



综述 Reviews

水稻白叶枯病抗性基因研究进展

彭小群, 王梦龙*

惠州学院生命科学学院, 广东惠州516007

*通信作者(wml0824@126.com)

摘要: 水稻(*Oryza sativa*)的生长发育受各种病害的影响, 由革兰氏阴性菌稻黄单胞菌(*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*, *Xoo*)所引起的白叶枯病是影响水稻产量最严重的细菌病害之一。传统的方法很难防治白叶枯病, 而应用白叶枯病抗性基因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。本论文对当前已克隆的16个白叶枯病抗性基因进行了分类和功能概述, 重点阐述第一个被克隆的抗白叶枯病数量性状基因*NBS8R*以及具有高抗、广谱、持久和耐热的*Xa7*基因, 同时也对白叶枯病抗性育种方法的应用进行了概述。最后, 本综述对当前白叶枯病抗性基因育种存在的问题及解决措施作出展望。

关键词: 水稻; 细菌病害; 白叶枯病; 抗性基因

Research advances on resistance genes to bacterial blight disease in rice

PENG Xiaoqun, WANG Menglong*

School of Life Sciences, Huizhou University, Huizhou, Guangdong 516007, China

*Corresponding author (wml0824@126.com)

Abstract: The growth and development of rice are affected by various diseases. Bacterial blight caused by the *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* (*Xoo*) is one of the most serious bacterial disease affecting rice yield. Traditional methods are difficult to control bacterial blight. The application of bacterial blight resistance gene is the most effective, economical and environment-safe method in current agricultural production. In this review, we described the classification and biological functions of sixteen cloned bacterial blight resistance genes, and emphasized on the first cloned quantitative gene *NBS8R* as well as the *Xa7* with high resistance, broad spectrum, persistence and heat resistance. In addition, the application of bacterial blight resistance breeding methods was also summarized. Finally, we proposed the current problems and solutions for bacterial blight resistance gene breeding.

Key words: rice; bacterial disease; bacterial blight; resistance gene

水稻(*Oryza sativa*)是世界上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(Ainsworth 2008)。水稻生产经常受到细菌或真菌病害的影响, 其中由革兰氏阴性菌稻黄单胞菌(*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*, *Xoo*)引起的白叶枯病(bacterial blight)

收稿
资助

2021-08-22 修定 2021-11-01

广东省自然科学基金(2021A1515011041)、中国博士后科学基金(2019M652938)、惠州市科技计划项目(2021SC01-0502003)、惠州学院自主创新能力提升计划项目(HZU-202023)和惠州学院教授/博士启动项目(2020JB070和2020JB064)。

是水稻中最严重的细菌病害之一, 严重制约着水稻的产量。水稻感染白叶枯病后, 通常减产达10%~30%, 严重的可达50%以上, 甚至颗粒无收(Liu等2014; 冯爱卿等2020)。

白叶枯病的发病范围较为广泛, 目前世界七大洲中除南极洲外, 其余各大洲均有发现, 其中尤以亚洲地区的中国、日本和印度受到该病害的影响最为严重(李定琴等2017; Naqvi 2019)。传统使用化学药剂对白叶枯病的防治效果较差, 花费成本高, 且过多使用化学农药也会对环境造成极大的污染和破坏。育种实践证明挖掘并应用白叶枯病抗性基因培育抗性水稻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(Lee等2011; 李定琴等2017; 陈复旦等2020)。随着生物技术和分子生物学的不断发展, 一些新的白叶枯病抗性基因被克隆。本综述将系统对白叶枯病抗性基因的功能研究及应用进行阐述, 进一步增进我们对水稻白叶枯病及其抗性基因的认识和了解。

1 水稻中已克隆的白叶枯病抗性基因

植物为了抵抗病原菌的入侵, 形成了自身的多层免疫系统。在细胞表面, 类受体激酶或类受体蛋白作为识别受体具有识别病原菌相关分子模式(pathogen-associated molecular patterns, PAMPs)的功能, 可激发植物的第一层免疫反应, 即PTI (PAMPs-triggered immunity)。然而, 病原菌可通过向植物细胞内分泌效应物(effector)来抑制PTI反应。在与病原菌的共进化过程中, 植物又进化出抗性(resistance, R)蛋白, 通过直接或间接感知特定病原菌的效应物触发第二层免疫反应, 即ETI (effector-triggered immunity) (Couto和Zipfel 2016), 也被称为“基因-对-基因”抗病。ETI反应通常伴随有活性氧的爆发和超敏反应等(Spoel和Dong 2012; Withers和Dong 2017)。在过去的20年里, 植物与病原菌的互作受到众多研究者的关注, 并由此展开了一系列的研究。

水稻与Xoo的相互作用为典型的植物与病原菌互作。经过众多白叶枯病研究者的努力, 一些水稻白叶枯病抗性基因相继被鉴定。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在46个以上, 其中16个已被克隆, 包括*Xa21* (Song等1995)、*Xa1* (Yoshimura等1996)、*xa5* (Blair等2003)、*Xa3/Xa26* (Sun等2004)、*Xa27* (Gu等2005)、*xa13* (Chu等2006a)、*xa25* (Liu等2011)、*Xa10* (Tian等2014)、*xa41(t)* (Hutin等2015)、*Xa23* (Wang等2015)、*Xa4* (Hu等2017)、*Xa2* (Ji等2020)、*Xa14* (Ji等2020)、*Xa45(t)* (Ji等2020)、*NBS8R* (Jiang等2020)和*Xa7* (Chen等2021; Luo等2021) (表1)。

2 白叶枯病抗性基因分类

在已被克隆的白叶枯病抗性基因中, *Xa21*、*Xa1*、*Xa3/Xa26*、*Xa27*、*Xa10*、*Xa23*、*Xa4*、*Xa2*、*Xa14*、*Xa45(t)*、*NBS8R*和*Xa7*属于显性抗病基因, 而*xa5*、*xa13*、*xa25*和*xa41(t)*属于隐性抗病基因。相对于其他植物病害的抗性基因, 白叶枯病抗性基因所编码蛋白类型较为丰富, 根据蛋白结构和抗病机理的不同, 以上所克隆的白叶枯病抗性基因主要可以分为5类: (1) *Xa1*、*Xa2*、*Xa14*、*Xa45(t)*和*NBS8R*编码NLR蛋白; (2) *Xa21*、*Xa3/Xa26*和*Xa4*编码激酶蛋白; (3) *xa13*、*xa25*和*xa41(t)*编码SWEET蛋白; (4) *Xa10*、*Xa23*、*Xa27*和*Xa7*编码Executor蛋白; (5) *xa5*编码其他蛋白(图1)。

2.1 NLR类

*Xa1*基因编码NBS-LRR类蛋白, 含核苷酸结合位点(nucleotide binding site, NBS)和亮氨酸重复序列(leucine rich repeats, LRRs), 可抗白叶枯病菌日本I类生理小种(T1) (Yoshimura等1996)。Yoshimura等(1998)研究发现*Xa1*的表达受病原菌和损伤的诱导, 提示植物对病原菌抗性的增强可能与*Xa1*基因表达量的增加有关。

Xa2、*Xa14*和*Xa45(t)*是*Xa1*的等位R基因, 广泛存在于不同水稻品种中, 参与抗白叶枯病。*Xa1*蛋白与*Xa2*、*Xa14*和*Xa45(t)*之间的差异主要是C末端串联重复氨基酸残基序列数目的不同。iTALEs (interfering TALEs)是TALEs (transcription activator-like effectors)的突变形式, 其C末端被缩短, 可抑制*Xa1*等位R基因介导的抗病性(Ji等2020)。

*NBS8R*是第一个被克隆的抗白叶枯菌的数量性状6基因座基因, 它编码一种NB-ARC蛋白, 参与

表1 水稻中已克隆白叶枯病抗性基因
Table 1 The cloned bacterial blight resistance genes in rice

基因	鉴别菌株	供体品种	参考文献
<i>Xa21</i>	菲律宾小种1/2/4/6	长药野生稻	Song等1995; Xu等2006; Pruitt等2015
<i>Xa1</i>	T7174	‘黄玉’ ‘Java14’	Yoshimura等1996, 1998
<i>xa5</i>	菲律宾小种1/2	‘DZ192’ ‘Ir1545-339’	Blair等2003; Iyer和McCouch 2004; Iyer-Pascuzzi等2008
<i>Xa3/Xa26</i>	JL691	‘早生爱国3’ ‘明恢63’等	Sun等2004; 徐嵩杰2006
<i>Xa27</i>	菲律宾小种6	小粒野生稻	Gu等2005
<i>xa13</i>	菲律宾小种1/2/4/6	‘BJ1’	Chu等2006a, b; Yuan等2010
<i>xa25</i>	菲律宾小种9	‘明恢63’	Liu等2011
<i>Xa10</i>	PXO99A	‘Cas209’	Tian等2014
<i>xa41(t)</i>	—	短舌野生稻	Hutin等2015
<i>Xa23</i>	菲律宾小种6	普通野生稻	Wang等2015
<i>Xa4</i>	菲律宾小种1/4/5	‘TKM-6’ ‘IR20’ ‘IR22’	Hu等2017
<i>Xa2</i>	T7174	‘Rantai Emas 2’	Ji等2020
<i>Xa14</i>	菲律宾小种3/5	‘TN1’	Ji等2020
<i>Xa45(t)</i>	—	印度野生稻	Ji等2020
<i>NBS8R</i>	菲律宾菌株PXO86	‘NIP’	Jiang等2020
<i>Xa7</i>	菲律宾菌株PXO61	‘Zhen-hui 084’ ‘IRBB7’	Chen等2021; Luo等2021

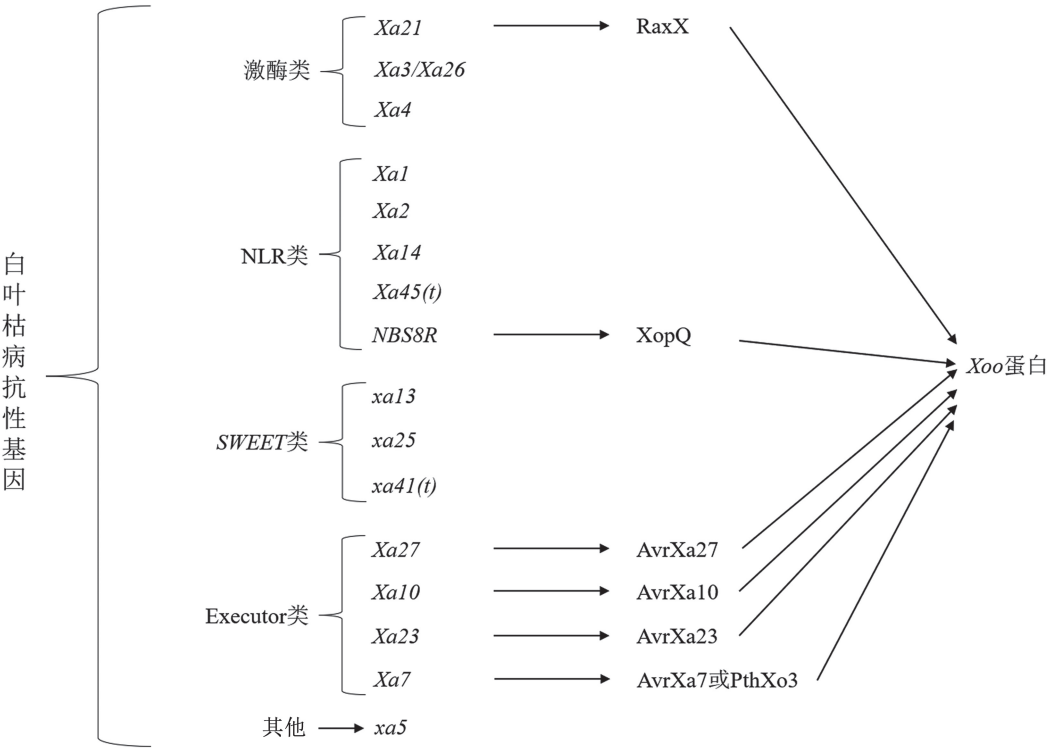


图1 白叶枯病抗性基因及对应Xoo蛋白
Fig. 1 Bacterial blight resistance genes and corresponding Xoo proteins

PTI反应。*NBS8R*的表达受非TAL (transcription activator-like)效应子XopQ触发的Osa-miR1876他通过DNA甲基化来调控。对野生稻和栽培稻品种的*NBS8R*序列进行分析,发现*NBS8R*的5' UTR中的Osa-miR1876结合位点是偶然插入的;并且该位点和Osa-miR1876在整个进化过程中都发生了变异。*NBS8R*和XopQ触发的Osa-miR1876之间的相互作用部分与经典的植物天然免疫“Z”字模型保持一致,表明数量性状基因座基因可能也遵循该模型来参与调控天然免疫反应或基础性抗病(Jiang等2020)。

2.2 激酶类

*Xa21*是第一个被克隆的白叶枯病抗性基因,来自于野生稻,它的编码产物是一个由1 025个氨基酸组成的类受体蛋白激酶。该蛋白含亮氨酸重复序列(leucine rich repeats, LRRs)区和丝氨酸/苏氨酸激酶(serine/threonine kinase, STK)区,与植物的抗病功能直接相关。*Xa21*的LRRs区由23个完全不同的LRR组成,参与蛋白与蛋白的互作,并与Xoo识别相关;而激酶区与信号转导有关(Song等1995)。*Xa21*的激酶区含有自磷酸化位点Ser686、Thr688和Ser689,突变其中任何一个位点都会导致突变体的抗病能力显著下降,证明这三个位点的磷酸化对于*Xa21*介导的抗病反应至关重要(Xu等2006)。Pruitt等(2015)研究发现Xoo蛋白RaxX对于*Xa21*所介导的免疫反应的激活是必需的。

*Xa3/Xa26*基因编码区全长3 309 bp,中间含一个105 bp的内含子,其编码产物为LRR受体激酶,与*Xa21*结构相似,含胞外LRR结构域、跨膜区和激酶结构域。*Xa3/Xa26*基因编码蛋白含1 103个氨基酸,其N端包含有26个不完全的LRR区,主要作用是识别特异性病原物,然后通过信号转导激发抗病反应(Sun等2004)。徐嵩杰(2006)研究发现,*Xa3/Xa26*编码蛋白与*Xa21*编码蛋白的同源性很高,然而对*Xa3/Xa26*进行体外自磷酸化检测,未发现自磷酸化现象。这说明*Xa3/Xa26*可能通过不同的激酶激活途径完成抗病信号的转导。

*Xa4*编码一种细胞壁相关激酶。在不影响粮食产量的情况下,*Xa4*可通过促进纤维素合成和抑

制细胞壁松弛来增强细胞壁,从而改善多种重要的农艺性状。*Xa4*对细胞壁的强化可能增强了水稻植株对细菌侵染的抵抗力(Hu等2017)。

2.3 SWEET基因类

*xa13*不仅影响植物的抗病,还参与植物的花粉发育调控。*xa13*编码一个具有307个氨基酸的SWEET蛋白,定位于质膜上。*xa13*与其显性等位基因*Xa13*仅在启动子上存在差异,抗菲律宾小种6。从感病品种‘IR24’中鉴定出的显性等位基因*Xa13*,如果抑制其表达,不但能增加对菲律宾小种6的抗性,同时也会导致水稻雄性不育(Chu等2006a, b)。Yuan等(2010)研究发现白叶枯病菌通过激活*Xa13*基因表达,可调控铜在水稻体内的重新分布;而铜离子不仅是植物中必不可少的微量元素,也是杀虫剂的主要成分之一,能够抑制Xoo的生长。研究发现*Xa13*蛋白可通过与COPT1和COPT5在细胞膜上共同作用,促进木质部导管中铜的移除,使得白叶枯病菌在导管中快速繁殖和传播,从而造成水稻病害。

*xa25*由Liu等(2011)克隆,属于隐性抗病基因,编码SWEET蛋白,与其显性等位基因编码蛋白产物只有8个氨基酸的差异,对菲律宾小种9具有专一抗性。当*xa25*与其显性等位基因*Xa25*同时存在于同一水稻品种中时,其表达抗性会被削弱。

*xa41(t)*也属于隐性抗病基因,同样编码SWEET蛋白,对白叶枯病具有广谱抗性。与其显性等位基因*Xa41*相比,*xa41(t)*的启动子区域存在18个碱基缺失,导致启动子与TALE蛋白的结合出现差错,从而使基因的诱导表达降低,最终使得水稻抗白叶枯病(Hutin等2015)。

2.4 Executor类

*Xa27*基因来源于野生稻,由Gu等(2005)通过图位克隆方法分离得到。在无毒基因*avrXa27*的编码产物诱导下,*Xa27*基因会编码产生一个由113个氨基酸组成、含有 α -螺旋结构域的蛋白产物。尽管*Xa27*抗病等位基因和感病等位基因编码相同的蛋白,但只有在水稻接种了含*avrXa27*的病原菌后,抗病等位基因才表达,说明*Xa27*基因是小种特异性的,符合“基因-对-基因”学说(Gu等2005)。

*Xa10*是一个TALE依赖性*R*基因, 它的启动子区域包含有TALE蛋白Avr*Xa10*的结合元件。Avr*Xa10*特异性诱导*Xa10*的表达, 而*Xa10*的表达会诱导水稻的细胞程序性死亡(Tian等2014)。*Xa10*编码的XA10蛋白以六聚体的形式定位在内质网上, 与内质网中的Ca²⁺流失有关。XA10突变会导致植物的细胞程序性死亡、Ca²⁺流失和抗病等功能丧失。这些结果表明, XA10可能是一种可诱导的内在终止蛋白, 通过破坏内质网和细胞中Ca²⁺的稳态来触发细胞程序性的死亡(Tian等2014)。

*Xa23*是在野生稻中鉴定到的新*R*基因, 对白叶枯病具有广泛的抗性。*Xa23*编码的蛋白含113个氨基酸, 与XA10具有50%左右的同源性。与*Xa10*不同, *Xa23*的转录特异性被Avr*Xa23*激活, 而Avr*Xa23*是一个TALE蛋白, 在所有的*Xoo*分离株中都检测有存在。此外, 隐性等位基因*xa23*与*Xa23*具有相同的开放阅读框, 但在启动子区域缺乏Avr*Xa23*的结合元件(Wang等2015)。

*Xa7*是最新克隆到的一个白叶枯病抗性基因, 该基因具有高抗、广谱、持久和耐热等特征(Chen等2021; Luo等2021)。*Xa7*的表达受Avr*Xa7*或PthXo3效应子的诱导, 且温度越高, *Xa7*的诱导表达速度会越快。过表达*Xa7*或共转*Xa7*和*avrXa7*可导致植物产生超敏反应。在没有*Xoo*处理的条件下, 组成型表达*Xa7*会激活植物的防御反应, 同时也会抑制转基因植物的生长(Chen等2021)。

2.5 其他类

*xa5*是一个隐性抗病基因, 编码一个由106个氨基酸组成的蛋白产物, 该蛋白产物是一个转录因子IIA的γ亚基(TFIIAγ)。通过比较水稻抗病品种‘IRBB5’与水稻感病品种‘IR24’的TFIIAγ5, 发现存在2个碱基的差异导致一个氨基酸的改变(缬氨酸变成谷氨酸), 从而影响了植物的抗病性; 进一步研究发现该碱基差异在其他抗病与感病品种中也广泛存在(Blair等2003; Iyer和McCouch 2004)。Iyer-Pascuzzi等(2008)研究发现*xa5*介导的隐性抗病反应是抑制了病原菌的转移而不是限制病原菌的增殖。

*Xoo*与水稻存在相互作用, 水稻中的抗病*R*基因可被*Xoo*蛋白特异性识别调控, 而这些可识别*R*

基因的*Xoo*蛋白又可分为TAL蛋白和非TAL蛋白两类, 它们主要通过III型分泌系统进入植物细胞(Galán和Collmer 1999; Zhang等2015; 陈功友等2019)。迄今为止, 只有*Xa21*、*Xa27*、*Xa10*、*Xa23*、*NBS8R*和*Xa7*白叶枯病抗性基因的对应*Xoo*蛋白被研究报道(图1), 其中*Xa27*、*Xa10*、*Xa23*和*Xa7*基因所对应的*Xoo*蛋白为TAL蛋白, 而*Xa21*和*NBS8R*基因对应的*Xoo*蛋白属于非TAL蛋白。这些*Xoo*蛋白通过与*R*基因相互作用来激发病抗性。

3 数量性状基因*NBS8R*介导的白叶枯病抗性

植物抗病的遗传基础是多样的, 通常由少数主效基因或多个数量性状控制位点(quantitative trait loci, QTL)控制(Corwin和Kliebenstein 2017)。水稻白叶枯病抗性基因主要分为介导质量性状抗性的主效抗病基因和控制数量性状抗性的微效多基因(Li等1999; Mew 1987)。其中主效抗病基因可赋予水稻更高水平的抗性, 但该抗性可能会由于新的致病小种的出现而被破坏, 或是由于多数主效抗病基因影响生长发育而导致难以直接应用于抗病育种实践(Khan等2014); 而单个QTL的效果虽比单个主效抗病基因的效果要小, 但多个QTLs可以结合在一起产生广谱的抗性, 最终产生持久的抗病能力(Kou和Wang 2010)。因此, 数量性状位点基因介导的抗病性对水稻育种可能更为重要。截止目前, 在水稻中有超过400个QTLs报道与抗病有关, 其中36个QTLs与白叶枯病相关(Jiang等2020)。

为鉴定和克隆白叶枯病QTL抗性基因, Jiang等(2020)利用‘Nipponbare (NIP)’和‘Kasalath (KAS)’品种构建了98个BILs (backcrossed inbred lines), 并分别对它们接种PXO86, 发现‘NIP’对PXO86具有中等抗性, 而‘KAS’是感病的。通过对接种PXO86后的‘NIP’和‘KAS’叶片病斑长度进行统计分析, 发现病斑呈连续分布, 表明叶片病斑长度性状由数量性状位点控制; 进一步研究得出该白叶枯病抗性表型由*qBLL8*数量性状位点控制, 并经图位克隆得到数量性状位点基因*Os08g42930*, 命名为*NBS8*。通过比较‘NIP’和‘KAS’中*NBS8*基因的序列差异, 发现存在20个SNP位点。在‘KAS’中, *Os08g-42930*基因被命名为*NBS8S*, 由于该基因编码区第

15个SNP位点由C变成T, 形成终止密码子, 导致所编码蛋白的C端缺失34个氨基酸, 易感染白叶枯病; 相对应的在‘NIP’中的*Os08g42930*基因被命名为*NBS8R*, 对白叶枯病菌具有抗性, 表明C端的34个氨基酸对植物抗白叶枯病菌至关重要。*NBS8R*是第一个克隆到的抗白叶枯病QTL基因, 参与PAMPs介导的PTI反应(Jiang等2020)。*NBS8*在正常情况下处于低水平表达, 用PXO86处理后, 其在‘KAS’中的表达量显著增加, 但在‘NIP’中其表达量几乎不变。经研究发现, *NBS8*的5' UTR具有Osa-miR1876结合位点, 第3个SNP位点位于该结合区内, Osa-miR1876的表达受PXO86诱导。由于第3个SNP的原因, 相比于Osa-miR1876与*NBS8R*的5' UTR互补配对, Osa-miR1876与*NBS8S*的5' UTR存在G:U错配, 暗示*NBS8*在‘KAS’和‘NIP’中存在不同转录后调控水平。进一步研究发现*NBS8*与Osa-miR1876的结合区附近136 bp范围内存在胞嘧啶甲基化, 且在‘KAS’中的甲基化水平低于‘NIP’。这些结果提示*NBS8R*的抗病性是由Osa-miR1876所介导的甲基化来调控。通过对‘NIP’进行不同生物/非生物胁迫处理, 发现*NBS8R*和Osa-miR1876具有不同的响应模式, 其中*NBS8R*以PTI的形式发挥功能, 而Osa-miR1876则通过ETI的方式来抑制*NBS8R*的表达。对TAL和非TAL效应子进行系统分析, 发现XopQ可诱导Osa-miR1876表达, 最终抑制*NBS8R*所介导的PTI反应。这些结果表明, *NBS8R*的表达受XopQ诱导的Osa-miR1876通过甲基化进行调控, 最终调控白叶枯病抗性。*NBS8R*参与白叶枯病抗性的实验证据表明数量性状基因在介导白叶枯病抗性方面也极其重要。

4 主效基因Xa7介导的白叶枯病抗性

*Xa7*的研究始于20世纪70年代, 最早在水稻栽培品种‘DV85’中被发现(Sidhu等1978)。*Xa7*属于显性*R*基因, 对白叶枯病菌具有高抗、广谱和持久抗性(Vera Cruz等2000; White和Yang 2009; Zhang等2015)。在过去几十年中, *Xa7*基因一直备受研究者关注。尽管*Xa7*基因发现较早, 但其定位和克隆却经历了漫长过程, 主要原因在于该抗病遗传位点的序列与参考基因组完全不同, 导致国际上许多

实验室在*Xa7*基因的分离鉴定上一直未获成功(Chen等2021)。1995年, Kaji和Ogawa (1995)将*Xa7*基因定位在107.5 cm的范围内; Porter等(2003)通过利用水稻白叶枯病抗病品种‘IRBB7’, 将*Xa7*基因缩至2.7 cm的区间; Chen等(2008)根据粳稻品种‘NIP’的参考基因组将*Xa7*基因定位于6号染色体的118.5 kb的区间内。后来又经过众多研究者的努力, 最终由Chen等(2021)和Luo等(2021)两个不同研究团队同时成功定位克隆*Xa7*基因。

早期的实验证据表明*Xa7*对白叶枯病菌具有广谱抗性, 不仅抗几乎所有的日本小种或亚种, 同时也抗多种菲律宾小种(Ogawa等1991)。相比主效抗病基因*Xa4*和*Xa10*, *Xa7*具有更持久的水稻白叶枯病菌抗性(Vera Cruz等2000)。*AvrXa7*是由*Xoo*基因*avrXa7*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(Hopkins等1992; Yang等2000), 同时, *AvrXa7*还可与*OsSWEET14*启动子上的TALE结合元件(TALE-binding elements, EBE)结合, 诱导*OsSWEET14*基因的表达, 导致水稻感病(Antony等2010)。*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(Chen等2021)。综合以上, *AvrXa7*和PthXo3 2个TALE蛋白对*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, 但还有待更多的实验证明。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, 而大多数其他*R*基因却相反(Webb等2010; Cohen等2017; Dossa等2020)。目前还不清楚高温条件下*R*基因丧失抗性的具体机制。不同温度处理实验发现, 高温条件下*Xoo*可诱导*Xa7*基因更快更高表达, 推测其可能提前激活并增强水稻对*Xoo*的防御反应(Chen等2021)。

5 白叶枯病抗性基因在育种上的应用

白叶枯病抗性基因的鉴定、定位和克隆取得的成果促进了水稻抗白叶枯病的分子育种研究。白叶枯病抗性基因的利用方式主要有单基因和多基因2种, 并且主要通过分子标记辅助选择和转基因

因2种方法进行抗白叶枯病育种。近几年,随着基因编辑技术的发展和不断完善,基因编辑育种开始得到应用。目前,在杂交稻抗病育种上应用较多的基因有*Xa4*、*Xa21*和*Xa23*等(Balachiranjeevi等2018)。在我国,种植的杂交稻中大多含有*Xa4*基因,其次是*Xa21*和*Xa23*基因,并且利用这三个基因选育出了其他许多抗病品种(陈析丰等2020)。

5.1 分子标记辅助选择育种

分子标记辅助选择育种是通过分析与目标基因紧密连锁的分子标记的基因型,借助分子标记对目标性状基因型进行选择的方法。分子标记辅助选择育种是目前应用较为广泛的育种方法,该方法既不受环境条件的限制,也不受病原菌生理小种的影响,可大大缩短选育抗白叶枯病水稻品种的时间。目前使用的辅助选择分子标记主要有SSR (simple sequence repeats) 标记、SNP (single nucleotide polymorphism) 标记、InDel (insertion/deletion) 标记、STS (sequence tagged site) 标记、CAPs (cleaved amplified polymorphic sequences) 标记和功能性标记。

分子标记辅助选择可分为单基因和多基因聚合育种2种类型。薛庆中等(1998)利用分子标记辅助选择法,选出含有*Xa21*基因的供体亲本‘IRBB21’,然后通过与‘明恢63’‘密阳46’等感病恢复系杂交或回交,获得了具有抗白叶枯病的改良恢复系,并进一步筛选出具有抗白叶枯病的杂交水稻新组合。郑家团等(2009)利用分子标记辅助选择,选育出许多携带*Xa23*基因的抗白叶枯病水稻品种或材料。Ellur等(2016)也通过分子标记辅助选择,在印度香米品种‘PB1121’和‘PB6’中成功导入*xa13*和*Xa21*基因,提高了它们对白叶枯病的抗性。除单基因选择育种外,还有不同抗白叶枯病基因的聚合育种,包括二基因、三基因和四基因的聚合,主要目的是增强抗性和拓宽抗谱。Yoshimura等(1995)利用分子标记辅助选择技术成功培育*xa5/Xa4*聚合系;Yugander等(2018)通过分子标记辅助选择方法,成功将*Xa21*和*Xa38*基因导入恢复系‘APMS 6B’中,使‘APMS 6B’表现出白叶枯病菌高抗表型,同时也保留了原有的农艺性状。Singh等(2001)和Pradhan等(2015)通过分子标记辅助选择技术,成功将*xa5*、

*xa13*和*Xa21* 3个基因分别聚合于籼稻品种‘PR106’和‘Jalmagna’中,显著提高了它们对白叶枯病的抗性。Luo等(2012)通过分子标记辅助选择法将*Xa21*、*Xa27*和*Xa4*基因聚合到水稻恢复系‘XH2431’中,成功获得了*Xa21/Xa27/Xa4*的聚合材料,使其对白叶枯病具有广谱抗性和强抗性;Ramalingam等(2017)通过分子标记辅助选择方法,以含有*xa5*、*xa13*和*Xa21*基因的‘IRBB60’为供体亲本,成功将*xa5*、*xa13*和*Xa21*三基因聚合于细胞质雄性不育保持系‘CO 2B’、‘CO 23B’和‘CO 24B’中,为开发新的、适应性广泛的杂交水稻新品种提供基础。Dokku等(2013)通过分子标记辅助选择技术也成功将4个白叶枯病基因*Xa21*、*xa5*、*xa13*和*Xa4*聚合到栽培稻‘Tapaswini’中。最新的研究报道Hsu等(2020)利用分子标记辅助选择技术成功选育出含有*Xa4*、*xa5*、*Xa7*、*xa13*和*Xa21* 5个基因的粳稻品种‘Tainung82’,不仅大大提高了该品种对白叶枯病的抗性,还保持了其原有的高产和优良品质。

相对于多基因抗病育种,单基因抗病育种较为简单。但由于大多数情况下单基因的抗病能力较弱,且抗病谱窄,利用分子标记辅助选择方法选择具有广谱且持久抗性的主效基因,以及通过多基因聚合筛选抗病育种材料已成为当前较为普遍的抗病育种方式。尽管分子标记辅助选择育种应用较广,但也面临诸多问题:(1)分子标记选择辅助育种需要可靠的QTL位点以及与之相匹配的标记系统;(2)抗性基因导入受体材料后可能会影响受体材料的农艺性状;(3)费用相对较高等。未来有望通过解决以上问题使分子标记辅助选择方法更广泛高效地应用于水稻抗病育种中。

5.2 转基因育种

转基因育种是指利用遗传转化技术将一个或多个目标基因整合到受体基因组中,从而使受体材料获得相应改良特征的方法。该方法在一定层面上可有效地解决传统育种中籼-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。例如,*Xa21*对水稻白叶枯病菌具有广谱抗性,转育性较强,而目前的一些主要栽培品种均不携带该基因,因此可通过转基因的方法将*Xa21*转化到多个水稻材料中(虞玲锦等2012)。黄大年

等(1997)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。Zhai等(2000)利用转基因方法将*Xa21*转入到不同水稻品种中, 都获得了对白叶枯病具有抗性的转基因植株。张小红等(2008)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, 但转基因育种应用极少, 但利用该方法获得的水稻属于转基因水稻, 到目前为止转基因水稻尚未得到批准使用。

5.3 基因编辑育种

最近的研究发现通过基因编辑手段同时对*SWEET*家族基因*OsSWEET11*、*OsSWEET13*和*OsSWEET14*的启动子进行编辑, 可使后代植株对白叶枯病具有广谱性抗性(Xu等2019)。*SWEET*属于一类糖转运基因, 其表达时水稻易感染白叶枯病。已知*Xoo*可分泌TALE蛋白, 该类蛋白可通过III型分泌系统进入细胞中, 并可进一步结合到*SWEET*基因启动子的效应子结合元件(TALE-binding elements, EBE)部位, 从而激活*SWEET*基因的表达, 最终引起糖分积累, 使得水稻感病。而EBE上核苷酸的改变会影响TALE蛋白与EBE的结合, 导致基因的表达发生变化, 因此可通过基因编辑方法对目标基因的启动子进行编辑, 最终获得具有白叶枯病抗性的水稻品种(Xu等2019; Oliva等2019; Wang等2020; Wei等2021; Ni等2021)。该研究表明可通过基因编辑改变感病基因的表达来创造抗白叶枯病水稻种质, 拥有广阔的应用前景。

6 研究展望

白叶枯病是水稻三大传统病害之一, 严重制约着水稻的产量。虽然化学农药对防治水稻白叶枯病具有一定效果, 但是会造成环境污染和生态破坏等问题, 并且使用农药也会导致生产成本增加。此外, 农药的长期使用以及病菌小种的变异性, 也会使得病原菌产生耐药性, 因此, 利用抗病基因培育抗病品种是防治水稻白叶枯病最经济、有效的方法, 且不会造成环境污染。虽然到目前为止已发掘的白叶枯病抗性基因超过46个, 其中16个已

被克隆, 但这些抗病基因大多数存在抗谱狭窄或抗性不足等缺点, 导致在实际生产中利用的抗病基因并不多。为了解决这些问题, 一方面可通过不断挖掘新的抗白叶枯病基因, 尤其是一些具有广谱抗性的基因, 阐明它们参与抗病的分子机理, 最终应用于农业生产; 另一方面可采用多基因聚合育种的办法, 同时将多个白叶枯病抗性基因聚合到同一品种, 从而选育出具有广谱抗性的水稻品种。此外, 利用基因编辑技术创制出具有广谱抗性的水稻品种也是未来值得研究的方向之一。

参考文献(References)

- Ainsworth EA (2008). Rice production in a changing climate: a meta-analysis of responses to elevated carbon dioxide and elevated ozone concentration. *Glob Change Biol*, 14: 1642–1650
- 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
- Balachiranjeevi CH, Naik SB, Kumar VA, et al (2018). Marker-assisted pyramiding of two major, broad-spectrum bacterial blight resistance genes, *Xa21* and *Xa33* into an elite maintainer line of rice, DRR17B. *PLOS One*, 13: e0201271
- Blair MW, Garriss AJ, Iyer AS, et al (2003). High resolution genetic mapping and candidate gene identification at the *xa5* locus for bacterial blight resistance in rice (*Oryza sativa* L.). *Theor Appl Genet*, 107: 62–73
- Chen FD, Yan BX, He ZH (2020). Mechanisms of disease resistance to bacterial blight and perspectives of molecular breeding in rice. *Plant Physiol J*, 56: 2533–2542 (in Chinese with English abstract) [陈复旦, 颜丙霄, 何祖华 (2020). 水稻白叶枯病抗病机制与抗病育种展望. *植物生理学报*, 56: 2533–2542]
- Chen GY, Xu ZY, Yang YY, et al (2019). Classification of pathotypes of Chinese *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* and resistance breeding strategies for bacterial blight. *J Shanghai Jiaotong Univ (Agric Sci)*, 37: 67–73 (in Chinese with English abstract) [陈功友, 徐正银, 杨阳阳等 (2019). 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. *上海交通大学学报(农业科学版)*, 37: 67–73]
- Chen S, Huang Z, Zeng L, et al (2008). High-resolution mapping and gene prediction of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* resistance gene *Xa7*. *Mol Breed*, 22: 433–441
- 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 Commun*, 2: 100143
- Chen XF, Mei L, Ji ZD, et al (2020). Exploration of new bacterial-blight resistance genes from rice landrace resources in China. *J Zhejiang Norm Univ (Nat Sci)*, 43: 8–12 (in Chinese with English abstract) [陈析丰, 梅乐, 冀占东等 (2020). 中国稻种资源中新抗白叶枯病基因的发掘. 浙江师范大学学报(自然科学版), 43: 8–12]
- Chu Z, Fu B, Yang H, et al (2006a). Targeting *xa13*, a recessive gene for bacterial blight resistance in rice. *Theor Appl Genet*, 112: 455–461
- Chu Z, Yuan M, Yao J, et al (2006b). Promoter mutations of an essential gene for pollen development result in disease resistance in rice. *Genes Dev*, 20: 1250–1255
- Cohen SP, Liu H, Argueso CT, et al (2017). RNA-Seq analysis reveals insight into enhanced rice *Xa7*-mediated bacterial blight resistance at high temperature. *PLOS One*, 12: e0187625
- Corwin JA, Kliebenstein DJ (2017). Quantitative resistance: more than just perception of a pathogen. *Plant Cell*, 29: 655–665
- Couto D, Zipfel C (2016). Regulation of pattern recognition receptor signalling in plants. *Nat Rev Immunol*, 16: 537–552
- Dokku P, Das KM, Rao GJN (2013). Pyramiding of four resistance genes of bacterial blight in Tapaswini, an elite rice cultivar, through marker-assisted selection. *Euphytica*, 192: 87–96
- Dossa GS, Quibod I, Atienza-Grande G, et al (2020). Rice pyramided line IRBB67 (*Xa4/Xa7*) homeostasis under combined stress of high temperature and bacterial blight. *Sci Rep*, 10: 683
- Ellur RK, 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 Sci*, 242: 330–341
- Feng AQ, Chen S, Wang CY, et al (2020). Evaluation on the control efficacy of seven fungicides against rice bacterial blight. *Plant Prot*, 46: 282–286 (in Chinese with English abstract) [冯爱卿, 陈深, 汪聪颖等 (2020). 7种杀菌剂对水稻白叶枯病防效评价. 植物保护, 46: 282–286]
- Galán JE, Collmer A (1999). Type III secretion machines: bacterial devices for protein delivery into host cells. *Science*, 284: 1322–1328
- 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
- Hopkins CM, White FF, Choi SH, et al (1992). Identification of a family of avirulence genes from *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*. *Mol Plant Microbe Interact*, 5: 451–459
- Hsu YC, Chiu CH, Yap R, et al (2020). Pyramiding bacterial blight resistance genes in ‘Tainung82’ for broad-spectrum resistance using marker-assisted selection. *Int J Mol Sci*, 21: 1281
- Hu K, Cao J, Zhang J, et al (2017). Improvement of multiple agronomic traits by a disease resistance gene via cell wall reinforcement. *Nat Plants*, 3: 17009
- Huang DN, Zhu B, Yang W, et al (1997). Identification of antimicrobial peptide *B* gene introduced into rice and transgenic plant. *Sci China (Ser C)*, 21: 55–62 (in Chinese with English abstract) [黄大年, 朱冰, 杨炜等 (1997). 抗菌肽B基因导入水稻及转基因植株的鉴定. 中国科学(C辑), 21: 55–62]
- 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. *Plant J*, 84: 694–703
- Iyer AS, McCouch SR (2004). The rice bacterial blight resistance gene *xa5* encodes a novel form of disease resistance. *Mol Plant Microbe Interact*, 17: 1348–1354
- Iyer-Pascuzzi AS, Jiang H, Huang L, et al (2008). Genetic and functional characterization of the rice bacterial blight disease resistance gene *xa5*. *Phytopathology*, 98: 289–295
- Ji C, Ji Z, Liu B, et al (2020). *Xa1* allelic *R* genes activate rice blight resistance suppressed by interfering TAL effectors. *Plant Commun*, 1: 10008
- Jiang G, Liu D, Yin D, et al (2020). A rice NBS-ARC gene conferring quantitative resistance to bacterial blight is regulated by a pathogen effector-induced miRNA. *Mol Plant*, 13: 1752–1767
- Kaji R, Ogawa T (1995). Identification of the located chromosome of the resistance gene, *Xa7*, to bacterial leaf blight in rice. *Breeding Sci*, 45: 79
- Khan MA, Naeem M, Iqbal M (2014). Breeding approaches for bacterial leaf blight resistance in rice (*Oryza sativa* L.), current status and future directions. *Eur J Plant Pathol*, 139: 27–37
- Kou Y, Wang S (2010). Broad-spectrum and durability: understanding of quantitative disease resistance. *Curr Opin Plant Biol*, 13: 181–185
- Lee SW, Han M, Park CJ, et al (2011) The molecular mechanisms of rice resistance to the bacterial blight pathogen, *Xanthomonas oryzae* pathovar *oryzae*. In: Kader DM (ed). *Advances in Botanical Research*. Vol 60. San Diego: Academic Press, 51–87
- Li DQ, Zhong QF, Zeng M, et al (2017). Progress in mapping, cloning and application of resistance genes to bacterial blight disease in rice. *China Rice*, 23: 19–27 (in Chinese with English abstract) [李定琴, 钟巧芳, 曾民等 (2017).

- 水稻抗白叶枯病基因定位、克隆及利用研究进展. 中国稻米, 23: 19–27]
- Li ZK, Luo LJ, Mei HW, et al (1999). A “defeated” rice resistance gene acts as a QTL against a virulent strain of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*. Mol Gen Genet, 261: 58–63
- 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 Environ, 34: 1958–1969
- Liu W, Liu J, Triplett L, et al (2014). Novel insights into rice innate immunity against bacterial and fungal pathogens. Annu Rev Phytopathol, 52: 213–241
- Luo D, Huguet-Tapia JC, Raborn RT, et al (2021). The *Xa7* resistance gene guards the susceptibility gene *SWEET14* of rice against exploitation by bacterial blight pathogen. Plant Commun, 2: 100164
- Luo Y, Sangha JS, 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. Mol Breed, 30: 1601–1610
- Mew TW (1987). Current status and future prospects of research on bacterial blight of rice. Annu Rev Phytopathol, 25: 359–382
- Naqvi SAH (2019). Bacterial leaf blight of rice: an overview of epidemiology and management with special reference to Indian sub-continent. Pak J Agric Res, 32: 359
- Ni Z, Cao Y, Jin X, et al (2021). Engineering resistance to bacterial blight and bacterial leaf streak in rice. Rice (N Y), 14: 38
- Ogawa T, Yamaoto T, Khush G, et al (1991). Breeding of near-isogenic lines of rice with single genes for resistance to bacterial blight pathogen (*Xanthomonas campestris* pv. *oryzae*). Jap J Breed, 41: 523–529
- Oliva R, Ji C, Atienza-Grande G, et al (2019). Broad-spectrum resistance to bacterial blight in rice using genome editing. Nat Biotechnol, 37: 1344–1350
- Porter BW, Chittoor JM, Yano M, et al (2003). Development and mapping of markers linked to the rice bacterial blight resistance gene *Xa7*. Crop Sci, 43: 1484–1492
- Pradhan SK, Nayak DK, Mohanty S, et al (2015). Pyramiding of three bacterial blight resistance genes for broad-spectrum resistance in deep water rice variety, Jalmagna. Rice (N Y), 8: 51
- Pruitt RN, Schwessinger B, Joe A, et al (2015). The rice immune receptor XA21 recognizes a tyrosine-sulfated protein from a Gram-negative bacterium. Sci Adv, 1: e1500245
- 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. Front Plant Sci, 8: 1131
- Sidhu GS, Khush GS, Mew TW (1978). Genetic analysis of bacterial blight resistance in seventy-four cultivars of rice, *Oryza sativa* L. Theor Appl Genet, 53: 105–111
- Singh S, Sidhu JS, Huang N, et al (2001). Pyramiding three bacterial blight resistance genes (*xa5*, *xa13* and *xa21*) using marker-assisted selection into indica rice cultivar “PR106”. Theor Appl Genet, 102: 1011–1015
- Song WY, Wang GL, Chen LL, et al (1995). A receptor kinase-like protein encoded by the rice disease resistance gene, *Xa21*. Science, 270: 1804–1806
- Spoel SH, Dong X (2012). How do plants achieve immunity? Defence without specialized immune cells. Nat Rev Immunol, 12: 89–100
- 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. Plant J, 37: 517–527
- 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
- Vera Cruz CM, 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. Proc Natl Acad Sci USA, 97: 13500–13505
- Wang C, Zhang X, Fan Y, et al (2015). XA23 is an executor R protein and confers broad-spectrum disease resistance in rice. Mol Plant, 8: 290–302
- Wang J, Ning Y, Gentzel IN, et al (2020). Achieving broad-spectrum resistance against rice bacterial blight through targeted promoter editing and pathogen population monitoring. aBIOTECH, 1: 119–122
- Webb KM, Oña I, Bai J, et al (2010). A benefit of high temperature: increased effectiveness of a rice bacterial blight disease resistance gene. New Phytol, 185: 568–576
- Wei Z, Abdelrahman M, Gao Y, et al (2021). Engineering broad-Spectrum resistance to bacterial blight by CRISPR/Cas9-mediated precise homology directed repair in rice. Mol Plant, 14: 1215–1218
- White FF, Yang B (2009). Host and pathogen factors controlling the rice-*Xanthomonas oryzae* interaction. Plant Physiol, 150: 1677–1686
- Withers J, Dong X (2017). Post-translational regulation of plant immunity. Curr Opin Plant Biol, 38: 124–132
- Xu SJ (2006). Expressional and biochemical characterization of rice disease resistance (dissertation). Wuhan: Huazhong Agricultural University (in Chinese with English abstract) [徐嵩杰(2006). 水稻抗病基因*Xa3/Xa26*

- 家族的表达和生化分析(学位论文). 武汉: 华中农业大学]
- Xu WH, Wang YS, Liu GZ, 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. *Plant J*, 45: 740–751
- 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. *Mol Plant*, 12: 1434–1446
- Xue QZ, Zhang NY, Xiong ZF, et al (1998). The development of the rice restorer lines with the resistance of the bacterial blight disease by the marker assisted selection. *J Zhejiang Agric Univ*, 24: 581–582 (in Chinese with English abstract) [薛庆中, 张能义, 熊兆飞等(1998). 应用分子标记辅助选择培育抗白叶枯病水稻恢复系. 浙江农业大学学报, 24: 581–582]
- Yang B, Zhu W, Johnson LB, et al (2000). The virulence factor AvrXa7 of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* is a type III secretion pathway-dependent nuclear-localized double-stranded DNA-binding protein. *Proc Natl Acad Sci USA*, 97: 9807–9812
- 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. *Theor Appl Genet*, 93: 117–122
- Yoshimura S, Yamanouchi U, Katayose Y, et al (1998). Expression of *Xa1*, a bacterial blight-resistance gene in rice, is induced by bacterial inoculation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 95: 1663–1668
- Yoshimura S, Yoshimura A, Iwata N, et al (1995). Tagging and combining bacterial blight resistance genes in rice using PAPD and RLFP markers. *Mol Breed*, 1: 375–387
- Yu LJ, Zhang GL, Ding XW, et al (2012). Progress in identification and application of resistance genes to bacterial blight. *Plant Physiol J*, 48: 223–231 (in Chinese with English abstract) [虞玲锦, 张国良, 丁秀文等(2012). 水稻抗白叶枯病基因及其应用研究进展. 植物生理学报, 48: 223–231]
- 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
- Yugander A, Sundaram RM, 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. *Mol Breeding*, 38: 100
- 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. *Sci China C Life Sci*, 43: 361–368
- Zhang J, Yin Z, White F (2015). TAL effectors and the executor *R* genes. *Front Plant Sci*, 6: 641
- Zhang XH, Wang CL, Li GF, et al (2008). Genetic analysis on bacterial blight resistance of *Xa23*-transgenic rice. *Acta Agron Sin*, 34: 1679–1687 (in Chinese with English abstract) [张小红, 王春连, 李桂芬等(2008). 转 $Xa23$ 基因水稻的白叶枯病抗性及其遗传分析. 作物学报, 34: 1679–1687]
- Zheng JT, Tu SH, Zhang JF, et al (2009). Breeding of restorer lines of hybrid rice with bacterial blight resistance gene *Xa23* by using marker-assisted selection. *Chin J Rice Sci*, 2: 437–439 (in Chinese with English abstract) [郑家团, 涂诗航, 张建福等(2009). 含白叶枯病抗性基因 $Xa23$ 水稻恢复系的分子标记辅助选育. 中国水稻科学, 23: 437–439]