

水稻白叶枯病抗性基因鉴定进展及其利用

章 琦 (中国农业科学院作物育种栽培研究所, 北京 100081; E-mail: zhangqi@mail.caas.net.cn)

Highlights in Identification and Application of Resistance Genes to Bacterial Blight

ZHANG Qi (Institute of Crop Breeding and Cultivation, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

Abstract: The international differential system for resistance to bacterial blight (BB) was established using a common base of research methods by collaborative studies between Tropical Agricultural Research Center (TARC) and International Rice Research Institute (IRRI) in 1982 - 1987. Up to June 2005, there are a total of 30 BB resistance genes registered internationally or reported in international journals. Among them, the genes *Xa22(t)*, *Xa26(t)*, *xa26(t)*, *Xa27(t)*, *Xa28(t)*, *Xa29(t)* and three *Xa25(t)* were tentatively designated and subjected to further be re-arranged. Twenty-one and 9 out of the 30 *Xa* genes are dominant and recessive, respectively. Thirteen genes exhibit all-growth-stage resistance, two genes *Xa21* and *Xa25(t)* (*O. minuta*) express resistance at the later tillering stage, and the other 15 genes confer only adult-stage resistance. Seventeen *Xa* genes were mapped, including *Xa3*, *Xa4*, *Xa10*, *Xa21*, *Xa22(t)*, *Xa23*, and *Xa26* on chromosome 11; *Xa1*, *Xa2*, *Xa12*, and *Xa14* on chromosome 4; *xa5* and *xa13* on chromosome 5; *Xa7* and *Xa27(t)* on chromosome 6; *Xa25(t)* on chromosome 12; and *Xa29(t)* on chromosome 1. Five *Xa* genes were cloned, including *Xa1*, *xa5*, *Xa21*, *Xa26* and *Xa27*. Application of resistance to bacterial blight was also discussed.

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

摘 要: 1982 ~ 1987 年, 日本热带农业研究中心 (TARC) 和国际水稻研究所 (IRRI) 合作采取统一研究方案, 创建了国际水稻白叶枯病抗性鉴别系统。统一了命名, 删去了重复 (包括与 *Xa3* 相同的 *Xa4^b*、*Xa6* 和 *xa9*)。截至 2005 年 6 月, 经国际注册确认和期刊报道的水稻白叶枯病抗性基因共 30 个, 其中 *Xa22(t)*、*Xa26(t)*、*xa26(t)*、*Xa27(t)*、*xa28(t)*、*Xa29(t)* 和 3 个 *Xa25(t)* 为暂定名基因, 有待订正。在 30 个基因中, 21 个为显性基因 (*Xa*), 9 个为隐性基因 (*xa*); 13 个表现全生育期抗性, 15 个为成株期抗性, *Xa21* 和 *Xa25(t)* (*O. minuta*) 两个基因在分蘖后期表达抗性。已被定位的抗性基因有 17 个, 即第 11 染色体上有 7 个, *Xa3*、*Xa4*、*Xa10*、*Xa21*、*Xa22(t)*、*Xa23* 和 *Xa26*; 第 4 染色体上有 4 个, *Xa1*、*Xa2*、*Xa12* 和 *Xa14*; 第 5 染色体上有 2 个, *xa5* 和 *xa13*; 第 6 染色体上有 *Xa7* 和 *Xa27*; 第 12 染色体上有 *Xa25(t)*; 第 1 染色体上有 *Xa29(t)*。包括 *Xa1*、*xa5*、*Xa21*、*Xa26* 五个基因已被克隆。并讨论了合理利用抗性基因等问题。

关键词: 水稻; 白叶枯病; 抗性; 基因鉴定

中图分类号: Q943; S332.2; S511.034

文献标识码: A

文章编号: 1001-7216(2005)05-0453-07

水稻主要病害中, 利用寄主的抗性来控制稻白叶枯病 (*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*, *Xoo*) 的效果最为明显。但是水稻白叶枯病 (Bacterial blight, BB) 病原菌随着抗病基因的利用和布局, 其群体遗传结构即随之发生变化, 促使新、老毒性基因不断交替。面对这种永世长存的生物间生存竞争和协同进化, 除了改弦易辙或双管齐下探索持久抗性的可行性外, 还有相当一段时期要采用基因轮换、多基因屏障或基因累加以及创造田间生物多样性等合理利用抗性基因的策略, 而这都需要在不断发掘和鉴定抗性基因的基础上付诸实现。

20 世纪 60 年代末以来, 水稻白叶枯病抗性基因的发掘和利用一直得到科学家们的关注。分子技术加速了这一领域的发展, 优异抗性基因 *Xa21* 的问世, 掀起了发掘抗白叶枯病新基因的高潮。新基因的发现、鉴定、定位和克隆的报道屡见不鲜。本文作一简要回顾, 聚焦于当前广泛用于育种的抗性基因信息, 并进行有效利用抗性基因的探讨。

1 水稻白叶枯病抗性基因鉴定的历史回顾

水稻白叶枯病抗性基因的鉴定经历了采用本国菌株和建立国际鉴别系统两个阶段。1982 年以前, 各国采用本国的代表菌株进行抗性遗传研究和基因鉴定, 其结果缺乏国与国之间的可比性。1982 ~ 1987 年, 日本热带农业研究中心 (Tropical Agricultural Research Center, TARC) 和国际水稻研究所 (IRRI) 合作创建了国际水稻白叶枯病抗性鉴别系统, 统一采用日本和菲律宾两套病菌鉴别小种和研究方案, 开展抗性基因鉴定, 删去了与 *Xa3* 重复的 *Xa4^b*、*Xa6* 和 *xa9* 三个基因, 统一命名了下列基因: *Xa1*、*Xa2*、*Xa3*、*Xa4*、*xa5*、*Xa7*、*xa8*、*Xa10* 和 *Xa12*^[1]。此后, 日本和菲律宾的两套小种及与其

收稿日期: 2004-12-22; 修改稿收到日期: 2005-05-08。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (39470438, 39970452); 美国洛克菲勒基金资助项目 (RF 97001, *586)

第一作者简介: 章琦 (1934 -), 女, 研究员。

相应的抗性基因遂成为国际公认的水稻白叶枯病鉴别系统。在 IRRI 继续进行双方的合作研究,陆续发现了一批抗病新基因。

2 水稻白叶枯病抗性基因统一鉴定后的进展

2.1 *xa13*、*xa24(t)* 和 *Xa14* 基因鉴定

Mew 等^[2]发现了菲律宾小种 5 和 6 之后, TARC 与 IRRI 开始采用多个小种的代表菌株进行品种抗性基因的鉴定,便于同时鉴别抗性基因的异同。在发现了对小种 6 具有稳定抗性的 BJ1、Aus 247、AC19-1-1、Chinsurah Boro 和 Kalimekri 77-5 等 5 个 BJ1 群品种之后, Ogawa 等^[3]采用菲律宾小种 1、2、3、4 和 6 共 5 个代表菌株鉴定 BJ1 群品种的抗性基因,结果表明这 5 个品种对菲律宾小种 1、2、3、4 和 6 的抗性由两对隐性基因控制,一对为 *xa5*,另一对是控制小种 6 的新基因,被命名为 *xa13*。Mir 等^[4]将此基因定位于第 5 染色体上,与 *xa5* 连锁,交换率为 9.7%。

Sidhu 等^[5,6]曾分析了 DV85、DV86 和 DZ78 三个孟加拉品种对菲律宾小种 1 的代表菌株 PXO61 的抗性后,认为其抗性受两对基因控制,一对是控制全生育期抗性的隐性基因 *xa5*,另一对是孕穗成株期抗病的显性基因 *Xa7*。之后, Mir 等^[7]用菲律宾小种 1~6 鉴定出 DV86、DV85、Aus 295 等品种在全生育期对小种 1、2、3、4 和 6 五个小种都抗病。Khush 等^[8]进一步用小种 6 将这 3 个品种与携有 *xa13* 的品种 BJ1 进行等位性测试, F_2 群体呈 7 抗 9 感的分离比,与 *xa13* 不等位,并独立遗传,该新基因被命名为 *xa24(t)*。

TN1 是菲律宾白叶枯病鉴别品种之一,感染小种 1、2、3、4 和 6,但在全生育期抗菲律宾小种 5。Taura 等^[9]分析了它对菲律宾小种 5 的抗性,表明由 1 对显性基因控制,被命名为 *Xa14*。谭振波等^[10]将其定位于第 4 连锁群的 RFLP 分子标记 RG620 和 G282 之间。

2.2 *Xa16*、*Xa17* 和 *Xa18* 基因鉴定

当日本的稻白叶枯病菌被划分为 、 和 三个菌群后, Sakaguchi^[11]分析了兰泰艾玛斯 (Rantai Emas) 群品种对日本小种 和 的抗性由 *Xa1* 和 *Xa2* 两对显性基因控制。在日本白叶枯病菌群增加到 5 个小种后, Noda 等^[12]认为兰泰艾玛斯群的代表品种 Tetep 对日本小种 (菌株 H8584 和 H8581) 的抗性由另一对显性基因控制,该基因被命名为 *Xa16*。因此, Tetep 携有的 *Xa1*、*Xa2* 和 *Xa16*

三对基因控制了对日本小种 、 和 的抗性。

Ogawa 等^[13]分析了日本品种阿苏稔 (Asaminori) 对日本小种 (代表菌株 H8313) 的成株抗性,结果表明其抗性由一对新的显性基因控制,被命名为 *Xa17*。

Yamamoto 和 Ogawa^[14]发现 IR24、Milyang 23 和丰锦 (Toyonishiki) 在孕穗期对两个缅甸白叶枯病菌株 BM8417 和 BM8429 具有抗性,其抗性由一对新的显性基因控制,命名为 *Xa18*。

2.3 *xa26(t)*、*Xa27(t)* 和 *xa28(t)* 基因鉴定

Lee 等^[15]用菲律宾小种 1~6 评价了 IRRI 水稻种质中心的 21 个品种。根据这些品种对 6 个小种的抗性反应型被划分为两群:抗小种 1 和小种 5 的品种为一群,感小种 1、抗小种 2 和小种 5 的品种为另一群。所有 21 个品种都与 TN1 杂交,并分别与已知抗性基因品种进行等位性测定,经遗传分析确定了各品种的抗性基因,其中有 3 个被鉴定为新基因:1) 1 对隐性基因控制了越南品种 Nep Bha Bong 成株期对小种 5 的抗性和对小种 1、2 和 3 的中等抗性,暂被定名为 *xa26(t)*;2) 孟加拉品种 Arai Raj 对小种 2 和 5 的抗性由 1 对显性基因控制,与仅对小种 2 具有抗性的显性基因 *Xa10* 不等位,被定名为 *Xa27(t)*;3) 孟加拉品种 Lota Sail 对小种 2 的抗性是由一对新的隐性基因控制的,被定名为 *xa28(t)*。

2.4 源于诱变品种和组培的抗病基因

日本遗传学家用日本小种 、 、 从诱变品种中鉴定出 3 对新的隐性基因 *xa15(t)*、*xa19* 和 *xa20*。Nakai 等^[16]通过热中子照射感病品种 Harebare 的种子,获得了抗病诱变体 M41,其抗性由一对隐性基因控制,命名为 *xa15(t)*。由 Ikeda 等^[17]将 *xa15(t)* 与另外两个来自诱变体的隐性基因 *xa19* 和 *xa20* 进行了等位性测试,证明它们之间互不等位,将 *xa15(t)* 确认为新基因。

Taura 等^[18,19]用甲基亚硝酸脲 (MNU) 处理品种 IR24 在胚胎形成单细胞期的受精卵,获得了 2739 个诱变系,发现 XM5 和 XM6 两个诱变系抗菲律宾小种 1~6。XM5 对这些小种的抗性由一对隐性基因控制,并与 *xa5*、*xa8* 和 *xa13* 三对隐性基因都不等位,被命名为 *xa19*。XM6 也由一对隐性基因所控制,该基因与 *xa19*、*xa5*、*xa8* 和 *xa13* 都不等位,命名为 *xa20*。

高东迎等^[20]用我国杂交稻恢复系明恢 63,取其成熟胚进行组培,在继代培养中以白叶枯病菌液作

为选择压进行离体筛选,获得了抗病的体细胞无性变异系 HX3。HX3 有较广的抗谱,与 *Xa1*、*Xa2*、*Xa3*、*Xa4*、*Xa7*、*Xa10*、*Xa14*、*Xa21* 等 13 个白叶枯病主要显性抗病基因的抗性反应不同,用中国病原型代表菌株(浙 173)与其反应型相似的 3 个抗性基因 *Xa4*、*Xa7* 和 *Xa21* 进行了等位性测定,表明 HX3 携有一对新的显性基因,暂命名为 *Xa25(t)*。

2.5 源于野生稻的抗病基因

截至 2004 年已从野生稻中鉴定出以下 4 个白叶枯病抗性基因。

Xa21 是第一个从野生稻中被克隆出来的重要功能基因^[21],是当时惟一含有两个结构域的新一类抗性基因,加上它具有的广谱抗性,因而 *Xa21* 一经问世,就倍受国际同行关注。Khush 等^[22]报道其抗性供体为西非长药野生稻(*Oryza longistaminata*),在水稻分蘖后期抗当时菲律宾的全部 6 个小种。经杂交导入 IR24 后,通过回交、自交获得了 BC₄F₂ 群体,分析其中两个 F₂ 群体对菲律宾小种 1、2、4 和 6 的抗性遗传,表明其广谱抗性由一对显性基因控制,有别于已鉴定的 17 个抗性基因,被命名为 *Xa21*。后来进一步选育成携有 *Xa21* 的近等基因系 IRBB21。Ronald 等^[23]将 *Xa21* 定位于第 11 染色体上,随后该基因由 Song 等^[21]克隆,并迅速广泛应用于国内外水稻抗白叶枯病转基因育种。

Xa23 于 1998 年由章琦等鉴定^[24]。1987 年中国农业科学院与广西农业科学院合作,从普通野生稻(*Oryza rufipogon*)中筛选出一个全生育期高抗侵染所有栽培稻白叶枯病抗性基因的菲律宾小种 6 (P6)的新抗源 RBB16。通过野栽杂交、花培、回交、自交、目标基因鉴定等手段育成纯合抗病系 H4 和近等基因系 CBB23(轮回亲本为金刚 30)。2000 年育成了第 2 对携 *Xa23* 的近等基因系 CBB23(B)(轮回亲本为 IR24),便于杂交水稻的抗性改良^[24]。由于经命名的白叶枯病显性抗性基因中,仅 *Xa21* 和 *Xa23* 抗广致病菌 P6,遂重点进行这两者之间的抗谱比较、STS 检测、等位性测定、抗性遗传传递效应等研究,确定为新基因 *Xa23*,随后将其定位于第 11 染色体上^[25,26]。2001 年经国际水稻新基因命名委员会正式命名为 *Xa23*。其特点是:1) 抗谱广,抗菲律宾小种 1~10、中国致病型小种 1~7 和日本小种 1~3 共 20 个国内外白叶枯病鉴别菌株。*Xa21* 抗其中 19 个菌株,不抗菲律宾小种 10。2) 全生育期抗病,可在苗期鉴定,省地、高效、低耗,便于利用。*Xa21* 则须在分蘖末期转抗。3) 完全显性,抗性遗

传传递力强,便于育种选择^[26]。

Xa25(t) 是 IRRI 的 Amante-Bordeos 等^[27]通过种间杂交、胚拯救(embryo rescue)和回交等手段,将四倍体小粒野生稻(*O. minuta*, BBCC)的白叶枯病抗性导入栽培稻 IR31914-45-3-2 而获得的 BC₂F₄ 株系 78-1 所携带的抗性基因,该基因抗菲律宾小种 2、3、5 和 6。经 IRRI 和新加坡分子农业研究所科学家合作鉴定,认为该品系所携带的是一对显性新基因,暂命名为 *Xa25(t)*^[28]。

Xa29(t) 由谭光轩等^[29]鉴定。他们从药用野生稻(*Oryza officinalis*)渗入栽培稻的后代中,选育了抗菲律宾小种 1(PXO61)的水稻株系 B5,经与籼稻品种明恢 63 杂交,通过单粒传(single seed descent)获得了一个含有 187 个稳定纯合株系的重组自交系(recombinant inbred lines, RILs)群体。在植株孕穗期的抗白叶枯病鉴定和遗传分析表明,B5 对 PXO61 的抗性受控于 1 对显性基因。根据 RILs 群体的抗病性表型鉴定数据及分子标记连锁图谱,将 B5 携有的抗白叶枯病基因定位于第 1 染色体短臂的 C904 和 R596 之间,其遗传距离为 1.3 cM。其基因座不同于已报道的所有抗白叶枯病基因,是 1 对新的显性抗病基因,暂被命名为 *Xa29(t)*。

2.6 源于中国品种的抗病基因

Xa22(t)。Lin 等^[30]研究了云南品种扎昌龙的抗性遗传,该品种在成株期对我国致病型、和、菲律宾小种 1、3、4、5 和 6,日本小种、和的 12 个代表菌株具有抗至中等抗性,由 1 对显性基因控制,分别与 *Xa1*、*Xa2* 和 *Xa14* 独立遗传,与 *Xa4* 呈连锁遗传,其重组率为 (13.3 ± 4.5)%,为 1 对新的显性抗病基因,该基因被定位于第 11 染色体短臂末端,与最近的 RFLP 分子标记 R543 的图距为 7.1 cM,被定名为 *Xa22(t)*。

Xa25(t)。Chen 等^[31]报道了明恢 63 在全生育期高抗菲律宾小种 9。遗传分析表明它对小种 9 的抗性由 1 对显性基因控制。通过抗/感组合单粒传获得 241 个重组自交系(RILs)群体,进行了 RFLP 分子标记定位。该基因被定位于第 12 染色体上的两个分子标记 R887 和 G1314 之间,与两者的图距分别为 2.5 cM 和 7.3 cM。迄今在第 12 染色体上还未发现任何 *Xa* 抗性基因,应为 1 对新的显性基因,暂命名为 *Xa25(t)*。

Xa26(t)。Yang 等^[32]报道明恢 63 除携有 1 对全生育期控制菲律宾小种 9 的新基因 *Xa25(t)* 之外,还有 1 对在苗期和孕穗期都抗中国菌株 JL691

的显性单基因 $Xa26(t)$, 该抗性基因座的一端与 SSR 分子标记 RM224 的图距为 0.21 cM, 另一端与两个共分离的 RFLP 分子标记 Y6855RA 和 S12886 的图距为 1.47 cM, 被定位于第 11 染色体上, 与 $Xa4$ 紧密连锁。该基因已由 Sun 等于 2004 年克隆^[33]。

截至 2005 年 6 月, 已发掘和鉴定了 30 个稻白叶枯病抗性基因。包括 3 个基因均被暂定名为 $Xa25(t)$: 一个来源于抗菲律宾小种 2、3、5 和 6 的小粒野生稻; 第 2 个是定位于第 12 染色体源于栽培稻明恢 63, 两者的抗谱差异很大, 应该是不同的基因; 第 3 个是源于明恢 63 的体细胞单克隆突变体 HX3。此外, 还有一个来自越南品种 Nep Bha Bong 的隐性基因 $xa26(t)$ 以及也是源于明恢 63 的显性基因 $Xa26(t)$, 需要重新排名。在这 30 个基因中, 包括 21 个显性 (Xa) 和 9 个隐性 (xa) 基因; 13 个基因与其所对应的菌系表现全生育期抗性, 15 个表现成株期抗性, $Xa21$ 和 $Xa25(t)$ (*O. minuta*) 为分蘖末期表达, 17 个抗性基因已被定位, 即第 11 染色体上有 7 个, $Xa3$ 、 $Xa4$ 、 $Xa10$ 、 $Xa21$ 、 $Xa22(t)$ 、 $Xa23$ 和 $Xa26$; 第 4 染色体上有 4 个, $Xa1$ 、 $Xa2$ 、 $Xa12$ 和 $Xa14$; 第 5 染色体上有 2 个, $xa5$ 和 $xa13$; 第 6 染色体上有 $Xa7$ 和 $Xa27$; 第 12 染色上有 $Xa25(t)$; 第 1 染色体上有 $Xa29(t)$ 。已被克隆的抗性基因 4 个, 即 $Xa1$ 、 $xa5$ ^[34]、 $Xa21$ 、 $Xa26$ 和 $Xa27$ ^[35]。现将 30 个基因的代表品种、用以鉴定的菌株、染色体定位、分子标记等基本信息汇总于表 1, 便于查考。

3 合理应用抗性基因

人们从半个多世纪的抗白叶枯病育种中积累了宝贵经验, 也一直面临着对付病菌群体迅速变异和提供足以抵御多个病菌致病型的广抗谱品种的挑战。有效利用抗病基因和保持抗性基因的持久抗性是值得关注的问题。

3.1 抗病基因与病原菌的互动信息

一些基因曾经成功地控制了白叶枯病的为害。例如在亚洲许多国家大面积应用的携带 $Xa4$ 基因的品种, $Xa1$ 和 $Xa3$ 在日本和韩国的应用都有效地控制了此病的为害, 但是后来都遭受新致病菌的侵袭而丧失了抗性。一个抗病基因常在几年大面积推广应用之后, 因新致病菌频率的上升和袭击而丧失抗性。另外, 人为的混杂或自然退化也是品种抗性水平下降的一个原因, 致使一些应用过于集中的抗性基因使用寿命大大缩短。历史的教训代价沉重,

但却在不断重演。当全世界广泛利用的 $Xa4$ 基因在亚洲许多国家丧失抗性之际, 广谱抗性基因 $Xa21$ 一经推出, 即被竞相应用。遗憾的是一些国家已经出现了能侵染该基因的菌群。Marella 等^[36]报道曾高抗印度 17 个州和全部菲律宾 6 个小种的 $Xa21$, 已对东印度 3 个地区 50% 的菌株感病。Lee 等^[37]报道 $Xa21$ 在韩国刚投放时, 就对 1987~1989 年采集的 15% 的菌株感病, 几年之后, 在 1994~1996 年采集的菌株中竟有 96% 能侵袭 $Xa21$ 。 $Xa21$ 在韩国的遭遇显然是源于该国原来就有侵染 $Xa21$ 的毒性菌株, 随着携带 $Xa21$ 基因品种推广面积不断扩大, 毒性菌株的频率必然迅速增长。曾列先等^[38]报道广东省致病型和也能侵染 $Xa21$, 这些信息足以表明寄主抗性基因与病菌致病基因之间连续互动的激烈较量, 抗性水平越高的基因, 对病原菌的选择压越强, 以致很快诱发新的毒性菌群(如印度), 或使原来处于微小群体的毒性菌群迅速发展(如韩国)。事实充分证明, 病菌群体结构变化的测报工作是抗病基因应用前后不可缺少的信息渠道, 是合理利用抗性基因的重要依据。

3.2 抗性基因的轮换利用

育种家们在理论与实践早已重视抗病基因的轮换利用或进行抗性基因聚合来加强抗性力度。早在 20 世纪 70 年代末朱立宏等^[39]就开始采用 DV85、DV86、DZ78 等携带 $Xa7$ 、 $Xa5$ 的抗源, 育成一批抗病品系。近年翟文学等^[40]、吴家道等^[41]、曹立勇等^[42]通过常规杂交结合分子标记辅助选择, 将 $Xa21$ 导入杂交稻或常规稻, 育成一批改良型抗病品系。携带 $Xa23$ 基因的品系 CBB23(B) 或中野 5112 等都成为育种计划的供体^[26]。这些广抗谱基因的利用, 将拓宽我国白叶枯病抗性遗传基础。随着研究的深入, 基因的定位、克隆, 抗病新基因的不断发掘, 日益丰富的遗传资源, 将提供更宽的选择空间, 进行合理的基因轮换。

3.3 抗病基因的合理部署

国内外大量研究证实了水稻白叶枯病原菌群体遗传结构的亚群之间存在明显的地区差别。通过植病学家提供白叶枯病病菌群体变化的连续观察信息, 掌握本国或地区致病型(小种)优势菌群的分布和消长情况, 才能进行抗病基因合理部署和交叉利用, 或采用基因累加系、创造品种抗性遗传多样性或基因屏障, 实现合理利用和延长抗病基因的寿命。

截至 2005 年 6 月, 已鉴定了 30 个类型丰富的抗白叶枯病基因, 拓宽了抗性遗传改良基因源, 为基

表 1 截至 2005 年 6 月已鉴定的稻白叶枯病抗性基因

Table 1. Summary of resistance genes to bacterial blight identified in rice up to June 2005.

鉴定基因 Gene identified	原命名 Original name	所用菌株 (小种) Strain (race) used	代表品种 Representative variety	染色体 Chr.	连锁标记 Linked marker	参考文献 Reference
<i>Xa1</i> [#]		日本菌株 X-17	黄玉, Java14	4	C600 (0 cM) ,XNpb235 (0 cM) ,U08750 (1.5 cM)	Yoshimura <i>et al.</i> ^[43]
<i>Xa2</i>		日本菌株 X-17, X-14	Rantai Emas 2	4	XNpb197, XNpb235	Yoshimura <i>et al.</i> ^[44]
<i>Xa3</i> [*]	<i>Xa_w</i>	印尼菌株 T7174, T7147, T7133	早生爱国 3, Java 14	11	XNpb181 (2.3 cM) , XNpb186, Gl81	Yoshimura <i>et al.</i> ^[45]
	<i>Xa4^b</i>	菲律宾菌株 PX061 (1)	Semora Mangga			Librogo <i>et al.</i> (1976)
	<i>Xa6</i>	菲律宾菌株 PX025 (1)	Zenith			Sidhu 和 Khush (1978)
	<i>xa9</i>	菲律宾菌株 PX061 (1)	Sateng			Singh <i>et al.</i> (1983)
<i>Xa4</i>		菲律宾菌株 PX025 (1)	T KM-6, IR20 ,IR22	11	XNpb181 (1.7 cM) , XNpb78 (1.7 cM) , Gl81 ,M55	Yoshimura <i>et al.</i> ^[45]
	<i>Xa4^c</i>	菲律宾菌株 PX061 (1)	Sigadis			Sidhu <i>et al.</i> (1978)
<i>xa5</i> [#]		菲律宾菌株 PX025 (1)	DZ192, IR1545-339	5	RG556 (< 1 cM) , RG207 (< 1 cM) , RM122 (0.7 cM) , RM390 (0.4 cM)	Petpisit <i>et al.</i> (1977) Yoshimura <i>et al.</i> ^[46] McCouch <i>et al.</i> ^[47]
						Iyer <i>et al.</i> ^[34]
<i>Xa7</i> [*]		菲律宾菌株 PX061 (1)	DV85, DV86, DZ78	6	Gl091 (6.0 cM) AFLP31-10 (3 cM)	Kaji <i>et al.</i> ^[48] Borines <i>et al.</i> ^[49]
<i>xa8</i> [*]		菲律宾菌株 PX061 (1)	PI231128	未定位		Sidhu <i>et al.</i> (1978)
<i>Xa10</i>		菲律宾 4 个小种	Cas209	11	O072000 (5.3 cM)	Yoshimura <i>et al.</i> ^[50] Yoshimura <i>et al.</i> ^[43]
<i>Xa11</i> [*]	<i>Xa_{pt}</i>	印尼菌株 T7174	IR944-102-2-3	未定位		Ogawa <i>et al.</i> (1986)
<i>Xa12</i> [*]	<i>Xa_{kg}</i>	印尼菌株 Xo-7306 (V)	黄玉, Java 14	4		Ogawa <i>et al.</i> (1978)
<i>xa13</i>		菲律宾小种 1,2,4,6	BJ1	5	9.7 % - <i>xa5</i>	Ogawa <i>et al.</i> ^[3] Sahu <i>et al.</i> (1989) Mir <i>et al.</i> ^[4]
						谭振波等 ^[10]
<i>Xa14</i>		菲律宾小种 3,5	TN1	4	RG620 (20.1 cM)	Nakai <i>et al.</i> ^[16]
<i>xa15</i> [*]		日本小种 , , ,	M41 诱变体	未定位		Noda <i>et al.</i> ^[12]
<i>Xa16</i> [*]		日本小种	Tetep	未定位		Ogawa <i>et al.</i> ^[13]
<i>Xa17</i> [*]		日本小种	阿苏稔	未定位		Yamamoto <i>et al.</i> ^[14]
<i>Xa18</i> [*]		缅甸菌株	IR24 ,密阳 23, 丰锦	未定位		Taura <i>et al.</i> ^[18]
<i>xa19</i> [*]		6 个菲律宾小种	IR24 的诱变体 XM5	未定位		Taura <i>et al.</i> ^[19]
<i>xa20</i> ^{**}		6 个菲律宾小种	IR24 的诱变体 XM6	未定位		Ronald <i>et al.</i> ^[51]
<i>Xa21</i> ^{** ,#}		菲律宾小种 1,2,4,6	长药野生稻 (IR-BB-21)	11	RG103 (0 cM) ,248	Lin <i>et al.</i> ^[29]
<i>Xa22</i> (t) [*]			扎昌龙	11	CR543 (7.1 cM) , RZ536 (10.7 cM)	
						Zhang <i>et al.</i> ^[23,24] 潘海军等 ^[25]
<i>Xa23</i>		菲律宾小种 6	普通野生稻 (CBB23)	11	OSR (5.4 cM) , RM206 (1.9 cM)	Khush 和 Angele ^[8]
<i>xa24</i> (t)		4 个菲律宾小种 1,2,4,6	DV85, DV86, Aus295	未定位		
<i>Xa25</i> (t) ^{**}			小粒野生稻 78-15	未定位		陈艳等 ^[52]
<i>Xa25</i>		菲律宾小种 9	明恢 63	12	Gl314 (7.3 cM)	Chen <i>et al.</i> ^[31]
<i>Xa25</i> (t) [*]		抗菲律宾小种 1,3,4, 和中国 型菌	明恢 63 体细胞 无性系突变体 HX3	未定位		Gao <i>et al.</i> ^[20]
<i>xa26</i> (t) [*]		中抗菲律宾小种 1~3, 抗菲律宾小种 5	Nep Bha Bong	未定位		Lee <i>et al.</i> ^[15]
<i>Xa26</i> (t) [#]		中国菌株 JL691	明恢 63	11	RM224 (0.21 cM)	Yang <i>et al.</i> ^[32] Sun <i>et al.</i> ^[33]
						Lee <i>et al.</i> ^[15]
<i>Xa27</i> (t) ^{** ,#}		菲律宾小种 2,5	Arai Rai	6	M964 (0 cM)	Gu <i>et al.</i> ^[35,53]
						Lee <i>et al.</i> ^[15]
<i>xa28</i> (t) [*]		菲律宾小种 2	Lota sail	未定位		谭光轩等 ^[29]
<i>xa29</i> (t) [*]		菲律宾小种 1	药用野生稻	1		

Xa1 至 *Xa21* 来自 Ogawa(1993) , 其他由作者补遗。*成抗基因; **分蘖后期表达抗性; # 已克隆。
Information of *Xa1* to *Xa21* based on Ogawa(1993) , and the others were supplemented by author. * Adult resistance gene; ** Showing resistance at the later-tillering stage; # Cloned.

因轮换、累加提供了选择基础。在这些基因中,抗谱较宽的优异基因 *Xa21* 正在我国广泛利用,其抗性尚处在高峰状态,需要注意推广地区的菌群变化情况。*Xa23* 是个十分优异的抗性基因,正是因为它具有高度抗性,未来遭遇致病菌群的袭击是不可避免的,不宜集中利用。有些来自特定生态环境的抗性基因,长期与当地白叶枯病菌群协同进化,形成了优异的抗性。如源于云南地方稻种的抗病基因 *Xa22(t)* (扎昌龙),不仅抗我国致病型 、 、 、 ,并抗云南省的全部 7 个白叶枯病致病型,应是个适应性好的优异地区抗病基因。从全局出发,应与植物病理学家密切合作,针对性地将 *Xa21* 与 *Xa23*、*Xa22(t)*、*Xa7*、*xal3*、*Xa24* 等抗病基因进行轮换利用和合理布局,利用在高峰期的 *Xa23*/*Xa21* 这些优异的抗病基因,及时、因地制宜地逐步累加其他新的抗病基因。

全国年度小麦条锈菌生理小种监测结果面向育种家的做法很值得借鉴,根据各地病菌致病型(小种)变化情况,抢在病菌小种积微见著之前,用携有不同抗病基因的品种有计划地进行轮换种植,做到地区内外品种布局合理,从时间和空间上切断病菌毒力新小种的定向适应、选择、繁衍和发展,也是我国抗水稻白叶枯病育种所期望实现的目标。

参考文献:

- Ogawa T. Methods and strategy for monitoring race distribution and identification of resistance genes to bacterial leaf blight (*Xanthomonas campestris* pv. *oryzae*) in rice. *JARQ*, 1993, 27 (2): 71 - 80.
- Mew T W, Vera Cruz C M, Reyes R C. Interaction of *Xanthomonas campestris* pv. *oryzae* and a resistant rice cultivar. *Phytopathology*, 1982, 72(7): 786 - 789.
- Ogawa T, Lin L, Tabien R E, et al. A new recessive gene for resistance to bacterial blight of rice. *Rice Genet Newsl*, 1987, 4: 98 - 100.
- Mir G N, Khush G S. Genetics of resistance to bacterial blight in rice (*Oryza sativa* L.). *Indian J Genet Plant Breeding*, 1991, 51(1): 72 - 78.
- Sidhu G S, Khush G S, Mew T W. Genetic analysis of bacterial blight resistance in seventy-four cultivars of rice, *Oryza sativa* L. *Theor Appl Genet*, 1978, 53: 105 - 111.
- Sidhu G S, Khush G S, Mew T W. Genetic analysis of resistance to bacterial blight in seventy cultivars of rice, *Oryza sativa* L., from Indonesia. *Crop Improv*, 1979, 6(1): 19 - 25.
- Mir G N, Khush G S. Genetics of resistance to bacterial blight in rice cultivar DV86. *Crop Res*, 1990, 3(2): 194 - 198.
- Khush G S, Angeles E R. A new gene for resistance to race 6 of bacterial blight in rice, *Oryza sativa* L. *Rice Genet Newsl*, 1999, 16: 92 - 93.
- Taura S, Ogawa T, Tabien R E, et al. The specific reaction of Taizhung Native 1 to Philippine races of bacterial blight and inheritance of resistance to race 5 (PXO 112). *Rice Genet Newsl*, 1987, 4: 101 - 102.
- 谭震波, 章琦, 朱立煌, 等. 水稻抗白叶枯病基因 *Xa14* 在分子标记连锁图上的定位. 遗传, 1998, 20(6): 30 - 33.
- Sakaguchi S. Linkage studies on the resistance to bacterial leaf blight, *Xanthomonas oryzae* (Uyeda et Yishiyama) Dowson, in rice. *Bull Natl Inst Agric Sci*, 1967, D16: 1 - 18.
- Noda T, Ohuchi A. A new pathogenic race of *Xanthomonas campestris* pv. *oryzae* and inheritance of resistance of differential rice variety, Tetep to it. *Ann Phytopathol Soc Jpn*, 1989, 55: 201 - 207.
- Ogawa T, Yamamoto T. Resistance gene of rice cultivar, Asominori to bacterial blight of rice. *Jpn J Breeding*, 1989, 39 (suppl 1): 196 - 197.
- Yamamoto T, Ogawa T. Inheritance of resistance in rice cultivars, Toyonishiki, Milyang 23 and IR24 to Myanmar isolates of bacterial leaf blight pathogen. *JARQ*, 1990, 24: 74 - 77.
- Lee K S, Rasabandith S, Angeles E R, et al. Inheritance of resistance to bacterial blight in 21 cultivars of rice. *Phytopathology*, 2003, 93(2): 147 - 152.
- Nakai H, Kuwahara M, Saito M. Studies of an induced mutant resistant to multiple races of bacterial leaf blight. *Rice Genet Newsl*, 1988, 5: 101 - 103.
- Ikeda R, Tabien R N, Ogawa T. Linkage analysis of resistance genes to bacterial blight in rice. *JARQ*, 1995, 29: 137 - 142.
- Taura S, Ogawa T, Yoshimura A, et al. Identification of a recessive resistance gene in induced mutant line XM5 of rice to rice bacterial blight. *Jpn J Breeding*, 1991, 41: 427 - 432.
- Taura S, Ogawa T, Yoshimura A, et al. Identification of a recessive gene to rice bacterial blight of mutant line XM6, *Oryza sativa* L. *Jpn J Breeding*, 1992, 42: 7 - 13.
- Gao D Y, Xu Z G, Chen Z Y, et al. Identification of a new gene for resistance to bacterial blight in a somaclonal mutant HX-3 (*indica*). *Rice Genet Newsl*, 2001, 18: 66 - 68.
- Song W Y, Wang G L, Ronald P, et al. A receptor kinase-like protein encoded by the rice disease resistance gene *Xa21*. *Science*, 1995, 270: 1804 - 1806.
- Khush G S, Bacalangco E, Ogawa T. A new gene for resistance to bacterial blight from *O. longistaminata*. *Rice Genet Newsl*, 1990, 7: 121 - 22.
- Zhang Q, Lin S C, Zhao B Y, et al. Identification and tagging a new gene for resistance to bacterial blight (*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*) from *O. rufipogon*. *Rice Genet Newsl*, 1998, 15: 138 - 142.
- Zhang Q, Wang C L, Zhao K J, et al. Development of near-isogenic line CBB23 with new resistance gene to bacterial blight in rice and its application. *Chinese J Rice Sci* (中国水稻科学), 2002, 16(3): 206 - 210.

- 25 潘海军,王春莲,赵开军,等. 水稻抗白叶枯病基因 *Xa23* 的 PCR 分子标记及辅助选择. 作物学报, 2003, 29(4): 501 - 507.
- 26 Zhang Q, Wang C L, Zhao K J, *et al.* The effectiveness of advanced rice lines with new resistance gene *Xa23* to rice bacterial blight. *Rice Genet Newsl*, 2001, 18: 71 - 73.
- 27 Amante-Bordeos A, Sitch L A, Nelson R, *et al.* Transfer of bacterial blight and blast resistance from the tetraploid wild rice, *Oryza minuta* to cultivated rice, *Oryza sativa*. *Theor Appl Genet*, 1998, 84: 345 - 354.
- 28 Ying F, Wang Z, Siew H S, *et al.* Genetic mapping of a novel rice bacterial blight resistance gene. In: Concurrent Sessions of International Rice Genetics Symposium. Held at IRRI on 22 - 27 October 2000. Manila: IRRI, 2000.
- 29 谭光轩,任翔,翁清妹,等. 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.
- 30 Lin X H, Zhang D P, Xie Y F, *et al.* Identifying and mapping a new gene for bacterial blight resistance in rice based on RFLP markers. *Phytopathology*, 1996, 86: 1156 - 1159.
- 31 Chen H L, Wang S P, Zhang Q F. New gene for bacterial blight resistance in rice located on chromosome 12 identified from Minghui 63, an elite restorer line. *Phytopathology*, 2002, 92(7): 750 - 754.
- 32 Yang Z F, Sun X L, Wang S P, *et al.* Genetic and physical mapping of a new gene for bacterial blight resistance in rice. *Theor Appl Genet*, 2003, 106: 1467 - 1472.
- 33 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. *Plant J*, 2004, 37: 517-527.
- 34 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.
- 35 Gu K, Yang B, Tian D, *et al.* *R* gene expression induced by a type-III effector triggers disease resistance in rice. *Nature*, 2005, 435: 1122 - 1125.
- 36 Marella L S, Vera C M, Bernardo M A, *et al.* Identification of resistance genes effective against rice bacterial blight pathogen in eastern India. *Plant Dis*, 2001, 85(5): 506 - 512.
- 37 Lee S W, Choi S H, Han S S, *et al.* Distribution of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* strains virulent to *Xa21* in Korea. *Phytopathology*, 1999, 89: 928 - 933.
- 38 曾列先,黄少华,伍尚忠,等. IRBB21 (*Xa21*) 对广东稻白叶枯病菌 5 个小种的抗性反应. 植物保护学报, 2002, 29(2): 97 - 100.
- 39 周毓珍,朱立宏. 水稻抗白叶枯病遗传研究. 几个中间抗源的转育定位. 南京农业大学学报, 1985, (3): 10 - 16.
- 40 Zhai W X, Li X B, Tian W Z, *et al.* Introduction of a rice bacterial blight gene, *Xa21* into five Chinese rice varieties through an *Agrobacterium*-mediated system. *Science in China*, 2000, 43(4): 361 - 368.
- 41 吴家道,杨剑波,许传万,等. 水稻抗白叶枯病基因 *Xa21* 转基因水稻及其杂交稻研究. 作物学报, 2001, 27(1): 29 - 34.
- 42 曹立勇,庄杰云,占小登,等. 抗白叶枯病杂交水稻的分子标记辅助育种. 中国水稻科学, 2003, 17(2): 184 - 186.
- 43 Yoshimura S, Yamanouchi U, Kurata N, *et al.* Identification of a YAC clone carrying the *Xal* allele, a bacterial blight resistance gene in rice. *Theor Appl Genet*, 1996, 93: 117 - 122.
- 44 Yoshimura S, Yoshimura A, Saito A, *et al.* RFLP analysis of introgressed chromosomal segments in three near-isogenic line of rice for bacterial blight resistance genes, *Xa1*, *Xa3*, and *Xa4*. *Jpn J Genet*, 1992, 67: 29 - 37.
- 45 Yoshimura S, Yoshimura A, Iwata N, *et al.* Tagging and combining bacterial blight resistance genes in rice using RAPD and RFLP markers. *Mol Breeding*, 1995, 1: 375 - 387.
- 46 Yoshimura A, Ideta O, Takebayashi S, *et al.* Integration of RFLP and conventional maps in rice. The location of *gt1* and *xa5*. *Jpn J Breeding*, 1992, 42 (suppl 2): 124 - 125. (in Japanese)
- 47 McCouch S R, Abenes M L, Angeles R, *et al.* Molecular tagging of a resistance gene, *xa5*, for resistance to bacterial blight of rice. *Rice Genet Newsl*, 1991, 8: 143 - 145.
- 48 Kaji R, Ogawa T. Identification of the located chromosome of the resistance gene *Xa7* to bacterial leaf blight in rice. *Jpn J Breeding*, 1995, 45 (suppl 1): 79. (in Japanese)
- 49 Borines L, Redona E, Porter B, *et al.* Molecular markers for detecting bacterial blight resistance genes in maintainer lines of rice hybrids. In: Khush G S, Brar D S, Hardy B. Advance in Rice Genetics. Supplement to Rice Genetics. Proceedings of the Fourth International Rice Genetics Symposium, 22 - 37 October 2000, Los Banos, Philippines: IRRI, 2001. 245 - 247.
- 50 Yoshimura A, Mew T W, Khush G S, *et al.* Inheritance of resistance to bacterial blight in rice cultivar Cas 209. *Phytopathology*, 1983, 73: 1409 - 1412.
- 51 Ronald R C, Tanksley D. Genetic and physical mapping of the bacterial blight resistance gene *Xa21*. *Rice Genet Newsl*, 1991, 8: 142 - 143.
- 52 陈艳,胡军,钱韦,等. 水稻白叶枯病抗性基因 *Xa_{min}(t)* 的抗谱鉴定及其分子标记的筛选. 自然科学进展, 2003, 13(9): 1001 - 1004.
- 53 Gu K, Tian D, Yang F, *et al.* High-resolution genetic mapping of *Xa27(t)*, a new bacterial blight resistance gene in rice, *Oryza sativa* L. *Theor Appl Genet*, 2004, 108(5): 800 - 807.