10.1094/PDIS-05-21-0939-RE>

- [30] Yoshimura, S., Umehara, Y., Kurata, N., *et al.* (1996) Identification of a YAC Clone Carrying the Xa-1 Allele, a Bacterial Blight Resistance Gene in Rice. *Theoretical and Applied Genetics*, **93**, 117-122. <https://doi.org/10.1007/s001220050256>
- [31] Zhang, B., Zhang, H., Li, F., *et al.* (2020) Multiple Alleles Encoding Atypical NLRs with Unique Central Tandem Repeats in Rice Confer Resistance to *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*. *Plant Communications*, **1**, Article ID: 100088. <https://doi.org/10.1016/j.xplc.2020.100088>
- [32] Yoshimura, S., Yoshimura, A., Iwata, N., *et al.* (1995) Tagging and Combining Bacterial Blight Resistance Genes in Rice Using RAPD and RFLP Markers. *Molecular Breeding*, **1**, 375-387. <https://doi.org/10.1007/BF01248415>
- [33] Peng, K., Zhang, H. and Zhang, Q. (1998) A BAC Library Constructed to the Rice Cultivar. *Acta Botanica Sinica*, **40**, 1108-1114.
- [34] Li, H.J., Li, X.H., Xiao, J.H., *et al.* (2012) Ortholog Alleles at Xa3/Xa26 Locus Confer Conserved Race-Specific Resistance against *Xanthomonas oryzae* in Rice. *Molecular Plant*, **5**, 281-290. <https://doi.org/10.1093/mp/sss079>
- [35] Cao, Y., Duan, L., Li, H., *et al.* (2007) Functional Analysis of Xa3/Xa26 Family Members in Rice Resistance to *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*. *Theoretical and Applied Genetics*, **115**, 887-895. <https://doi.org/10.1007/s00122-007-0615-0>
- [36] Padmavati, M., Sakthivel, N., Thara, K.V., *et al.* (1997) Differential Sensitivity of Rice Pathogens to Growth Inhibition by Flavonoids. *Phytochemistry*, **46**, 499-502. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(97\)00325-7](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(97)00325-7)
- [37] Amante-Bordeos, A., Sitch, L.A., Nelson, R., *et al.* (1992) Transfer of Bacterial Blight and Blast Resistance from the Tetraploid Wild Rice *Oryza minuta* to Cultivated Rice, *Oryza sativa*. *Theoretical and Applied Genetics*, **84**, 345-354. <https://doi.org/10.1007/BF00229493>
- [38] Lee, K.S., Rasabandith, S., Angeles, E.R., *et al.* (2003) Inheritance of Resistance to Bacterial Blight in 21 Cultivars of Rice. *Phytopathology*, **93**, 147-152. <https://doi.org/10.1094/PHYTO.2003.93.2.147>
- [39] Hu, K., Cao, J., Zhang, J., *et al.* (2017) Improvement of Multiple Agronomic Traits by a Disease Resistance Gene via Cell Wall Reinforcement. *Nature Plants*, **3**, Article No. 17009. <https://doi.org/10.1038/nplants.2017.9>
- [40] Blair, M.W., Garris, A.J., Iyer, A.S., *et al.* (2003) High Resolution Genetic Mapping and Candidate Gene Identification at the Xa5 Locus for Bacterial Blight Resistance in Rice (*Oryza sativa* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, **107**, 62-73. <https://doi.org/10.1007/s00122-003-1231-2>
- [41] Li, Z.K., Luo, L.J., Mei, H.W., *et al.* (1999) A "Defeated" Rice Resistance Gene Acts as a QTL against a Virulent Strain of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*. *Molecular and General Genetics*, **261**, 58-63. <https://doi.org/10.1007/s004380050941>
- [42] Iyer-Pascuzzi, A.S., Jiang, H., Huang, L., *et al.* (2008) Genetic and Functional Characterization of the Rice Bacterial Blight Disease Resistance Gene Xa5. *Phytopathology*, **98**, 289-295. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-98-3-0289>
- [43] Sidhu, G.S., Khush, G.S. and Mew, T.W. (1978) Genetic Analysis of Bacterial Blight Resistance in Seventy-Four Cultivars of Rice, *Oryza sativa* L. *Theoretical and Applied Genetics*, **53**, 105-111. <https://doi.org/10.1007/BF00272687>
- [44] Kaji, R.O.T. (1995) Identification of the Located Chromosome of the Resistance Gene, Xa-7, to Bacterial Leaf Blight in Rice. *Breeding Science*, **45**, 79.
- [45] Porter, B.W., Chittoor, J.M., Yano, M., *et al.* (2003) Development and Mapping of Markers Linked to the Rice Bacterial Blight Resistance Gene Xa7. *Crop Science*, **43**, 1484-1492. <https://doi.org/10.2135/cropsci2003.1484>
- [46] Chen, S., Huang, Z., Zeng, L., *et al.* (2008) High-Resolution Mapping and Gene Prediction of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* Resistance Gene Xa7. *Molecular Breeding*, **22**, 433-441. <https://doi.org/10.1007/s11032-008-9187-1>
- [47] Vera Cruz, C.M., Bai, J., Ona, I., *et al.* (2000) Predicting Durability of a Disease Resistance Gene Based on an Assessment of the Fitness Loss and Epidemiological Consequences of Avirulence Gene Mutation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **97**, 13500-13505. <https://doi.org/10.1073/pnas.250271997>
- [48] Webb, K.M., Oña, I., Bai, J., *et al.* (2010) A Benefit of High Temperature: Increased Effectiveness of a Rice Bacterial Blight Disease Resistance Gene. *The New Phytologist*, **185**, 568-576. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03076.x>
- [49] Cohen, S.P., Liu, H., Argueso, C.T., *et al.* (2017) RNA-Seq Analysis Reveals Insight into Enhanced Rice Xa7-Mediated Bacterial Blight Resistance at High Temperature. *PLOS ONE*, **12**, E0187625. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0187625>
- [50] Yoshimura, A., Mew, T., Khush, G.S., *et al.* (1983) Inheritance of Resistance to Bacterial Blight in Rice Cultivar Cas 209. *Phytopathology*, **73**, 1409-1412. <https://doi.org/10.1094/Phyto-73-1409>
- [51] Gu, K., Sangha, J.S., Li, Y., *et al.* (2008) High-Resolution Genetic Mapping of Bacterial Blight Resistance Gene Xa10. *Theoretical and Applied Genetics*, **116**, 155-163. <https://doi.org/10.1007/s00122-007-0655-5>

- [52] Antony, G., Zhou, J., Huang, S., *et al.* (2010) Rice Xa13 Recessive Resistance to Bacterial Blight Is Defeated by Induction of the Disease Susceptibility Gene Os-11N3. *Plant Cell*, **22**, 3864-3876. <https://doi.org/10.1105/tpc.110.078964>
- [53] Yuan, M., Chu, Z., Li, X., *et al.* (2009) Pathogen-Induced Expressional Loss of Function Is the Key Factor in Race-Specific Bacterial Resistance Conferred by a Recessive R Gene Xa13 in Rice. *Plant and Cell Physiology*, **50**, 947-955. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcp046>
- [54] Yuan, M., Chu, Z., Li, X., *et al.* (2010) The Bacterial Pathogen *Xanthomonas oryzae* Overcomes Rice Defenses by Regulating Host Copper Redistribution. *Plant Cell*, **22**, 3164-3176. <https://doi.org/10.1105/tpc.110.078022>
- [55] Yuan, M. and Wang, S. (2013) Rice MtN3/Saliva/SWEET Family Genes and Their Homologs in Cellular Organisms. *Molecular Plant*, **6**, 665-674. <https://doi.org/10.1093/mp/sst035>
- [56] Khush, G.S.B.E. and Ogawa, T. (1990) A New Gene for Resistance to Bacterial Blight from *O. longistaminata*. *Rice Genetics Newsletter*, **7**, 121-122.
- [57] Ronald, P.C., Albano, B., Tabien, R., *et al.* (1992) Genetic and Physical Analysis of the Rice Bacterial Blight Disease Resistance Locus, Xa21. *Molecular and General Genetics MGG*, **236**, 113-120. <https://doi.org/10.1007/BF00279649>
- [58] Wang, G.L., Ruan, D.L., Song, W.Y., *et al.* (1998) Xa21D Encodes a Receptor-Like Molecule with a Leucine-Rich Repeat Domain That Determines Race-Specific Recognition and Is Subject to Adaptive Evolution. *Plant Cell*, **10**, 765-779. <https://doi.org/10.1105/tpc.10.5.765>
- [59] Park, C.J., Lee, S.W., Chern, M., *et al.* (2010) Ectopic Expression of Rice Xa21 Overcomes Developmentally Controlled Resistance to *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*. *Plant Science*, **179**, 466-471. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2010.07.008>
- [60] Zhang, J., Li, X., Jiang, G., *et al.* (2006) Pyramiding of Xa7 and Xa21 for the Improvement of Disease Resistance to Bacterial Blight in Hybrid Rice. *Plant Breeding*, **125**, 600-605. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2006.01281.x>
- [61] Zhao, J., Fu, J., Li, X., *et al.* (2009) Dissection of the Factors Affecting Development-Controlled and Race-Specific Disease Resistance Conferred by Leucine-Rich Repeat Receptor Kinase-Type R Genes in Rice. *Theoretical and Applied Genetics*, **119**, 231-239. <https://doi.org/10.1007/s00122-009-1032-3>
- [62] Pruitt, R.N., Schwessinger, B., Joe, A., *et al.* (2015) The Rice Immune Receptor XA21 Recognizes a Tyrosine-Sulfated Protein from a Gram-Negative Bacterium. *Science Advances*, **1**, e1500245. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1500245>
- [63] Xu, W.H., Wang, Y.S., Liu, G.Z., *et al.* (2006) The Autophosphorylated Ser686, Thr688, and Ser689 Residues in the Intracellular Juxtamembrane Domain of XA21 Are Implicated in Stability Control of Rice Receptor-Like Kinase. *The Plant Journal*, **45**, 740-751. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2005.02638.x>
- [64] Wang, Y.S., Pi, L.Y., Chen, X., *et al.* (2006) Rice XA21 Binding Protein 3 Is a Ubiquitin Ligase Required for Full Xa21-Mediated Disease Resistance. *Plant Cell*, **18**, 3635-3646. <https://doi.org/10.1105/tpc.106.046730>
- [65] Peng, Y., Bartley, L.E., Canlas, P., *et al.* (2010) OsWRKY IIa Transcription Factors Modulate Rice Innate Immunity. *Rice*, **3**, 36-42. <https://doi.org/10.1007/s12284-010-9039-6>
- [66] Peng, Y., Bartley, L.E., Chen, X., *et al.* (2008) OsWRKY62 Is a Negative Regulator of Basal and Xa21-Mediated Defense against *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* in Rice. *Molecular Plant*, **1**, 446-458. <https://doi.org/10.1093/mp/ssn024>
- [67] Chen, X., Chern, M., Canlas, P.E., *et al.* (2010) An ATPase Promotes Autophosphorylation of the Pattern Recognition Receptor XA21 and Inhibits XA21-Mediated Immunity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **107**, 8029-8034. <https://doi.org/10.1073/pnas.0912311107>
- [68] 李定琴, 钟巧芳, 曾民, 等. 水稻抗白叶枯病基因定位、克隆及利用研究进展[J]. 中国稻米, 2017, 23(5): 19-27.
- [69] Zhang, Q., Wang, C.L., Zhao, K.J., *et al.* (2002) Development of Near-Isogenic Line CBB23 with a New Resistance Gene to Bacterial Blight in Rice and Its Application. *Chinese Journal of Rice Science*, **16**, 206-210.
- [70] Chen, H., Wang, S. and Zhang, Q. (2002) New Gene for Bacterial Blight Resistance in Rice Located on Chromosome 12 Identified from Minghui 63, an Elite Restorer Line. *Phytopathology*, **92**, 750-754. <https://doi.org/10.1094/PHYTO.2002.92.7.750>
- [71] Römer, P., Recht, S., Strauß, T., *et al.* (2010) Promoter Elements of Rice Susceptibility Genes Are Bound and Activated by Specific TAL Effectors from the Bacterial Blight Pathogen, *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*. *New Phytologist*, **187**, 1048-1057. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03217.x>
- [72] Zhou, J., Peng, Z., Long, J., *et al.* (2015) Gene Targeting by the TAL Effector PthXo2 Reveals Cryptic Resistance Gene for Bacterial Blight of Rice. *The Plant Journal*, **82**, 632-643. <https://doi.org/10.1111/tbj.12838>
- [73] Gu, K., Tian, D., Yang, F., *et al.* (2004) High-Resolution Genetic Mapping of Xa27(T), a New Bacterial Blight Resistance Gene in Rice, *Oryza sativa* L. *Theoretical and Applied Genetics*, **108**, 800-807. <https://doi.org/10.1007/s00122-003-1491-x>
- [74] Wu, L., Goh, M.L., Sreekala, C., *et al.* (2008) XA27 Depends on an Amino-Terminal Signal-Anchor-Like Sequence to

- Localize to the Apoplast for Resistance to *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*. *Plant Physiologist*, **148**, 1497-1509. <https://doi.org/10.1104/pp.108.123356>
- [75] Yu, Y., Streubel, J., Balzergue, S., *et al.* (2011) Colonization of Rice Leaf Blades by an African Strain of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* Depends on a New TAL Effector That Induces the Rice Nodulin-3 Os11N3 Gene. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, **24**, 1102-1113. <https://doi.org/10.1094/MPMI-11-10-0254>
- [76] Streubel, J., Pesce, C., Hutin, M., *et al.* (2013) Five Phylogenetically Close Rice SWEET Genes Confer TAL Effector-Mediated Susceptibility to *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*. *New Phytologist*, **200**, 808-819. <https://doi.org/10.1111/nph.12411>
- [77] Ji, Z., Ji, C., Liu, B., *et al.* (2016) Interfering TAL Effectors of *Xanthomonas oryzae* Neutralize R-Gene-Mediated Plant Disease Resistance. *Nature Communications*, **7**, Article No. 13435. <https://doi.org/10.1038/ncomms13435>
- [78] Zhang, B., Zhang, H., Li, F., *et al.* (2020) Multiple Alleles Encoding Atypical NLRs with Unique Central Tandem Repeats in Rice Confer Resistance to *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*. *Plant Communications*, **1**, Article ID: 100088. <https://doi.org/10.1016/j.xplc.2020.100088>
- [79] 毛凌华, 聂元元, 李瑶, 等. 水稻白叶枯病抗性基因及其分子标记辅助选择育种研究进展[J]. 江西农业学报, 2011, 23(8): 115-117.
- [80] 薛庆中, 张能义, 熊兆飞, 等. 应用分子标记辅助选择培育抗白叶枯病水稻恢复系[J]. 浙江农业大学学报, 1998, 24(6): 19-20.
- [81] 兰艳荣, 王俊义, 王戈, 等. 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[J]. 中国水稻科学, 2011, 20(4): 310-313.
- [82] 郑家团, 涂诗航, 张建福, 等. 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.
- [83] 夏志辉, 赵显峰, 范海阔, 等. 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.
- [84] 范宏环, 王林友, 张礼霞, 等. 通过分子标记辅助选择技术选育携有水稻白叶枯病抗性基因 Xa23 的水稻株系[J]. 中国水稻科学, 2011, 25(3): 331-334.
- [85] 杨德卫, 叶宁, 叶新福, 等. 分子标记辅助选择 Xa23 基因改良早稻恢复系白叶枯病抗性研究[J]. 福建农业学报, 2015, 30(4): 351-356.
- [86] 汤翠凤, 樊传章, 徐福荣, 等. 采用 SSR 标记辅助选育具有 Xa22(T)的云南高原粳稻新种质[J]. 分子植物育种, 2005, 3(2): 173-178.
- [87] Ellur, R.K., Khanna, A., Yadav, A., *et al.* (2016) Improvement of Basmati Rice Varieties for Resistance to Blast and Bacterial Blight Diseases Using Marker Assisted Backcross Breeding. *Plant Science*, **242**, 330-341. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2015.08.020>
- [88] 罗彦长, 吴爽, 王守海, 等. 聚合抗稻白叶枯病双基因三系不育系 R106A 的选育研究[J]. 中国农业科学, 2005, 38(11): 14-21.
- [89] Yugander, A., Sundaram, R.M., Singh, K., *et al.* (2018) Improved Versions of Rice Maintainer Line, APMS 6B, Possessing Two Resistance Genes, Xa21 and Xa38, Exhibit High Level of Resistance to Bacterial Blight Disease. *Molecular Breeding*, **38**, Article No. 100. <https://doi.org/10.1007/s11032-018-0853-7>
- [90] Singh, S., Sidhu, J.S., Huang, N., *et al.* (2001) Pyramiding Three Bacterial Blight Resistance Genes (Xa5, Xa13 and Xa21) Using Marker-Assisted Selection into Indica Rice Cultivar PR106. *Theoretical and Applied Genetics*, **102**, 1011-1015. <https://doi.org/10.1007/s001220000495>
- [91] Pradhan, S.K., Nayak, D.K., Mohanty, S., *et al.* (2015) Pyramiding of Three Bacterial Blight Resistance Genes for Broad-Spectrum Resistance in Deepwater Rice Variety, Jalmagna. *Rice*, **8**, Article No. 19. <https://doi.org/10.1186/s12284-015-0051-8>
- [92] Ramalingam, J., Savitha, P., Alagarasan, G., *et al.* (2017) Functional Marker Assisted Improvement of Stable Cytoplasmic Male Sterile Lines of Rice for Bacterial Blight Resistance. *Frontiers in Plant Science*, **8**, Article No. 1131. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01131>
- [93] Luo, Y., Sangha, J.S., Wang, S., *et al.* (2012) Marker-Assisted Breeding of Xa4, Xa21 and Xa27 in the Restorer Lines of Hybrid Rice for Broad-Spectrum and Enhanced Disease Resistance to Bacterial Blight. *Molecular Breeding*, **30**, 1601-1610. <https://doi.org/10.1007/s11032-012-9742-7>
- [94] Suh, J.P., Jeung, J.U., Noh, T.H., *et al.* (2013) Development of Breeding Lines with Three Pyramided Resistance Genes That Confer Broad-Spectrum Bacterial Blight Resistance and Their Molecular Analysis in Rice. *Rice*, **6**, Article No. 5. <https://doi.org/10.1186/1939-8433-6-5>
- [95] 邓其明, 周宇燊, 蒋昭雪, 等. 白叶枯病抗性基因 Xa21、Xa4 和 Xa23 的聚合及其效应分析[J]. 作物学报, 2005,

- 31(9): 1241-1246.
- [96] Huang, B., Xu, J.Y., Hou, M.S., *et al.* (2012) Introgression of Bacterial Blight Resistance Genes Xa7, Xa21, Xa22 and Xa23 into Hybrid Rice Restorer Lines by Molecular Marker-Assisted Selection. *Euphytica*, **187**, 449-459. <https://doi.org/10.1007/s10681-012-0758-1>
- [97] Dokku, P., Das, K.M. and Rao, G.J.N. (2013) Pyramiding of Four Resistance Genes of Bacterial Blight in Tapaswini, an Elite Rice Cultivar, Through Marker-Assisted Selection. *Euphytica*, **192**, 87-96. <https://doi.org/10.1007/s10681-013-0878-2>
- [98] Hsu, Y.C., Chiu, C.H., Yap, R., *et al.* (2020) Pyramiding Bacterial Blight Resistance Genes in Tainung82 for Broad-Spectrum Resistance Using Marker-Assisted Selection. *International Journal of Molecular Sciences*, **21**, Article No. 1281. <https://doi.org/10.3390/ijms21041281>
- [99] 黄大年, 朱冰, 杨炜, 等. 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:生命科学, 1997, 27(1): 55-62.
- [100] 虞玲锦, 张国良, 丁秀文, 等. 水稻抗白叶枯病基因及其应用研究进展[J]. 植物生理学报, 2012, 48(3): 223-231.
- [101] Zhai, W., Li, X., Tian, W., *et al.* (2000) Introduction of a Rice Blight Resistance Gene, Xa21, into Five Chinese Rice Varieties through an Agrobacterium-Mediated System. *Science in China Series C: Life Sciences*, **43**, 361-368. <https://doi.org/10.1007/BF02879300>
- [102] 夏志辉, 刘鹏程, 高利芬, 等. 水稻无选择标记 Xa21 转基因系 CX8621 的获得与遗传分析[J]. 中国水稻科学, 2016, 30(1): 10-16.
- [103] 张小红, 王春连, 李桂芬, 等. 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.
- [104] Hassan, M.M., Zhang, Y., Yuan, G., *et al.* (2021) Construct Design for CRISPR/Cas-Based Genome Editing in Plants. *Trends in Plant Science*, **26**, 1133-1152. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2021.06.015>
- [105] Zhang, Y., Yu, Q., Gao, S., *et al.* (2022) Disruption of the Primary Salicylic Acid Hydroxylases in Rice Enhances Broad-Spectrum Resistance against Pathogens. *Plant Cell and Environment*, **45**, 2211-2225. <https://doi.org/10.1111/pce.14328>
- [106] Li, C., Li, W., Zhou, Z., *et al.* (2020) A New Rice Breeding Method: CRISPR/Cas9 System Editing of the Xa13 Promoter to Cultivate Transgene-Free Bacterial Blight-Resistant Rice. *Plant Biotechnology Journal*, **18**, 313-315. <https://doi.org/10.1111/pbi.13217>
- [107] Xu, Z., Xu, X., Gong, Q., *et al.* (2019) Engineering Broad-Spectrum Bacterial Blight Resistance by Simultaneously Disrupting Variable TALE-Binding Elements of Multiple Susceptibility Genes in Rice. *Molecular Plant*, **12**, 1434-1446. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2019.08.006>