

水稻对白叶枯病和细菌性条斑病的 抗性遗传研究进展

许美容^{1,2}, 周永力¹, 黎志康¹

(¹中国农业科学院作物科学研究所/农作物基因资源与基因改良重大科学工程, 北京 100081;

²华南农业大学资源环境学院, 广州 510642)

摘要: 水稻白叶枯病和水稻细菌性条斑病是由稻黄单胞细菌(*Xanthomonas oryzae*)不同致病变种引起的两种最重要的水稻细菌性病害。发掘和利用抗性基因, 培育抗病品种是防治这两种病害的最有效手段之一。本文分别综述了这两种高度相关的病害的抗性遗传研究进展, 包括已发掘和利用的主效抗性基因特点及目前国内外对这两种病害的抗性 QTL 定位研究进展, 为水稻抗白叶枯病和细菌性条斑病育种研究提供有用信息。

关键词: 水稻; 白叶枯病; 细菌性条斑病; 抗性遗传

Research Advances in on Resistance Genetics of Rice Bacterial Blight and Bacterial Leaf Streak

XU Mei-rong^{1,2}, ZHOU Yong-li¹, LI Zhi-kang¹

(¹ National Key Facility for Crop Gene Resources and Genetic Improvement / Institute of Crop Sciences,

Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081; ² College of Resources
and Environment, South China Agricultural University, Guangzhou 510642)

Abstract: *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* (*Xoo*) and *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzicola* (*Xoc*) are two highly related pathogens of rice (*Oryza sativa* L.) that cause bacterial leaf blight (BB) and bacterial leaf streak (BLS), respectively, which constrain rice production in many Asian and African regions. Developing resistant cultivars has been the most effective approach to control BB and BLS. In this study, we reviewed the advances on identification of the main effect resistance genes and quantitative resistance loci to the two diseases, which will provide useful information for further improvement of resistance to both bacterial diseases.

Key words: Rice; Bacterial blight; Bacterial leaf streak; Resistance genetics

水稻是中国和其他许多国家的主要粮食作物。由 *Xanthomonas. oryzae* pv. *oryzicola* (*Xoo*) 引起的白叶枯病和由 *X. oryzae* pv. *oryzae* (*Xoc*) 引起的细菌性条斑病(细条病)是水稻生产中危害严重的两种细菌性病害。在我国的华南、华中和华东、东南亚稻区及非洲稻区危害严重,且在适宜的环境条件下这两大病害常同时大面积发生,危害严重^[1-2]。*Xoo* 和

Xoc 亲缘关系相近,但是它们的致病方式不同;前者通过侵入维管束组织致病,后者则在水稻叶肉薄壁组织中增殖^[3]。

白叶枯病菌与水稻抗病基因之间存在典型的特异性互作,培育和种植抗病品种是防治水稻白叶枯病最有效的手段之一。虽然 *Xoc* 与 *Xoo* 亲缘关系相近,但是水稻在细菌性条斑病抗性改良方面进展缓

收稿日期:2011-08-04 修回日期:2011-10-08

基金项目:比尔-梅琳达盖茨基金(BMGF):(Grant ID#51587)

作者简介:许美容,博士,研究方向为分子植物病理学。E-mail: mrxu12345@126.com

通讯作者:周永力,研究员,研究方向为水稻抗病分子遗传与分子育种。E-mail: zhouyl@caas.net.cn

黎志康,研究员,研究方向为水稻分子育种与功能基因组学。E-mail: zhkli@yahoo.com.cn

慢,其主要原因是水稻对 *Xoc* 的抗性由多基因控制。本文着重综述了这两大水稻细菌性病害的抗性研究基础和进展,并对其研究前景作了展望。

1 水稻白叶枯病抗性研究

1.1 水稻白叶枯病抗性遗传基础

1967年,Washio等^[4]用具有一定抗性的亲本与感病品种杂交构建的群体接种白叶枯病菌,认为其抗性遗传符合多基因遗传模式,对于低水平的数量抗性不宜在早期时代进行选择。Horino等^[5]发现,一些IRRI的品种,如IR28与感病品种丰锦(Toyonishiki)杂交的 F_2 群体对I和II两个小种的表型分布表现双峰分离,而对另3个小种表型表现正态偏右的连续分布,证实水稻对白叶枯病菌存在质量和数量抗性,并推断数量抗性无小种专业化性。对Kinmaze/IR26杂交产生的5个群体进行研究,证明IR26对所有I~V日本小种均表现小种专业化抗性,对 F_2 群体进行筛选表明单株选择在育种中的有效性及IR26对5个小种的数量抗性具有较高的遗传力^[6]。类似地,Yoshimura等^[7]发现携带1个隐性基因 $xa5$ 的品种IR545与感病品种杂交后对菲律宾小种PX061、PX086及PX079的表型由1个隐性基因控制,而 F_2 对4号小种的病斑分布呈双峰分布且偏离抗病或感病亲本与该基因的纯合与否相关,说明该隐性主效基因具有多效性。Koch等^[8]较系统地研究了携带 $Xa4$ 等位基因的4个品种(系)与感病品种杂交后配制半双列杂交, F_1 表现感病超亲; F_2 接种高毒性的菲律宾小种PX099后一半株系病斑长度显著地大于中亲值,较之 F_1 病斑长度显著超亲且偏右;进而比较了来自 F_2 的抗、感株系及 F_3 抗、感家系,证实 F_2 家系选择比 F_2 单株选择更有效;在中等抗性亲本组合的后代中发现大量抗性超亲的株系,表明感病品种也携带数量性状遗传因子。

我国对水稻抗白叶枯病数量抗性遗传研究相对较晚。万建民等^[9]用4个白叶枯病菌中国代表性小种接种已感病南粳33,与另8个粳稻品种配制的杂交稻组合,进行多个世代连续分析,发现多数组合的抗性由主基因控制,少数组合对特定的菌株抗性由多基因控制。章显光等^[10]利用4个分别为高感、中感、中抗和抗白叶枯病的粳稻品种配制的组合,分析了6个世代的遗传规律,发现晚粳品种对中国 Xoo 代表菌株KS6-6和浙-173的抗性为不完全隐性遗传,加性变异和显性变异并存。王建设等^[11]报道1个显性抗病基因 $Xa7$ 控制的群

体对白叶枯病的抗性由主基因为主和多基因为辅所控制。杨长登等^[12]采用对浙-173中抗的品种五丰占二号与中感的品种中早14和另一高感品种蜀恢162杂交代制群体,发现微效多基因控制的中抗品种与感病品种杂交后回交的群体的抗性水平具有一定程度的提高。

1.2 水稻白叶枯病抗性基因

1982-1987年,日本热带农业研究中心(TARC)和国际水稻研究所(IRRI)通过研讨创建了国际水稻白叶枯病抗性鉴别系统。目前已经鉴定到35个水稻白叶枯病抗性基因,其中有25个是显性基因(Xa)9个为隐性基因(xa), $Xa27$ 为半显性基因;15个具有全生育期抗性, $Xa7$ 、 $xa8$ 、 $Xa11$ 、 $Xa12$ 、 $Xa15$ 、 $Xa16$ 、 $Xa17$ 、 $Xa18$ 、 $xa19$ 、 $xa20$ 、 $Xa22$ 、 $Xa25$ 、 $Xa26$ 、 $Xa27$ 、 $xa28$ 及 $Xa29$ 等16个是成株抗性基因。7个基因已被克隆,21个已被定位(表1),多个基因成簇分布在11号染色体上。近5年定位的新基因包括 $Xa31(t)$ ^[13]、 $Xa32(t)$ ^[14]、 $Xa33(t)$ ^[15]、 $xa34(t)$ ^[16]和 $xa36(t)$ ^[17]。

克隆的7个基因包括 $Xa1$ 、 $Xa3$ 、 $xa5$ 、 $xa13$ 、 $Xa21$ 、 $Xa26$ 和 $Xa27$ 。 $Xa21$ 和 $Xa26$ 属于RLK(receptor like kinase, RLK)亚族,前者是具有胞外、胞膜和胞内结构域的激酶^[18],后者与 $Xa21$ 类似,与 $Xa3$ 位于相同座位^[19]; $Xa1$ 属于NBS-LRR结构蛋白,在细胞质中作用^[20]; $Xa27$ 为T3 TAL效应子所诱导,被定位于膜和细胞壁上^[21]; $xa5$ 是TFIIA转录因子复合物的一个小基元,位于核内^[22]; $xa13$ 属于nodulin 3家族,作用于胞膜上,相应的无毒基因是 $PthXo1$ ^[23]。已克隆的无毒基因包括 $avrXa1$ 、 $avrXa2$ 、 $avrXa3$ 、 $avrXa4$ 、 $avrxa5$ 、 $avrXa7$ 、 $avrXa10$ 、 $ax21(avrXa21)$ 和 $avrXa27$ 。

在已鉴定的水稻白叶枯病抗性基因中全生育期表达、容易利用的广谱抗性基因有限。20世纪70年代至今发现 $Xa21$ 、 $Xa23$ 、 $Xa3$ 、 $Xa4$ 、 $xa5$ 、 $xa13$ 与 $xa24t$ 的抗谱较广,生产中主要利用的基因包括 $Xa3$ 、 $Xa4$ 、 $Xa7$ 、 $Xa21$ 和 $Xa23$ 等。抗病基因聚合在很大程度上能提高抗性水平,拓宽抗谱,延长品种的使用寿命。1995年,Yoshimura等^[24]就用RAPD和RFLP两种标记相结合的方法聚合了 $Xa4 + xa5$ 、 $Xa4 + Xa10$ 的株系,聚合纯系的抗谱明显更广。近年Zhou等^[25]用分子标记辅助选择和转基因结合的方法在籼稻品种绿油占中聚合了对白叶枯病具有广谱抗性的 $Xa23$ 基因和水稻细条病非寄主抗性基因 $Rxo1$ 。

表 1 水稻白叶枯病的抗病基因

Table 1 Information on R genes for rice bacterial blight and their relative Avr genes

抗病基因	来源	染色体	克隆	连锁标记	鉴别菌株
R gene	Source	Chr.	Cloning	Linked marker	Identification strains
<i>Xa1</i>	Kogyoku, Java14	4	Yes ^[20]	C600 (0cM), XNpb235 (0cM), U08 ₇₅₀ (1.5cM)	日本小种 I
<i>Xa2</i>	Tetep, Rantai Emas 2	4		XNpb197, XNpb235	日本小种 II
<i>Xa3</i>	WaseAikoku3 早生爱国 3, 明恢 63 等	11	Yes ^[19]	XNbp181 (2.3cM), XNbp186, G181	日本小种 III, 印尼菌株 T7174, T7147
<i>Xa4</i>	TKM6, IR20, IR22	11		XNpb181 (1.7cM), XNpb78 (1.7cM), G181, M55	菲律宾菌株 PXO25
<i>xa5</i>	AusBorolines, DZ192, IR1545-339	5	Yes ^[22]	RG556 (<1cM), RG207 (<1cM), RM122 (0.7cM), RM390 (0.4cM)	菲律宾菌株 PXO86, PXO25
<i>Xa7</i>	DV85, DV87, DZ78	6		G1091 (6.0cM), AFLP31-40 (3cM)	菲律宾菌株 PXO86, PXO61
<i>xa8</i>	PI231129	7			菲律宾菌株 PXO61
<i>Xa10</i>	Cas209	11		O07 ₂₀₀₀ (5.3cM)	菲律宾菌株 PXO86, PXO99, PXO112, PXO145
<i>Xa11</i>	IR8, IR944, IR944-102-2-3				印尼菌株 T7174
<i>Xa12</i>	Kogyoku, 黄玉, Java14	4			印尼菌株 Xo-7306 (V)
<i>xa13</i>	BJ1 (AusBoro)	8	Yes ^[23]	RZ28 (5.1cM), G136 (3.8cM)	菲律宾菌株 PXO61, PXO86, PXO71, PXO99
<i>Xa14</i>	TN1	4		RG620 (20.1cM)	菲律宾菌株 PXO79, PXO112
<i>Xa15</i>	M41 诱变体				日本小种 I、II、III、IV
<i>Xa16</i>	Tetep				日本小种 V
<i>Xa17</i>	Asominori				日本小种 II
<i>Xa18</i>	IR24, Toyonishiki, 密阳 23				缅甸菌株 BM8417, BM8429
<i>xa19</i>	IR24 的诱变体 XM5				菲律宾菌株 PXO61, PXO86, PXO79, PXO112, PXO71, PXO99
<i>xa20</i>	IR24 的诱变体 XM6				菲律宾菌株 PXO61, PXO86, PXO79, PXO112, PXO71, PXO99
<i>Xa21</i>	长药野生稻 <i>O. longistaminata</i>	11	Yes ^[18]	RG103 (0cM)	菲律宾菌株 PXO61, PXO86, PXO71, PXO99
<i>Xa22</i>	Zhachanglong	11		CR543 (7.1cM), RZ536 (10.7cM)	
<i>Xa23</i>	普通野生稻 <i>O. rufipogon</i>	11		OSR6 (5.4cM), RM206 (1.9cM)	菲律宾菌株 PXO99
<i>xa24</i>	DV85, DV86, Aus295				菲律宾菌株 PXO61, PXO86, PXO71, PXO99
<i>Xa25 (a)</i>	明恢 63, HX-3	12		G1314 (7.3cM)	菲律宾菌株 PXO339
<i>Xa25 (b)</i>	明恢 63 体细胞, 无性系突变体 HX3				菲律宾菌株 PXO61, PXO79, PXO71 中国 IV 型菌
<i>Xa26 (t)</i>	Nep Bha Bong, 明恢 63		Yes ^[26]		菲律宾小种 PXO61, PXO86, PXO79, PXO112
<i>Xa27</i>	小粒野生稻 <i>O. minuta</i>	6	Yes ^[21]	M964 (0cM)	菲律宾菌株 PXO86, PXO99, PXO112
<i>xa28</i>	Lota Sail				菲律宾菌株 PXO86
<i>Xa29 (t)</i>	药用野生稻 <i>O. officinalis</i>	1			菲律宾菌株 PXO61
<i>Xa30 (t)</i>	普通野生稻 Y238	11		RM1341 (11.4cM)	菲律宾菌株 PXO99
<i>Xa31 (t)</i>	扎昌龙	4		G235 ~ C600	OS105
<i>Xa32 (t)</i>	澳洲野生稻 <i>O. barthii</i>	11		RM2064 (1.0cM) ~ RM6293 (1.5cM)	菲律宾菌株 PXO61, PXO71, PXO112, PXO99, PXO145, PXO280, PXO339
<i>xa32 (t)</i>	疣粒野生稻	12		RM20A (1.7cM)	菲律宾菌株 PXO99
<i>Xa33 (t)</i>	Ba7	6		RM30 ~ RM400	泰国菌株 TXO16
<i>xa34 (t)</i>	BG1222	11			
<i>Xa36 (t)</i>	C4059	11		RM224 ~ RM2136	菲律宾菌株 PXO99 和中国 V 型菌

Xa 显性; *xa* 隐性(但 *Xa27* 为半显性) *Xa* means dominant while *xa* means recessive gene (*Xa27* is a semi-dominant gene)

参照国家水稻数据中心(<http://www.ricedata.cn/>) 资源

1.3 水稻白叶枯病 QTL 定位

于彦春等^[27]用菌株浙 9612 接种不携带抗白叶枯病主效基因的两个中感品种窄叶青 8 号和京系 17 构建加倍单倍体(DH)群体,用区间作图法定位到了与 RFLP 标记连锁的 4 个 QTL,总效应为 38.6%,其中第 3、4 染色体上的 2 个 QTL 来自窄叶青 8 号。Wang 等^[28]用浙-173 菌株接种高抗白叶枯病的 DV85 与感病粳稻金南风杂交配制的

RIL 群体,分别在第 3、5 及 6 染色体上检测到 3 个相关 QTL,其中标记 Xnbp292 和 G1091 附近的 2 个 QTL 在年度间表现稳定,且对 BB 抗性独立起作用,可能分别是抗性主基因 *xa5* 和 *Xa7*。杨长登等^[29]以中抗白叶枯病的粳稻春江 06 和感病品种 TN1 杂交的 DH 群体接种浙-173 菌株,检测到 3 个抗白叶枯病的 QTL,总效应为 54.4%,认为中抗品种春江 06 中不存在白叶枯病抗性的主

基因,其抗性由微效多基因控制。张剑霞等^[30]以珍粳 97 和武育粳 2 号构建的 DH 群体接种 8 个来自中国、菲律宾和日本的白叶枯病小种,共检测到分布于 9 条染色体上的 26 个 QTL。其中有 2 个位点贡献于 4 个菌株的抗性;2 个位点对 3 个菌株产生具有抗性效应。Lee 等^[31]用一个具有 164 个株系的 Milyang23/Gihobyeo 群体接种韩国稻瘟病小种和 1 个白叶枯病小种,分析筛选到了 25 个抗这两种病害的 QTL,其中的 11 个在与已经定位到的 *R* 基因同源物的附近。但是上述的研究不够深入,获得的大多数 QTL 的效应不大,有些 QTL 不具有环境稳定性,所以在育种中的运用价值较小。

目前在白叶枯病抗性 QTL 定位的较系统的研究有两个:早在 1999 年 Li 等^[32]用特青(中抗或感)/Lemont(感病)组合的 315 个重组自交系(RILs)群体进行接种 3 个代表菌株鉴定主基因和多基因 QTL,发现特青对其中两个菌株的抗性主要为显性基因 *Xa4* 控制,该基因对 3 个菌株都能够解释大于 50% 的变异。群体对另一菌株的病斑长度分布呈连续分布及双向超亲分离,为典型的多基因遗传;继而用复合区间作图和回归分析的方法定位到了抗性相关的 10 个 QTL(其中 7 个来自于特青)及 9 对互作位点,结果认为抗病 QTL 之间及 QTL 与主基因间的效应是能累加的。2006 年 Li 等^[33]用 Lemont/特青重组自交系群体和 IR64/Azucena DH 群体分别对 6 个和 10 个菲律宾小种的完全抗性(complete resistance, CR)和部分抗性(partial resistance, PR)的抗性位点进行挖掘,分析这些位点之间的抗性遗传网络。在两个群体中分别定位到了主效基因 *Xa4* 和 *Xa25(t)*;还分别定位到了 22 个和 26 个 QTL(其中有 17 对被认为在两个群体中是重叠的)。定位到的这些位点中,14 个 QTL 是来自特青的等位基因,6 个来自 Lemont,10 个来自 IR64,6 个来自 Azucena,其余的 QTL 抗性来源视菌株而定;两个群体中的每个 QTL 分别作用于 3.5 个和 6.5 个菌株。分析这些位点间的上位性互作,两个群体中分别在 QTL 和非 QTL 标记之间检测到 31 个和 29 个显著的互作。这两个研究较系统地深入地解释了白叶枯病主基因和微效基因控制的完全抗性和部分抗性的关系。

综上所述,目前报道的白叶枯病抗性 QTL 共有 106 个,分布于 12 条染色体上的 QTL 数目依次为 12、7、18、10、11、12、4、4、10、4、9 和 5 个。这些 QTL

中至少有 37 个是重叠的,效应大于 2 的位点仅 19 个。多数 QTL 来源于加倍单倍体群体(春江 06/TN、武育粳 2/珍粳 97、窄叶青 8/京西 17、DV85/金南风及 IR64/Azucena 等),少数来自于重组自交系群体,如 Lemont/特青。

2 水稻细菌性条斑病抗性研究

2.1 水稻细菌性条斑病抗性遗传

相对于水稻白叶枯病,国内外对水稻细菌性条斑病的抗性遗传研究较少。徐建龙等^[34]认为 Hashikalmi 和 Dular 对细条病菌 S-103 的抗性均由 2 对隐性基因所控制,且与 *xa5* 连锁;90IRBBN44 则带有 1 对隐性抗性基因,且与 *xa5* 呈独立遗传,但这 2 对基因与 90IRBBN44 的 1 对基因均不等位。唐定中等^[35]选用 4 个水稻品种 Acc8518、Acc8558、H359 及建农 8 号配制群体,研究了水稻对细条病的抗性遗传;研究表明该病害的遗传与细胞质无关,属于多基因控制的数量性状,符合简单的加性模型,各基因的效应可以累加,具有较高的广义和狭义遗传力。周明华等^[36]研究两个籼稻品种对 BLS 的抗性遗传,发现 BJ1 品种的抗性由 1 对显性基因控制;IR36 的抗性则由两对隐性基因控制。进而用一致病性强的代表性菌株 Rs105 对 206 个水稻品种进行抗性鉴定,发现这些品种对 BLS 的抗性存在显著的差异,粳稻的抗性一般好于籼稻:籼稻中 3.47% 的品种为高抗,19.44% 的品种表现中抗;粳稻中则分别有 25.8% 和 38.71% 的品种分别为高抗和中抗;品种抗侵入和抗扩展相关^[37]。

2.2 水稻细菌性条斑病抗性 QTL

吴为人等^[38]用抗病品种 Acc8558 和感病品种 H359 杂交构建的重组自交系群体,经 2 年表型鉴定检测出 11 个分布于 6 条染色体上的 QTL,9 个来自抗病亲本,其中的 5 个效应较大的 QTL 在两个季节中均检测到。陈志伟等^[39]以用 Acc8558 和 H359 构建的重组自交系为群体,利用 SSR 标记定位到了 3 个来自抗病亲本 Acc8558 的抗性 QTL 区段,1 个来自感病亲本 H359 的抗性 QTL 区段;随后利用 RFLP 和 AFLP 标记定位 QTL,将 3 个效应较大的位点运用于 Acc8558 和珍粳 97B 的回交育种中,证实了 MAS 在改良单个数量性状的回交育种中的可行性。韩庆典等^[40]通过选择极端表型个体验证的方法将其中效应最大的 *qBlsr5* 定位在第 5 染色体短臂的 RM153 和 RM159 之间的 290kb 范围内。Chen 等^[41]从 Dular/Balilla (DB) 和 Du-

lar/IR24 (DI) 两个分离群体中检测到一个 QTL: qBLSR-11-1, 定位于标记 RM120 和 RM441 之间, 分别在两个群体中解释 18.1% ~ 21.7% 和 36.3% 的变异。

此外, 韩庆典等^[42]利用 Affymetrix 基因芯片对抗病品种 Acc8558 和感病品种 H359 接种 *Xoc* 后的基因表达情况进行分析, 检测到了 956 个差异表达基因; 20 个差异表达基因在两个品种中的表达变化方向相反; 其中 30 个差异基因的位置与已经报道的 BLS 相关的 QTL 相吻合。

2.3 水稻细菌性条斑病的非寄主抗病基因

目前从水稻资源中只发现少量抗细菌性条斑病的 QTL, 尚未鉴定出任何抗该病的主效基因。Zhao 等^[43]在玉米自交系 B73 第 6 条染色体的短臂定位到一个抗病基因 *Rxo1*, 对在玉米上控制引起高粱和玉米细菌性条斑病 (Bacterial stripe) 的病原菌 *Burkholderia andropogonis* 能产生明显的过敏性坏死反应 (Hypersensitive reaction, HR), 图位克隆发现该基因属 NBS-LRR 基因家族, 全长 9.7kb。研究证明该基因转化到水稻中后, 对水稻细条病菌产生典型的 HR^[44-45], 暗示非寄主抗病基因 *Rxo1* 在改良水稻对细菌性条斑病抗性中具有应用价值。

与 *Rxo1* 基因识别互作的无毒基因 *AvrRxo1* 也已克隆^[46], 长度为 1266bp, 与 genebank 数据库中的已知序列没有同源性。*AvrRxo1-Rxo1* 互作依赖于一个 III 型分泌蛋白, 洋葱表皮细胞的瞬时表达试验将该无毒基因定位在质膜上; 在含有 *Rxo1* 基因的玉米中瞬时表达则导致细胞死亡, 说明无毒基因 *AvrRxo1* 在玉米细胞中的激发依赖于 *Rxo1* 基因的寄主-病原识别。

Zhou 等^[47]进一步用全基因组芯片的方法从分子水平上分析了非寄主抗病基因 *Rxo1* 在接种病原菌 *Xoc* 后不同时间点的水稻中介导的非亲和反应中的不同防御反应相关基因的转录水平的表达差异, 初步发现 *Rxo1* 介导的水稻抗病的反应过程是一个基因调控网络, 转基因植株接种 *Xoc* 后, HR、水杨酸、茉莉酸等抗病信号通路可能均被激活。

3 问题和展望

培育和种植抗病品种是水稻白叶枯病最有效的手段之一。目前虽然定位到了 35 个 BB 的抗性主效基因, 但是存在以下问题: 部分基因来源于野

生稻等难以利用的品种; 部分抗性基因仅具有部分生育期抗性; 大多抗性基因的抗谱较窄; 最重要的是, 由于病原菌小种多样性和变异性及大面积种植单一品种, 单个抗性基因介导的对水稻 BB 的抗性在生产中容易丧失。定位到的大多抗白叶枯病 QTL 也存在效应小、对环境和背景具有不稳定性等因素。部分抗性和完全抗性具有遗传重叠的, 小种专业化抗性和不同 QTL 较强的上位性作用揭示 QTL 和抗性基因可能在共同调节水稻对不同 *Xoo* 小种的差异表达中形成复杂的遗传网络^[33], 因而通过聚合来自不同亲本的多个抗性基因和抗性 QTL 的群体对多个菌株的抗性筛选能够获得广谱持久抗性品种。

由于水稻对 *Xoc* 的抗性由多基因控制, 在 BLS 抗性改良方面进展缓慢。一方面, 可以利用目前定位到或今后发掘到的效应较大、稳定的 QTL 用于抗性育种, 或进行多个抗性 QTL 的聚合, 培育抗细条病新种质。尽管 R 基因在很多病害的控制上具有很大的效应, 但由于病原菌种群在选择中的变化, 这种抗性也往往不是持久的。因而另一方面, 随着分子生物学技术的发展, 利用非寄主抗性基因可能是培育广谱持久抗病品种的新途径。目前非寄主抗性的信号转导机制还未知, 越来越多的证据表明单个位点非寄主抗性中可以起着重要的作用, 而且寄主抗性过程中的一些活化防御过程的反应, 如 HR 也作用于寄主对非寄主病原物的反应^[48]。因此利用效应大、表达稳定的非寄主抗性基因 *Rxo1* 改良难以控制的水稻 BLS 具有重要的意义。

参考文献

- [1] Mew T W. Current status and future prospects of research on bacterial blight of rice [J]. *Ann Rev Phytopathol*, 1987, 25: 359-382
- [2] Tang D, Wu W, Li W, et al. Mapping of QTLs conferring resistance to bacterial leaf streak in rice [J]. *Theor Appl Genet*, 2000, 101: 286-291
- [3] Seo Y S, Sriariyanun M, Wang L, et al. A two-genome microarray for the rice pathogens *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* and *X. oryzae* pv. *oryzicola* and its use in the discovery of a difference in their regulation of *hrp* genes [J]. *BMC Microbiol*, 2008, 8: 99
- [4] Washio O, Kariya K, Toriyama K. Studies on breeding rice varieties for resistance to bacterial leaf blight [J]. *Bull Chugoku Agric Exp Stn Ser*, 1967, 13: 55-85
- [5] Horino O, Yamada T. Resistance of rice varieties bred at IRRI to five pathotypes of *Xanthomonas oryzae* (Uyeda et Ishiyama) Dowson existing in Japan [J]. *Proc Assoc Plant Prot Hokuriku*, 1979, 27: 12-18
- [6] Yamada T. Estimates of genetic parameters of quantitative resistance to bacterial blight of rice variety IR26 and their implications

- in selection [J]. *Jpn J Breed*, 1986, 36: 112-121
- [7] Yoshimura A, Mew T W, Khush G S, et al. Genetics of bacterial blight resistance in a breeding line of rice [J]. *Phytopathology*, 1984, 74: 773-777
- [8] Koch M F, Patlevliet J E. Genetic analysis of and detection for factors affecting quantitative resistance to *Xanthomonas campestris* pv. *oryzae* in rice [J]. *Euphytica*, 1991, 53: 235-245
- [9] 万建民, 朱立宏. 太湖晚粳抗白叶枯病遗传研究 [J]. *江苏农业学报*, 1990, 6(3): 1-9
- [10] 章显光, 龚国祥, 黄永楷. 水稻白叶枯病的抗性遗传研究 [J]. *中国水稻科学*, 1995, 9(4): 193-198
- [11] 王建设, 王建康, 朱立宏, 等. 水稻主基因-多基因混合遗传控制白叶枯病抗性的基因效应分析 [J]. *遗传学报*, 2000, 27(1): 34-38
- [12] 杨长登, 王兴春, 李西明, 等. 水稻品种五丰占2号的白叶枯病抗性遗传分析 [J]. *中国水稻科学*, 2004, 18(2): 99-103
- [13] Wang C T, Wen G S, Lin X H, et al. Identification and fine mapping of the new bacterial blight resistance gene, *Xa31(t)*, in rice [J]. *Eur J Plant Pathol* 2009, 123: 235-240
- [14] Ruan H H, Yan C Q, An D R, et al. Identifying and mapping new gene *xa32(t)* for resistance to bacterial blight (*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*, *Xoo*) from *Oryza meyeriana* L. [J]. *Acta Agric Boreali-Occidentalis Sin*, 2008, 17: 170-174
- [15] Siriporn K, Saengchai S, Pattama S, et al. Identification of microsatellite markers (SSR) linked to a new bacterial blight resistance gene *xa33(t)* in rice cultivar 'Ba7' [J]. *Maejo Int J Sci Technol*, 2009, 3(2): 235-247
- [16] Chen S, Liu X Q, Zeng L X, et al. Genetic analysis and molecular mapping of a novel recessive gene *xa34(t)* for resistance against *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* [J]. *Theor Appl Genet*, 2011, 122: 1331-1338
- [17] 苗丽丽, 王春连, 郑崇珂, 等. 水稻抗白叶枯病新基因的初步定位 [J]. *中国农业科学*, 2010, 43(15): 3051-3058
- [18] Song W Y, Wang G L, Chen L L, et al. A receptor kinase-like protein encoded by the rice disease resistance gene, *Xa21* [J]. *Science*, 1995, 270: 1804-1806
- [19] Xiang Y, Cao Y L, Xu C G, et al. *Xa3*, conferring resistance for rice bacterial blight and encoding a receptor kinase-like protein, is the same as *Xa26* [J]. *Theor Appl Genet*, 2006, 113: 1347-1355
- [20] Yoshimura S, Yamanouchi U, Katayose Y, et al. Expression of *Xa1*, a bacterial blight-resistance gene in rice, is induced by bacterial inoculation [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1998, 95: 1663-1668
- [21] Gu K, Yang B, Tian D, et al. *R* gene expression induced by a type-III effector triggers disease resistance in rice [J]. *Nature*, 2005, 435: 1122-1125
- [22] Iyer A S, McCouch S R. The rice bacterial blight resistance gene *xa5* encodes a novel form of disease resistance. *Mol Plant Microbe Interact*, 2004, 17: 1348-1354
- [23] Chu Z H, Fu B Y, Yang H, et al. Targeting *xa13*, a recessive gene for bacterial blight resistance in rice [J]. *Theor Appl Genet*, 2006, 112: 455-461
- [24] Yoshimura S, Yoshimura A, Iwata N, et al. Tagging and combining bacterial blight resistance genes in rice using RAPD and RFLP markers [J]. *Mol Breed*, 1995, 1: 375-387
- [25] Zhou Y L, Xu J L, Zhou S C, et al. Pyramiding *Xa23* and *Rxol* for resistance to two bacterial diseases into an elite indica rice variety using molecular approaches [J]. *Mol Breed*, 2009, 2: 279-287
- [26] Sun X L, Cao Y L, Yang Z F, et al. *xa26*, a gene conferring resistance to *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* in rice, encodes an LRR receptor kinase-like protein [J]. *Plant J*, 2004, 37: 517-527
- [27] 于彦春, 滕胜, 曾大力, 等. 水稻抗白叶枯病微效 QTL 的定位分析 [J]. *中国水稻科学*, 2003, 17(4): 315-318
- [28] Wang C M, Su C C, Zhai H Q, et al. Identification of QTLs underlying resistance to a virulent strain of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* in rice cultivar DV85 [J]. *Field Crop Res*, 2005, 91: 337-343
- [29] 杨长登, 曾大力, 马良勇, 等. 水稻籼粳交 DH 群体白叶枯病抗性的 QTL 定位 [J]. *中国水稻科学*, 2006, 20(1): 102-104
- [30] 张剑霞, 杨子贤, 姜恭好, 等. 利用 DH 群体定位白叶枯病抗性 QTL [J]. *分子植物育种*, 2009, 7(3): 471-477
- [31] Lee S, Jeung J, Han S, et al. Quantitative trait loci (QTL) associated with bacterial blight and blast resistance in Korean rice populations [J]. *Phytopathology*, 2008, 98: 88
- [32] Li Z K, Luo L J, Mei H W, et al. A "defeated" rice resistance gene acts as a QTL against a virulent strain of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* [J]. *Mol Gen Genet*, 1999, 261: 58-63
- [33] Li Z K, Arif M, Zhong D B, et al. Complex genetic networks underlying the defensive system of rice (*Oryza sativa* L.) to *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, 103: 7994-7999
- [34] 徐建龙, 王汉荣, 林怡滋, 等. 水稻细菌性条斑病和白叶枯病抗性遗传研究 [J]. *遗传学报*, 1997, 24(4): 330-335
- [35] 唐定中, 李维明, 吴为人. 水稻细菌性条斑病的抗性遗传 [J]. *福建农业大学学报*, 1998, 27(2): 133-137
- [36] 周明华, 许志刚, 沈秀萍. 水稻品种对水稻细菌性条斑病的抗性鉴定 [J]. *植物检疫*, 2001, 15(2): 65-67
- [37] 周明华, 许志刚, 粟寒, 等. 两个籼稻品种对水稻细菌性条斑病抗性遗传的研究 [J]. *南京农业大学学报*, 1999, 22(4): 27-29
- [38] 吴为人, 唐定中, 李维明, 等. 水稻细菌性条斑病抗性基因定位 [J]. *高技术通讯*, 1998(7): 47-50
- [39] 陈志伟, 吴为人, 周元昌, 等. 水稻细菌性条斑病抗性微卫星 (SSR) 标记的筛选及其在标记辅助选择中的应用 [J]. *福建农林大学学报*, 2004, 33(2): 202-205
- [40] 韩庆典, 陈志伟, 邓云, 等. 水稻细菌性条斑病抗性 QTL qBlr5a 的精细定位. *作物学报*, 2008, 34(4): 587-590
- [41] Chen C H, Zheng W, Huang X M, et al. Major QTL conferring resistance to rice bacterial leaf streak. *Agric Sci China*, 2006, 5(3): 216-220
- [42] 韩庆典, 陈志伟, 段远霖, 等. 利用基因芯片检测水稻细菌性条斑病抗性相关基因 [J]. *分子植物育种*, 2008, 6(2): 239-244
- [43] Zhao B Y, Ardales E A, Brasslet E, et al. The *Rxol/Rba1* locus of maize controls resistance reaction to pathogenic and nonhost bacteria [J]. *Theor Appl Genet*, 2004, 109: 71-79
- [44] Xie X W, Yu J, Xu J L, et al. Introduction of a nonhost gene *Rxol* cloned from maize resistant to rice bacterial leaf streak into rice varieties [J]. *Chin J Biotech*, 2007, 23(4): 607-611
- [45] Zhao B Y, Lin X H, Poland J, et al. A maize resistance gene functions against bacterial streak disease in rice [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2005, 102(43): 15383-15388
- [46] Zhao B Y, Ardales E A, Raymundo A, et al. The *avrRxol* gene from the rice pathogen *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzicola* confers a non-host defense reaction on maize with resistance gene *Rox1* [J]. *Mol Plant Microbe Interact*, 2004, 7(7): 771-779
- [47] Zhou Y L, Xu M R, Zhao M F, et al. Genome-wide gene responses in a transgenic rice line carrying the maize resistance gene *Rxol* to the rice bacterial streak pathogen, *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzicola* [J]. *BMC Genomics*, 2010, 11: 78
- [48] Kang L, Li J X, Zhao T H, et al. Interplay of the Arabidopsis nonhost resistance gene NHO1 with bacterial virulence [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2003, 100(6): 3519-3524