

广东普通野生稻对水稻白叶枯病的抗性评价及分析

张 静, 范芝兰, 潘大建, 刘 维, 江立群, 吕树伟, 孙炳蕊, 刘 清, 毛兴学, 陈文丰, 李 晨
(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, 广州 510640)

摘要: 本研究通过抗性鉴定、分子标记和方差分析, 评价与分析了广东普通野生稻对白叶枯病的抗性。结果表明广东普通野生稻对广东省典型的致病菌株IV型小种表现为抗或高抗, 对PXO99小种的抗性反应差异较大, 表现出从中感到抗病。用已知功能标记做鉴定, 结果显示: 20个普通野生稻居群中, 3个居群能够扩增出 *Xa21* 抗病基因条带; 4个居群能够扩增出 *Xa4* 抗病基因条带; 5个居群能够扩增出 *Xa7*、*Xa27* 抗病基因条带; *Xa23*、*Xa10*、*Xa26* 抗病基因条带分别能够在 11、12 和 16 个居群中被扩增出; 19个居群能检测出 *Xa1* 的抗病基因条带, 所有居群均不含 *xa5*、*xa13* 抗病基因。抗谱分析发现, HY2、DB2 和 GZ2 3个居群中的 5份野生稻资源可能含有新的抗性基因。方差分析结果表明, 对于IV型小种, 高州普通野生稻的抗性水平显著高于化州、雷州和台山普通野生稻; 而化州、台山普通野生稻的抗性水平显著低于陆丰普通野生稻。对于PXO99小种, 广东不同县市间的抗性水平未呈现出显著性差异。本研究为进一步发掘和利用广东普通野生稻的优异抗白叶枯病基因提供了材料基础和理论依据。

关键词: 广东野生稻; 白叶枯病; 抗性鉴定; PCR 分析

Identification and Analysis of the Bacterial Blight Resistance of Common Wild Rice in Guangdong Province

ZHANG Jing, FAN Zhi-lan, PAN Da-jian, LIU Wei, JIANG Li-qun, LYU Shu-wei, SUN Bing-rui, LIU Qing,
MAO Xing-xue, CHEN Wen-feng, LI Chen

(Rice Research Institute, Guangdong Academy of Agricultural Sciences/Guangdong Key Laboratory of New Technology
in Rice Breeding/Guangdong Rice Engineering Laboratory, Guangzhou 510640)

Abstract: Bacterial blight (BB), as a destructive disease of rice worldwide, has seriously destabilized rice yield. The most effective and environmental-friendly method in disease control is to explore and utilize the BB resistance, whereas the known resistance genes to date are limited. Wild rice populations host tremendous resistance genes, and identification of resistance genes to bacterial blight is of great significance in rice genetic improvement. In this research, the resistance to BB in common wild rice population in Guangdong province was analyzed. Although different levels of resistance to BB strains PXO99 were observed, Guangdong wild rice populations presented resistance or high resistance to the typical pathogenic strain type IV race in Guangdong. According to the genotyping result with functional markers, three sub-populations were revealed containing resistant gene *Xa21*, four sub-populations containing *Xa4*, five sub-populations containing *Xa7* and *Xa27*. *Xa23*, *Xa10* and *Xa26* were detected in 11, 12 and 16 sub-populations, respectively. The resistance genes *xa5* and *xa13* were not found, but 19 sub-populations contained *Xa1* or its homologous gene. Resistance spectrum analysis showed that five common wild rice accessions from HY2, DB2 and GZ2 populations might contain new BB

收稿日期: 2021-08-31 修回日期: 2021-09-15 网络出版日期: 2021-10-11

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20210831003>

第一作者研究方向为水稻种质资源优异基因挖掘, E-mail: zhangj6800@126.com

通信作者: 李晨, 研究方向为水稻种质资源研究, E-mail: lic11111@sina.com

陈文丰, 研究方向为水稻种质资源研究, E-mail: cwf-18@163.com

基金项目: 广东省重点领域研发计划项目(2020B0202090003); 广东省农作物种质资源专项(省长专项 2018-2019)

Foundation projects: The Key Field Research and Development Project of Guangdong Province (2020B0202090003), Special Program for Crop Germplasm Resources of Guangdong Province (Governor's Special Program 2018-2019)

resistance genes. For BB strain race-IV, the results of variance analysis demonstrated that the BB resistance level of Gaozhou common wild rice was significantly higher than that of Huazhou, Leizhou and Taishan, while the resistance level of Huazhou and Taishan common wild rice was significantly lower than that of Lufeng. For PXO99 race, there was no significant difference in the resistance level among all wild materials. Collectively, this study provided a basis for further exploring and utilizing the excellent BB resistance gene resources of common wild rice in Guangdong province.

Key words: Guangdong common wild rice; bacterial blight; resistance identification; PCR analysis

白叶枯病是水稻三大病害之一,也是一个世界性水稻病害。常规发病时可使水稻减产 10%~20%,严重时减产 50% 以上,甚至绝收^[1-2]。该病害在我国华南稻区发病尤为严重,严重威胁我国稻米的生产安全。不同水稻品种因其携带抗病基因的差异而表现不同程度的症状^[3]。对该病的化学防治存在见效差、成本高和污染重等缺陷,提高水稻品种的抗病性则是控制该病害的绿色经济有效的根本办法。因此,发掘抗白叶枯病优异种质,开发可供利用的抗性分子标记显得十分重要。

迄今为止,在栽培稻(选育稻、地方稻)资源中经国内外鉴定和命名的白叶枯病抗性基因近 36 个,编号已排至 *xa44*^[4-5]。其中,21 个为显性基因 *Xa*,15 个为隐性基因 *xa*。但这些基因在水稻抗病育种利用中仍然存在不少问题:一是有些基因抗菌谱较为狭窄,不抗绝大多数白叶枯病菌^[6-7];二是有些隐性基因,虽然抗菌谱广,但在利用中受限,例如在杂交水稻上难以利用^[8];三是目前已发现的多数抗病基因呈垂直抗性,随着气候的变化、白叶枯病菌生理小种的变异和分化,抗性很容易丧失^[9]。并且随着选育品种广泛推广和种植品种单一化,栽培稻的遗传基础日趋狭窄,发现新基因的难度也越来越大^[10-11]。基于以上问题,在水稻育种和生产中能被广泛利用的抗病基因资源十分有限。因此,不断发掘新的抗源和抗病基因,是摆在水稻育种家和种质资源工作者面前一个亟待解决的问题。

野生稻作为栽培稻的野生近缘植物,蕴藏着丰富的遗传变异和多种特异性状,是水稻遗传改良的重要基因库。野生稻具有很强的抗生物胁迫能力。研究发现,从野生稻中发现抗病、抗虫基因的频率比栽培稻高近 30 倍^[12]。目前从野生稻中发掘鉴定的抗白叶枯病基因有 *Xa21*(长药野生稻)^[13],*Xa23*、*Xa30*、*Xa33*、*Xa36*(普通野生稻)^[14-18],*Xa27*(小粒野生稻)^[19-20],*Xa29*(药用野生稻)^[21],*Xa32*(澳洲野生稻)^[22],*xa32*(疣粒野生稻)^[23],*Xa35*(小粒野生稻)^[24],*Xa38*(尼瓦拉野生稻)^[25-26],*xa41*(非洲

野生稻)^[27]。但来自广东野生稻的抗白叶枯病基因鲜有报道。广东作为亚洲栽培稻的起源地之一,其野生稻地域分布广、资源十分丰富。并且广东的气候条件容易导致白叶枯病频繁发生,普通野生稻在这样的生态环境中经过长期的自然选择,累积了抗白叶枯病的优良特性。但这些野生稻资源究竟携带怎样的抗病基因,目前知之甚少,更缺乏综合研究,从而制约了对它的发掘和有效利用。

本研究选取原产广东省不同县市的普通野生稻材料,利用白叶枯病 IV 型(广东省典型的致病菌株)和 PXO99(强毒性广致病菌菲律宾小种 6)菌株对其接种鉴定和分析,确定广东省普通野生稻的抗性水平;利用已克隆的 10 个抗白叶枯病基因对供试材料进行分子鉴定,判断其中是否含有已知抗性基因,为进一步进行野生稻抗性基因的挖掘和利用提供理论依据和技术参考,同时也为培育水稻抗病品种提供材料基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

对从广东各地原生境采集的普通野生稻种茎样本进行整理编号,统一种植保存于国家种质广州野生稻圃。2020 年晚造,选取 9 个县市 20 个野生稻居群 98 份样本材料的种茎分蘖苗统一移栽至试验田内,同时种植感病对照品种 IR24 和含有已知抗性基因的水稻材料 IRBB1、IRBB3、IRBB4、IRBB5、IRBB7、IRBB10、IRBB13、IRBB14 和 IRBB21,以及含有 *Xa23* 的水稻材料 CBB23。

1.2 白叶枯菌种的接种鉴定

为保证试验数据的准确性,对供试的不同居群野生稻样本,选择处于同一生长时期的植株,利用 2 个代表性白叶枯病菌株即 IV 型(广东省典型的致病菌株)和 PXO99(强毒性广致病菌菲律宾小种 6)进行接种鉴定。华南白叶枯病优势致病菌系 IV、V 和 IX 型菌用来进行抗谱分析。供试菌株均由广东省农业科学院水稻研究所提供。接种菌液浓度为

1×10^9 cfu/mL。于分蘖盛期采用人工剪叶法进行接种,每个菌种接种 5~7 片完全展开的最上面的健康叶片,接种 14~20 d 左右,待感病品种 IR24 表现为感病时,每份样本每个菌种取 3~5 叶测量病斑长度,取其平均值为单株病斑长度。抗性评价参照方中达等^[28]标准执行:病斑长度 <3 cm 为抗病 (R), 3~5 cm 为中抗 (MR), 5.1~10 cm 为中感 (MS), >10 cm 为感病 (S)。

1.3 植物 DNA 的提取

选取野生稻和 IR24 的幼嫩叶片 0.2 g, 于组织研磨仪中打样,基因组 DNA 提取参考 Allen 等^[29]的 CTAB 法。

表 1 水稻白叶枯病抗性基因的引物序列

Table 1 Primer sequences of bacterial blight resistance gene in rice

基因 Gene	正向引物 Forward primer (5'-3')	反向引物 Reverse primer (5'-3')	退火温度 ($^{\circ}$ C) Temperature	预期产物大小 (bp) Expected product size	
				抗病 R	感病 S
<i>Xa4</i>	ATCGATCGATCTTCACGAGG	TGCTATAAAAAGGCATTCGGG	53	150	120
<i>Xa7</i>	CAGCAATTCAGTGGAGTAGTGGTT	CATCACGGTCCCGCCATCTCGGA	61	296	
<i>Xa10</i>	CCTCTGTTTGCCGTCCTCTACTG	GAAATCTCTCGTCGCTTCACCAA	60	353	
<i>Xa21</i>	CGATCGGTATAACAGCAAAC	TCTGATCATGCATGTTCTGTG	62	575	444

1.5 数据分析

利用 Excel 统计供试的广东省 9 个县市普通野生稻的病斑长度,利用 SPSS 22.0 软件对其抗性水平进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 广东普通野生稻对白叶枯病的抗性鉴定

用白叶枯生理小种 IV 型和 PXO99 接种后 15 d 左右,感病对照 IR24 发病严重,大部分叶片呈现枯黄症状,而野生稻对白叶枯病菌则表现出不同的抗性反应。广东普通野生稻对 IV 型小种均表现为抗病,但对 PXO99 小种的抗性反应差异较大,表现出从中感到抗病 (图 1、表 2), HY2、DB2、GZ1、GZ2、LZ1、ZHJ1、ZJ2 和 TS1 8 个野生稻居群 44 份材料表现为抗病, HY1、DB1、GZ3、HZ1、ZHJ2、LF1、LF4、LF5 和 LF6 9 个野生稻居群 36 份材料表现为中抗, ZJ1、LF2 和 LF 3 个野生稻居群 18 份材料表现为中感。可见广东普通野生稻对 IV 型菌具有较强的抗性,但对 PXO99 小种表现出抗性差异,表明野生稻居群间的杂合程度较高,遗传差异较大。另外,从广东普通野生稻采集地的地理环境看,有些野生稻居

1.4 抗白叶枯病基因的分子标记鉴定

选用 10 个已克隆白叶枯病抗性基因的功能标记对广东普通野生稻进行分子鉴定。*Xa1*、*Xa23*、*Xa26*、*Xa27*、*xa5* 和 *xa13* 基因的功能标记参照李定琴等^[30]已报道的序列, *Xa4*、*Xa7*、*Xa10* 和 *Xa21* 的引物序列,则根据基因编码区的保守序列进行设计,具体序列见表 1。PCR 扩增体系为 10 μ L, 含 $10 \times$ Buffer 1 μ L、dNTPs (10 mmol/L) 0.2 μ L、*Taq*DNA 聚合酶 (2 U/ μ L) 0.3 μ L、引物 (2 μ mol/L) 2 μ L、模板 DNA (50 ng/ μ L) 1 μ L、ddH₂O 5.5 μ L。PCR 扩增后用 1%~3% 琼脂糖凝胶电泳检测。

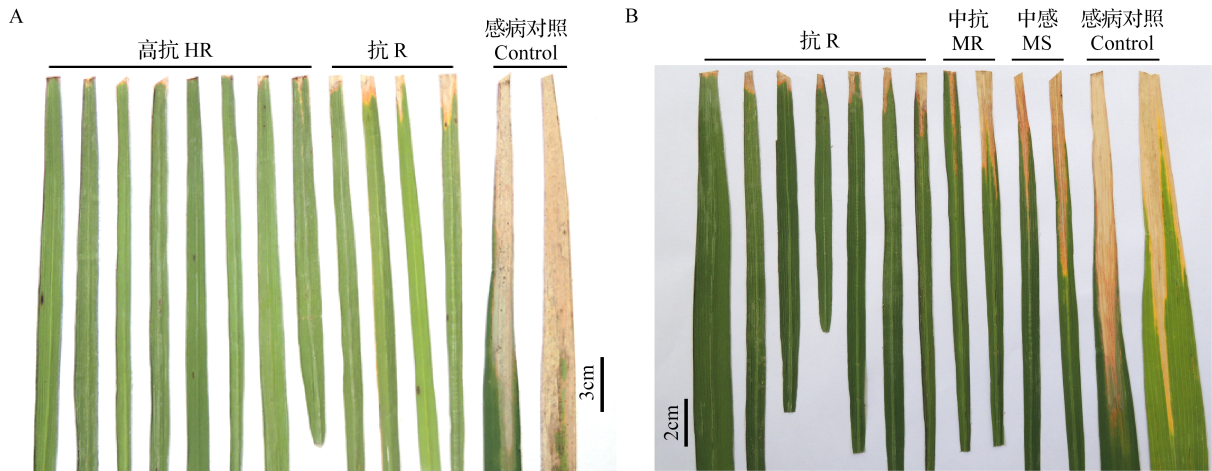
群周边数公里范围内没有栽培稻品种材料的种植,因此,这些野生稻居群与栽培稻发生基因交流的几率较小,可能会携带一些特殊的甚至是新的抗白叶枯病基因。

2.2 广东普通野生稻白叶枯病抗性基因的鉴定及抗谱分析

利用已克隆的 *Xa1*、*Xa4*、*Xa7*、*Xa10*、*Xa21*、*Xa23*、*Xa26*、*Xa27*、*xa5* 和 *xa13* 10 个基因的功能标记对广东普通野生稻进行检测,部分居群材料的 PCR 扩增结果见图 2。结果表明:供试材料均能扩增出 *xa5* 和 *xa13* 的感病基因带型,约 170 bp 和 280 bp,说明感病对照 IR24 和 20 个居群的普通野生稻都不含 *xa5*、*xa13* 抗病基因;除 GZ2 居群外,其他居群材料均能扩增出 *Xa1* 的抗病基因带型,约 552 bp;除 DB1、HZ1、LF4 和 LF5 4 个居群能检测到 *Xa4* 的 150 bp 抗病基因带型外,其余居群均未扩增出抗病基因带型;DB1、GZ1、GZ3、HZ1、ZJ1、LF1~6 和 TS1 12 个居群可扩增出 *Xa10* 的抗病基因带型,约 353 bp;只有 HZ1、ZJ1 和 ZJ2 3 个居群能扩增出 *Xa21* 的 575 bp 抗病基因带型;HY1、HY2、GZ1、HZ1、LZ1、ZHJ1、ZJ1、LF2、LF3、LF5 和 LF6 11 个居群能扩增出 *Xa23*

的 760 bp 抗病基因带型; 除 DB2、GZ3、LF1、TS1 4 个居群外, 其余居群均含有 *Xa26* 的抗病基因带型, 约 1100 bp; HY2、DB1、GZ2、LF5 和 TS1 5 个居群

能够扩增出 *Xa27* 的 149 bp 抗病基因带型; ZHJ2、ZJ2、LF2、LF3 和 LF4 5 个居群能扩增出 *Xa7* 的抗病基因带型, 约 296 bp。



A: 接种 IV 型小种的表型; B: 接种 PXO99 小种的表型; 感病对照: IR24

A: The phenotype of common wild rice inoculated with strain type IV race,

B: The phenotype of common wild rice inoculated with BB strain PXO99, Susceptible control: IR24

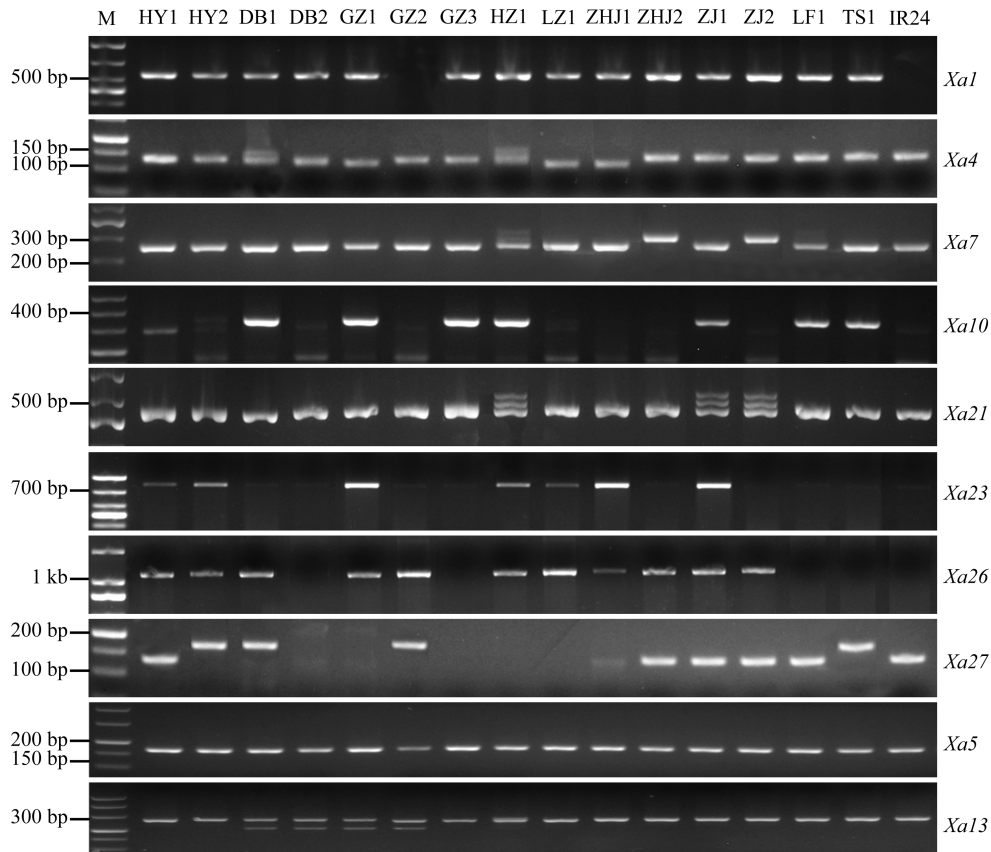
图 1 广东普通野生稻接种 2 个白叶枯生理小种后的表型

Fig. 1 Phenotypes of several common wild rice in Guangdong inoculated with BB strain type IV race and PXO99

表 2 广东普通野生稻对 2 个白叶枯生理小种的抗性

Table 2 BB resistance of Guangdong common wild rice to two strains of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*

采集地 Collection sites	居群 Population	份数 Number	致病菌 IV Strain IV	致病菌 PXO99 Strain PXO99
惠阳 Huiyang	HY1	3	抗 R	中抗 MR
	HY2	4	抗 R	抗 R
电白 Dianbai	DB1	3	高抗 HR	中抗 MR
	DB2	3	抗 R	抗 R
高州 Gaozhou	GZ1	3	高抗 HR	抗 R
	GZ2	12	高抗 HR	抗 R
	GZ3	4	抗 R	中抗 MR
化州 Huazhou	HZ1	5	抗 R	中抗 MR
雷州 Leizhou	LZ1	4	抗 R	抗 R
湛江 Zhanjiang	ZHJ1	6	高抗 HR	抗 R
	ZHJ2	4	高抗 HR	中抗 MR
紫金 Zijin	ZJ1	3	抗 R	中感 MS
	ZJ2	7	抗 R	抗 R
陆丰 Lufeng	LF1	7	高抗 HR	中抗 MR
	LF2	10	高抗 HR	中感 MS
	LF3	5	高抗 HR	中感 MS
	LF4	3	高抗 HR	中抗 MR
	LF5	3	高抗 HR	中抗 MR
台山 Taishan	LF6	4	抗 R	中抗 MR
	TS1	5	抗 R	抗 R



M: *Xa1*、*Xa21* 为 DL1000 marker, *Xa23*、*Xa26* 为 DL2000 marker, 其余为 GL500 marker; IR24: 感病对照; HY1~TS1 同表 2 居群
M: *Xa1* and *Xa21* were identified with DL1000 marker, DL2000 and GL500 marker were respectively used for *Xa23*, *Xa26* and the other genes,
IR24: Susceptible control, HY1~TS1 is the same population as table 2

图 2 广东部分普通野生稻中 10 个抗白叶枯病基因的 PCR 鉴定

Fig. 2 PCR identification of ten resistance genes in several wild rice materials of Guangdong

利用华南白叶枯病优势致病菌系 IV、V 和 IX 型菌, 对 HY2、DB2 和 GZ2 3 个居群中 5 份不含已知基因的材料进一步进行抗谱分析 (表 3)。结果显示 5 份材料均对 IV 型致病菌呈现高抗性, 对 V 和 IX 型致病菌表现为抗病。与已知功能基因相比, 其抗菌谱的不同暗示含有的抗白叶枯病基因类型、数量和组合存在差异。由此可见, 5 份广东普通野生稻的抗病性并不是来源于这些已知的抗性基因, 其具有未知的抗白叶枯病新基因或等位基因。

2.3 广东普通野生稻白叶枯病抗性分析

利用 IV 型和 PXO99 白叶枯病菌株对供试的广东省 9 个县市的普通野生稻进行接种鉴定。结果发现: 在不同县市野生稻种质资源中, 对 IV 型菌株均表现抗病, 即病斑长小于 3 cm 的材料占供试群体的 100% (图 3B), 但对 PXO99 菌株表现抗病的

材料占供试群体的 59.18%; 在同一县市野生稻种质资源中, 对 PXO99 菌株的抗性存在差异, 紫金和陆丰普通野生稻的抗性标准差明显高于其他地区 (图 3A), 说明这两个地区的野生稻居群的杂合程度较高, 且单株个体间的差异较大。

供试材料对 IV 型小种均表现为抗病, 进一步的方差分析结果表明, 高州普通野生稻的抗性水平显著高于化州普通野生稻、雷州普通野生稻和台山普通野生稻; 而化州普通野生稻和台山普通野生稻的抗性水平显著低于陆丰普通野生稻; 高州普通野生稻与陆丰普通野生稻的抗性水平无显著性差异。对于 PXO99 小种, 广东不同县市间的抗性水平未呈现出显著性差异 (表 4)。以上结果表明, 地理环境的差异不仅造成了广东省不同县市野生稻的遗传差异, 也带来了抗病性的差异。

表 3 广东普通野生稻与已知抗白叶枯病基因的抗谱比较
Table 3 Resistance spectrum comparison between common wild rice of Guangdong and known BB resistance genes

材料 Materials	抗性基因 Resistance genes	致病菌 IV Strain IV	致病菌 V Strain V	致病菌 IX Strain IX
HY2-3	未知	HR	R	R
DB2-1	未知	HR	R	R
DB2-2	未知	HR	R	R
GZ2-8	未知	HR	R	R
GZ2-10	未知	HR	R	R
IR24	无	HS	HS	HS
IRBB1	<i>Xa1</i>	HS	HS	HS
IRBB3	<i>Xa3</i>	S	S	HS
IRBB4	<i>Xa4</i>	MR	S	HS
IRBB5	<i>xa5</i>	HR	HR	R
IRBB7	<i>Xa7</i>	HR	HR	HR
IRBB10	<i>Xa10</i>	HS	HS	HS
IRBB13	<i>xa13</i>	S	HS	HS
IRBB14	<i>Xa14</i>	HS	HS	HS
IRBB21	<i>Xa21</i>	S	MS	S
CBB23	<i>Xa23</i>	R	R	R

表 4 广东普通野生稻不同地区抗性比较
Table 4 Comparison of bacterial blight resistance of common wild rice of different collection sites in Guangdong province

序号 Number	采集地 Collection site	接种 IV 型病斑长 (cm) Lesion length with strain IV	接种 PXO99 病斑长 (cm) Lesion length with strain PXO99
1	台山	2.28a	2.65a
2	紫金	2.27abc	3.70a
3	化州	1.93a	3.23a
4	电白	1.74abc	3.07a
5	惠阳	1.50abc	2.65a
6	雷州	1.40ab	2.97a
7	陆丰	0.96bc	4.33a
8	湛江	0.69abc	3.34a
9	高州	0.47c	2.60a

小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)

Significant differences in the mean are indicated at the $P < 0.05$ (lowercase letters)

3 讨论

普通野生稻作为亚洲栽培稻的祖先,蕴藏着丰富的抗病基因源,是水稻抗病特性改良的重要资源^[31-32]。本研究利用 IV 型和 PXO99 代表菌株接种广东 9 个县市的野生稻种质资源,发现供试的种质资源对 IV 型菌株均表现抗性。通过进一步分析这些材料的小种广谱抗性,发现其中 59.18% 的资源对 2 个白叶枯菌株均表现抗性。这些野生稻资源可以作为水稻抗病育种优异抗性资源供进一步研究和利用。

植物的抗病性是植物与其病原微生物在协同进化过程中相互选择、相互适应的结果。病原菌在与植物长期的相互竞争中,植物首先产生抗病基因,而后病原菌突变产生新的生理小种来克服植物抗病基因。不同白叶枯病菌菌株存在致病性的分化,这也就使得植物产生多种抗病基因^[33]。通过分子标记方法鉴定,广东普通野生稻对 IV 型(广东省典型的致病菌株)和 PXO99 表现出一定的抗性反应。张明伟等^[34]曾研究报道过 *Xa7* 对 PXO99 表现感病。本研究中湛江、紫金和陆丰等地的 5 个居群能扩增出 *Xa7* 的抗病基因带型,但田间病情调查发现这几个居群既存在感病也存在抗病,因此推测这些居群可能含有其他的 1 个或多个新的抗性基因。惠阳、高州、化州、雷州、湛江、紫金和陆丰等地的 11 个居群能扩增出 *Xa23* 的抗病基因带型,其对广东 IV

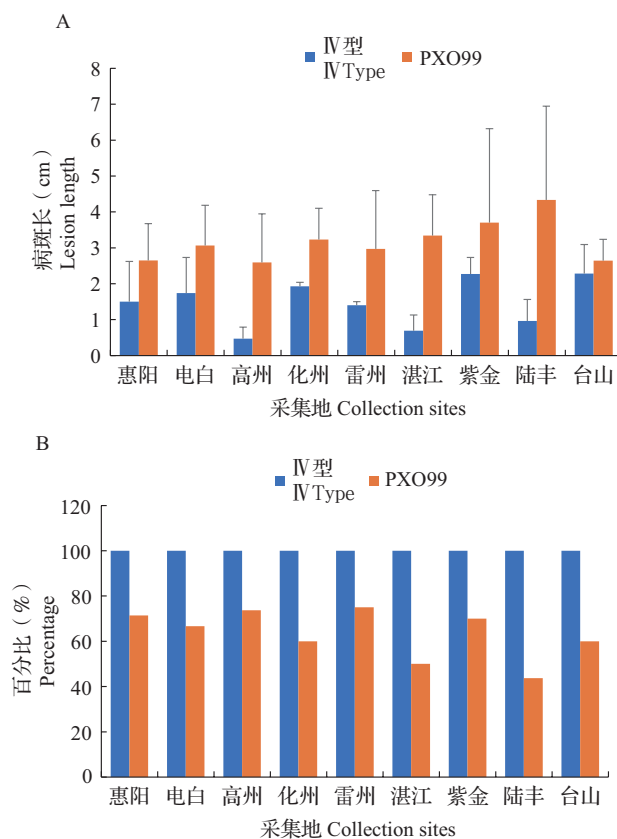


图 3 广东省 9 个县市普通野生稻白叶枯病抗性分析
Fig. 3 Analysis of bacterial blight resistance of common wild rice in nine regions of Guangdong

型菌和PXO99也表现出抗病,说明这些居群可能携带*Xa23*基因并起到了抗病作用。本研究通过鉴定这些野生稻居群对2个白叶枯病菌株的抗性,初步确认了广东部分野生稻居群中携带已知抗病基因的情况,可为直接利用这些基因提供参考。另外,还有部分野生稻材料未检测出10个已知基因的功能标记带型,但仍呈现出较好的抗性水平,进一步对其中5份不含已知基因的材料进行抗谱分析,发现与已知功能基因相比其抗菌谱不同。由此预见,这些普通野生稻居群含有新的抗性基因,有待进一步的研究和挖掘。

对来自广东省9个县市的普通野生稻进行抗性分析,发现水稻与白叶枯病菌之间存在复杂的互动,来源于不同地区的野生稻种质资源对不同白叶枯菌株的抗性反应存在明显分化。随着白叶枯病菌的致病力增强,紫金和陆丰的普通野生稻居群其抗性存在分化(图3),说明这两个地区的野生稻居群的杂合程度较高,且单株个体间的差异较大,具有丰富的遗传多样性,这也与之前的报道相一致^[35]。进一步的分析发现高州普通野生稻对广东IV型菌和PXO99表现更强的抗性,推测其含有的抗白叶枯病基因类型、数量和基因组合与其他地区的普通野生稻间存在较大差异,这为未来进一步发掘和利用广东普通野生稻的优异抗白叶枯病基因提供了材料基础和理论依据。

参考文献

- [1] Vikal Y, Bhatia D. Genetics and genomics of bacterial blight resistance in rice // Li J Q. Advances in international rice research. Ludhiāna: InTech, 2017: 175-213
- [2] Hsu Y C, Chiu C H, Yap R, Tseng Y C, Wu Y P. Pyramiding bacterial blight resistance genes in Tainung82 for broad-spectrum resistance using marker-assisted selection. International Journal of Molecular Sciences, 2020, 21(4): 1281-1294
- [3] Bimolata W, Kumar A, Reddy M, Sundaram R M, Laha G S, Qureshi I A, Ghazi I A. Nucleotide diversity analysis of three major bacterial blight resistance genes in rice. PLoS ONE, 2015, 10(3): e0120186
- [4] Kim S. Identification of novel recessive gene *xa44(t)* conferring resistance to bacterial blight races in rice by QTL linkage analysis using an SNP chip. Theoretical and Applied Genetics, 2018, 131(12): 2733-2743
- [5] Kim S M, Reinke R F. A novel resistance gene for bacterial blight in rice, *Xa43(t)* identified by GWAS, confirmed by QTL mapping using a bi-parental population. PLoS ONE, 2019, 14(2): e0211775
- [6] Yoshimura S, Yamanouchi U, Katayose Y, Toki S, Wang Z, Kono I, Kurata N, Yano M, Iwata N, Sasaki T. Expression of *Xa1*, a bacterial blight-resistance gene in rice, is induced by bacterial inoculation. Proceedings of the National Academy of Sciences, 1998, 95(4): 1663-1668
- [7] Tian D S, Wang J X, Zeng X, Gu K Y, Qiu C X, Yang X B, Zhou Z Y, Goh M, Luo Y C, Murata-Hori 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. Plant Cell, 2014, 26(1): 497-515
- [8] 何翔,翁佳仁. 水稻抗白叶枯病基因研究进展. 安徽农业科学, 2018, 46(10): 28-32
He X, Weng J R. Research advances on rice bacterial blight resistance genes. Anhui Agricultural Sciences, 2018, 46(10): 28-32
- [9] 章琦. 中国杂交水稻白叶枯病抗性的遗传改良. 中国水稻科学, 2009, 23(2): 111-119
Zhang Q. Genetics and improvement of resistance to bacterial blight in hybrid rice in China. Chinese Journal of Rice Science, 2009, 23(2): 111-119
- [10] Swain R, Mohapatra S, Roy P, Swain D, Singh O N, Meher J, Dash S K, Subudhi H N. Assessment of genetic diversity in wild rice of eastern india using SSR markers. Thai Journal of Agricultural Science, 2017, 9(6): 239-250
- [11] 和建平,杨雅云,张斐斐,董超,阿新祥,汤翠凤,张恩来,申时全,戴陆园. 云南高海拔粳稻区白叶枯病菌致病力差异分析. 中国稻米, 2020, 26(2): 54-59
He J P, Yang Y Y, Zhang F F, Dong C, A X X, Tang C F, Zhang E L, Shen S Q, Dai L Y. Analysis on pathogenicity difference of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* from japonica rice in high altitude region in Yunnan province. China Rice, 2020, 26(2): 54-59
- [12] Heinrichs E A, Medrano F G, Rapusas H R. Genetic evaluation for insect resistance in rice. Los Banos, Laguna (Philippines): International Rice Research Institute, 1985: 1-396
- [13] 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*. Science, 1995, 270(5243): 1804-1806
- [14] Wang C L, Fan Y L, Zheng C K, Qin T F, Zhang X P, Zhao K J. High-resolution genetic mapping of rice bacterial blight resistance gene *Xa23*. Molecular Genetics and Genomics, 2014, 289(5): 745-753
- [15] Wang C L, Zhang X P, Fan Y L, 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. Molecular Plant, 2015, 8(2): 290-302
- [16] 金旭炜,王春连,杨清,江祺祥,樊颖伦,刘古春,赵开军. 水稻抗白叶枯病近等基因系CBB30的培育及*Xa30(t)*的初步定位. 中国农业科学, 2007, 40(6): 1094-1100
Jin X W, Wang C L, Yang Q, Jiang Q X, Fan Y L, Liu G C, Zhao K J. Breeding of near-isogenic line CBB30 and molecular mapping of *Xa30(t)*, a new resistance gene to bacterial blight in rice. Scientia Agricultura Sinica, 2007, 40(6): 1094-1100
- [17] Kumar P N, Sujatha K, Laha G S, Rao K S, Sundaram R M. Identification and fine-mapping of *Xa33*, a novel gene for resistance to *Xanthomonas oryzae* pv. *Oryzae*. Phytopathology, 2012, 102(2): 222-228

- [18] 苗丽丽,王春连,郑崇珂,车晋英,高英,温义昌,李贵全,赵开军. 水稻抗白叶枯病新基因的初步定位. 中国农业科学, 2010, 43 (15): 3051-3058
Miao L L, Wang C L, Zheng C K, Che J Y, Gao Y, Wen Y C, Li G Q, Zhao K J. Molecular mapping of a new gene for resistance to rice bacterial blight. *Scientia Agricultura Sinica*, 2010, 43 (15): 3051-3058
- [19] Gu K, Tian D S, Yang F, Wu L, Sreekala C, Wang D, Wang G L, Yin Z. High-resolution genetic mapping of *Xa27(t)*, a new bacterial blight resistance gene in rice, *Oryza sativa* L.. *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, 108: 800-807
- [20] Gu K, Yang B, Tian D S, 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-I-II effector triggers disease resistance in rice. *Nature*, 2005, 435 (23): 1122-1125
- [21] 谭光轩,任翔,翁清妹,时振英,祝莉莉,何光存. 药用野生稻转育后代一个抗白叶枯病新基因的定位. 遗传学报, 2004, 31 (7): 724-729
Tan G X, Ren X, Weng Q M, Shi Z Y, Zhu L L, He G C. Mapping of a new resistance gene to bacterial blight in rice line introgressed from *Oryza officinalis*. *Acta Genetica Sinica*, 2004, 31 (7): 724-729
- [22] 郑崇珂,王春连,于元杰,梁云涛,赵开军. 水稻抗白叶枯病新基因 *Xa32(t)* 的鉴定和初步定位. 作物学报, 2009, 35 (7): 1173-1180
Zheng C K, Wang C L, Yu Y J, Liang Y T, Zhao K J. Identification and molecular mapping of *Xa32(t)*, a novel resistance gene for bacterial blight (*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*) in rice. *Acta Agronomica Sinica*, 2009, 35 (7): 1173-1180
- [23] 阮辉辉,严成其,安德荣,刘仁虎,陈剑平. 疣粒野生稻抗白叶枯病新基因 *xa32(t)* 的鉴定及其分子标记定位. 西北农业学报, 2008, 17 (6): 170-174
Ruan H H, Yan C Q, An D R, Liu R H, Chen J P. Identifying and mapping new gene *xa32(t)* for resistance to bacterial blight (*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*, Xoo) from *Oryza meyeriana* L.. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 2008, 17 (6): 170-174
- [24] 郭嗣斌,张端品,林兴华. 小粒野生稻抗白叶枯病新基因的鉴定与初步定位. 中国农业科学, 2010, 43 (13): 2611-2618
Guo S B, Zhang D P, Lin X H. Identification and mapping of a novel bacterial blight resistance gene *Xa35(t)* originated from *Oryza minuta*. *Scientia Agricultura Sinica*, 2010, 43 (13): 2611-2618
- [25] Cheema K K, Grewal N K, Vikal Y, Sharma R, Lore J S, Das A, Bhatia D, Mahajan R, Gupta V, Bharaj T S, Singh K. A novel bacterial blight resistance gene from *Oryza nivara* mapped to 38kb region on chromosome 4L and transferred to *Oryza sativa* L.. *Genetics Research*, 2008, 90 (5): 397-407
- [26] Bhasin H, Bhatia D, Raghuvanshi S, Lore J S, Sahi G K, Kaur B, Vikal Y, Singh K. New PCR-based sequence-tagged site marker for bacterial blight resistance gene *Xa38* of rice. *Molecular Breeding*, 2012, 30: 607-611
- [27] Hutin M, Sabot F, Ghesquière A, Koebnik R, Szurek B. A knowledge-based molecular screen uncovers a broad-spectrum *OsSWEET14* resistance allele to bacterial blight from wild rice. *Plant Journal*, 2015, 84 (4): 694-703
- [28] 方中达,许志刚,过崇俭,殷尚智,伍尚忠,徐羨明,章琦. 中国水稻白叶枯病菌致病型的研究. 植物病理学报, 1990, 20 (2): 81-88
Fang Z D, Xu Z G, Guo C J, Yin S Z, Wu S Z, Xu X M, Zhang Q. Studies on pathotypes of *Xanthomonas campestris* pv. *Oryzae* in China. *Acta Phytopathologica Sinica*, 1990, 20 (2): 81-88
- [29] Allen G C, Flores-Vergara M A, Krasnyanski K, Thompson W F. A modified protocol for rapid DNA isolation from plant tissues using cetyltrimethylammonium bromide. *Nature Protocols*, 2006, 1 (5): 2320-2325
- [30] 李定琴,陈玲,李维蛟,柯学,余腾琼,李娥贤,黄兴奇,程在全. 云南 3 种野生稻中抗白叶枯病基因的鉴定. 作物学报, 2015, 41 (3): 386-393
Li D Q, Chen L, Li W J, Ke X, Yu T Q, Li E X, Huang X Q, Cheng Z Q. Identification of bacterial blight resistance gene in Yunnan wild rice. *Acta Agronomica Sinica*, 2015, 41 (3): 386-393
- [31] 张欢欢,刘蕊,郭海滨,李亚娟. 药用野生稻有利基因发掘与利用研究进展. 中国农学通报, 2009, 25 (19): 42-45
Zhang H H, Liu R, Guo H B, Li Y J. Advancement on mining and utilization of elite genes in *Oryza officinalis* wall. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2009, 25 (19): 42-45
- [32] 徐志健,王记林,郑晓明,范芝兰,汤翠凤,王新华,刘文强,朱业宝,乔卫华,杨庆文. 中国野生稻种质资源调查收集与保护. 植物遗传资源学报, 2020, 21 (6): 1337-1343
Xu Z J, Wang J L, Zheng X M, Fan Z L, Tang C F, Wang X H, Liu W Q, Zhu Y B, Qiao W H, Yang Q W. Collection and conservation of wild rice resources in China. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2020, 21 (6): 1337-1343
- [33] Boller T, Felix G. A renaissance of elicitors: perception of microbe-associated molecular patterns and danger signals by pattern-recognition receptors. *Annual Review of Plant Biology*, 2009, 60: 379-406
- [34] 张明伟,徐飞飞,郝巍,王春连,赵开军. 野生稻基因导入系 W6023 对白叶枯菌的抗谱及转录组差异表达基因分析. 植物遗传资源学报, 2017, 18 (2): 298-309
Zhang M W, Xu F F, Hao W, Wang C L, Zhao K J. Resistance spectrum against *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* and RNA-seq analysis of the introgression line W6023 derived from cross between *Oryza rufipogon* and cultivated rice. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2017, 18 (2): 298-309
- [35] Zhang J, Sun B R, Li C, Chen W F, Jiang L Q, Lv S F, Fan Z L, Pan D J. Molecular diversity and genetic structure of wild rice accessions (*Oryza rufipogon* Griff.) in Guangdong province, China, as revealed by SNP markers. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 2021, 68 (9): 1-10