

华南稻区抗白叶枯病育种研究现状与展望

苗哲宁[#] 陈积金[#] 李自明 刘毅^{*} 罗利军

(上海市农业生物基因中心, 上海 201106; [#]共同第一作者; ^{*}通信作者, email: ly07@sagc.org.cn)

Advances and Prospects in Breeding Bacterial Blight-resistant Rice in South China

MIAO Zhening[#], CHEN Jijin[#], LI Ziming, LIU Yi^{*}, LUO Lijun

(Shanghai Agrobiological Gene Center, Shanghai 201106, China; [#]These authors contributed equally to this work; ^{*}Corresponding authors, email: ly07@sagc.org.cn)

Abstract: Bacterial blight (caused by *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*) poses a serious threat to global rice production. In recent years, the prevalence of bacterial blight has been increasing in the South China rice-growing region, posing significant challenges to rice production safety. This study reviews the predominant pathotypes of bacterial blight isolates in the South China rice region, evaluates the bacterial blight resistance of commercially released rice varieties in this region, and summarizes the technologies and applications for improving broad-spectrum resistance to this disease. By systematically analyzing the pathogenic variation across subregions and the differences in variety resistance, this work aims to provide targeted breeding recommendations and practical references for enhancing resistance to bacterial blight. Finally, prospects for breeding bacterial blight-resistant rice varieties in South China are outlined.

Keywords: South China rice-growing region; bacterial blight; dominant pathotype; resistance gene; breeding application

摘要: 水稻白叶枯病(*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*)是严重威胁全球水稻生产安全的细菌性病害。近年来, 华南稻区白叶枯病的流行趋势逐渐上升, 给水稻安全生产带来了巨大挑战。本文梳理了华南稻区白叶枯病菌株的优势致病型, 分析了华南稻区审定品种白叶枯病抗性, 综述了广谱白叶枯病抗性改良技术及其应用。旨在通过系统分析华南不同稻区白叶枯病菌的致病型和品种抗性差异, 为提高品种对白叶枯病抗性提供针对性育种建议参考。最后, 展望了华南稻区抗白叶枯病改良育种的未来方向。

关键词: 华南稻区; 白叶枯病; 优势致病型; 抗病基因; 育种应用

1 华南稻区白叶枯病菌致病型

1.1 华南稻区白叶枯病发生与流行

水稻白叶枯病(*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*, Xoo)于 1884 年首次在日本发现, 现已广泛分布于全球各主要水稻产区, 该病是损失挽回率最低的水稻病害之一, 白叶枯病可致水稻减产 50%以上^[1]。白叶枯病菌通过灌溉水和暴风雨传播, 经伤口和水孔进入水稻维管束, 引起系统性侵染^[2]。病症因品种抗性、发病条件、侵入时期及部位等因素而异, 以叶枯型最为常见^[3]。病害可在水稻整个生长周期内发生, 孕穗期最为严重^[4]。

我国华南稻区降水时空分布不均, 夏季台风伴随的持续强降雨和涝害增加了病害流行的风险^[5]。

当流行频率上升至 20%时, 病菌会逐渐克服品种抗性^[6]。近年来, 华南地区双季连作和复种指数高, 在大规模生产上, 长期种植仅携带单一抗病基因的品种, 会显著增加病菌小种的定向选择压力, 进而加速其致病性变异并促进毒力增强^[7, 8]。华南稻区白叶枯病流行呈上升趋势, 该病害也成为华南稻区主要病害之一^[9, 10]。

1.2 华南稻区白叶枯病菌致病型

华南稻区水稻白叶枯病菌致病力持续分化并呈动态变异趋势^[5, 7]。系统掌握病原菌致病型的区域分布格局, 是制定科学、有效抗病育种策略与抗性基因合理部署的关键。华南稻区已报道并监测到多种致病型, 包括 I、II、III、IV、V 和 IX 型, 鉴别寄主体系参考杨万风和方中达^[11, 12]。整体上, 华南

收稿日期: 2025-01-17; 修改稿收到日期: 2025-02-16。

基金项目: 上海市“科技创新行动计划”农业领域项目(23N11900100)。

稻区白叶枯病菌致病型变化情况：2004 年之前，华南稻区的病原菌多态性较低但变化迅速，主要优势菌系是 I、II、III 型^[8]。2004–2014 年间，IV 型菌出现频率最高，分布面甚广，为广东的优势致病型^[13]；2014 年至 2017 年，V 型菌在广西、广东、海南等地均有分布，逐渐成为华南稻区优势菌系^[14]。近年来，强毒菌系 IX 型菌的发生频率不断增加，从 2004 年的 5.70% 增至 2021 年的 72.28%，远超过其他致病型，至此 IX 型菌作为致病性最广的强毒菌系与 V 型菌完成交替，成为华南与浙江稻作区的优势致病型^[7]。

广西的优势致病型为 IV 型菌，发生频率达 77.78%^[15]。1999–2002 年间，致病力更强的 V 型菌株呈现出逐年上升的趋势，同时一些原本对 IV 型菌株具有抗性的水稻品种逐渐变为感病品种^[16]。来自广西的先恢 207、谷丰 B 和明恢 63 等 25 份主要育种亲本对白叶枯 IV 型菌均无抗性^[17]。研究表明，抗白叶枯病单基因系及近等基因系 IRBB5、IRBB7 和 CBB23 对广西 IV 型菌和 IX 型菌均表现出良好的抗性，其中 *xa5*、*Xa7* 和 *Xa23* 被鉴定为广西地区的有效抗病基因，特别是 *xa5* 基因对广西地区的菌株均具有普遍良好的抗性，可作为优质抗病资源进行开发和利用^[11, 15, 18]。2004 年以前，广东的优势致病型为 IV 型菌^[13]。2005 年，在广东发现了 VIII 型强致病新菌系^[19]。截至 2017 年，V 型菌已成为广东地区的新优势致病型^[20]，且广东主要栽培品种对 V 型菌普遍缺乏抗性^[20]。海南地处热带，台风频发，也是水稻白叶枯病重灾区。根据杨万风等^[11]的方法鉴别致病型，海南优势致病菌株可以归为 R8，其中 2 号是优势致病类型^[21]，*xa5*、*Xa7*、*Xa23*、*Xa27* 基

因对其具有抗性。针对 V 型、IV 型和强毒菌系 IX 型菌，华南稻区建议选用 *Xa23*、*Xa7*、*Xa27* 和 *xa5* 基因用于抗病育种^[14, 22, 23]。

2 华南稻区审定品种的白叶枯病抗性分析

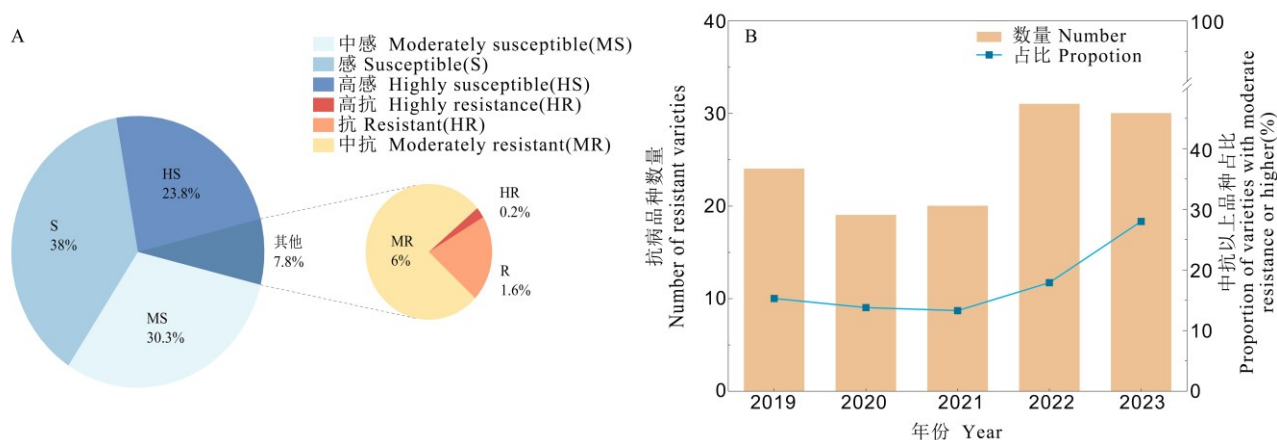
通过查询国家水稻数据中心 (<http://www.ricedata.cn/variety/>) 网站，笔者统计分析华南稻区三个省份 2019 至 2023 年审定 1546 个水稻品种的白叶枯病抗性级别和产量表现。其中包括广东 453 个、广西 1009 个和海南 84 个品种，为华南稻区抗白叶枯病新品种选育提供参考。

2.1 抗性频率分析

2019 至 2023 年，整体上，华南稻区审定品种抗病频率仅为 7.8%，中抗品种贡献值最高，抗病频率为 6%，感病和高感品种占到 61.8% (图 1-A)。广东、广西和海南审定品种抗病频率分别为 16.5%、4.5% 和 5.7%；结果显示，华南稻区整体白叶枯病抗性表现较差，相比广西和海南省，广东审定品种的白叶枯病抗性表现较好。

华南稻区审定品种以籼稻为主，根据不同生态型可分为早造和晚造。其中，仅广西有粳稻类型品种 18 个，抗病品种频率为 16.7%。华南稻区早造和晚造品种的抗病频率相近，分别为 21% 和 23%；其中，广西不同生态型品种抗病频率均为 4%；广东晚造品种抗性频率为 19%，比早造高 5 个百分点；海南早造品种抗病频率为 4%，晚造品种全部感白叶枯病 (表 1)。

相较于广西和海南，广东籼稻不同生态型品种抗病频率均最高，海南品种抗性最差，粳型晚造品



A: 抗病品种和感病品种占比; B: 抗病品种占比变化趋势。

A, Proportion of resistant and susceptible varieties; B, Trend in proportion of resistant varieties.

图 1 2019–2023 年海南、广东和广西省审定品种整体白叶枯病抗性表现

Fig. 1. Bacterial blight resistance of approved varieties in Hainan, Guangdong, and Guangxi (2019–2023)

表 1 华南稻区籼稻品种不同生态型白叶枯病抗性表现

Table 1. Bacterial blight resistance of different ecological types in *indica* rice varieties from South China

省份 Province	早籼组 Early <i>indica</i> group			晚籼组 Late <i>indica</i> group		
	总品种数 Total number of varieties	抗病品种数 Number of resistant varieties	抗病品种占比 Proportion of resistant varieties(%)	总品种数 Total number of varieties	抗病品种数 Number of resistant varieties	抗病品种占比 Proportion of resistant varieties (%)
广东 Guangdong	204	28	14	249	47	19
广西 Guangxi	365	14	4	502	19	4
海南 Hainan	57	2	4	27	0	0
合计 Total	626	44	21	778	66	23

种对白叶枯病全部表现感病，广东籼型晚造品种抗白叶枯病表现最好。此外，2019 至 2023 年抗病品种占比变化趋势显示，华南稻区中抗以上白叶枯病品种占比从 15.3%提升至 28%，审定品种的白叶枯病抗性水平逐渐提高(图 1-B)。华南地区水稻新品种的白叶枯病抗性仍有较大的提升空间，整体上广西和海南需增强不同生态型籼稻品种的抗性。其中，在海南省的籼稻选育中，应重点关注晚造类型的白叶枯病抗性，以弥补抗病育种的短板。

2.2 抗病基因在华南稻区品种中的分布和利用

华南稻区优势菌群的分布差异明显，育种家应明确抗性基因在水稻品种资源中的分布，针对不同的区域，选用携带不同抗病基因的抗源，有助于培育抗性品种^[3, 24]。*Xa23*、*Xa7* 和 *Xa27* 均属于执行者型抗白叶枯病基因^[25]。其中，*Xa23* 与 *Xa7* 为显性抗白叶枯病基因，可在水稻全生育期表现出较强、相对稳定的抗性^[26, 27]。*Xa27* 基因不具有全生育期抗性，具有小种特异性^[28]。*xa5* 是隐性抗病基因，不属于执行者型，同样也具有小种特异性抗性。

刘峰团队分析了广东省水稻区域试验的水稻材料和主栽品种中 *Xa7* 和 *Xa23* 抗性基因的分布，55 份水稻材料中有 33 份材料携带 *Xa23* 抗性基因，2 份材料携带 *Xa7* 抗性基因^[29]；广东省内 28 份主栽品种只有白香占携带 *Xa7*，粤晶丝苗 2 号、新黄占、五山丝苗、粤晶丝苗 2 号、华航 33 号等 8 个品种携带 *Xa23* 基因^[30]。王祯在 103 个杂交稻亲本中检测到双七占和广占 63S 含有 *Xa7* 基因^[31]。陈浩等从 153 份水稻品种中仅检测到两优 8106 和天丰优 084 两个品种含有纯合 *Xa27* 基因，所有的品种中都不含隐性 *xa5* 基因^[32]。粤农丝苗(即恢复系 R1212)是华南稻区重要的育种材料，以其为亲本育成并通过国家、省级审定或授权的水稻新品种已有 37 个，粤农丝苗具有丰产、抗病、优质等特性，中抗白叶枯病(IV型菌 3 级，V型菌 5 级)。薛曦等在粤农丝苗 11 号染色体上定位到一个白叶枯病抗性 QTL，这可能是一个未被克隆的抗白叶枯病基因^[33]。

华南稻区水稻品种中携带 *Xa23* 基因相对较多，而 *Xa7*、*Xa27* 和 *xa5* 基因使用较少。研究表明，高温能增强 *Xa7* 的抗病性^[34-36]，并且 *Xa7* 对华南稻区 IV型优势致病型具有良好的抗病表现^[37]。因此，建议在华南地区充分利用含有 *Xa7* 抗病基因的抗源。*xa5* 隐性基因只有纯合时才具有抗病能力，可作为常规优质稻的抗源加以利用^[38]。因此，在华南稻作区进一步开展 *Xa7*、*Xa27* 和 *xa5* 等抗源的开发与利用，可作为已广泛应用的广谱抗性基因 *Xa23* 的重要补充，从而有效提升本地区水稻对白叶枯病的抗性水平，并为华南稻区抗白叶枯病基因资源的筛选、配置与利用提供依据。

3 广谱抗白叶枯病基因育种应用

华南稻区白叶枯病菌株的多样化和致病型的不断变化使得抗病基因具有小种特异性^[39]，单一抗病基因的抗病能力有限。有研究表明 *xa5*、*Xa7* 和 *Xa23* 广谱抗性基因对 IX型菌的抗性表现呈降低趋势^[5]。为解决这一问题，聚合抗病基因是提高品种抗性及其持久性、拓宽抗谱的有效策略^[40, 41]。

3.1 多基因聚合育种的应用

在华南稻区，多基因聚合策略已广泛应用于抗白叶枯病育种^[39]。大量研究表明，与单基因导入系相比，水稻多基因聚合改良系具有更高的抗性水平^[42, 43]。先恢 207 是华南稻区使用最广泛的恢复系之一，闫成业团队通过构建携带 *Xa7*+*Xa21* 和 *Xa7*+*Xa23* 的先恢 207，实现了对白叶枯病的高效抗性^[44]。通过分子标记辅助选择和花药培养成功聚合了 *xa5* 和微效多基因，显著提升了抗病能力^[45]。此外，华占新品系聚合了 *xa5* 和 *Xa7* 抗性基因，以华占改良系为父本配制的组合表现出高产、优质和强抗病等优良性状^[46, 47]。成太辉等聚合 *xa5* 和抗稻瘟病基因，成功培育了白粳占^[48]和白丝占^[49]。Pradhan 将 4 个水稻白叶枯病抗病基因 *Xa4*、*xa5*、*xa13* 和 *Xa21* 聚合到优良品种 Ranidhan^[50]。也有相似研究

表 2 华南稻区育种推荐抗白叶枯病基因功能标记信息

Table 2. Functional markers for bacterial blight resistance genes recommended for breeding in the South China rice region

功能标记 Functional marker	正向引物(5'-3') Forward(5'-3')	反向引物(5'-3') Reverse(5'-3')	片段大小 Product size(bp)	
			抗病 Resistance	感病 Susceptible
<i>xa5</i>	GCTCGCGTTCGTTTCGTTAAC	CCACAGATACCTTATCAAACAGCT	295	0
<i>Xa7</i>	AATATATAACCCCCCCCCCCCAG	TTAATTGCCACCGATGAGGTAATCC	482, 342	0, 342
<i>Xa23</i>	CTCTTCCCTGAGTCAAAGTC	GGAGAATAACCATCTTGTCG	640	0
<i>Xa21</i>	CGATCGGTATAACAGCAAAAC	ATAGCAACTGATTGCTTGG	1400	1300
<i>Xa27</i>	TAGTGTCTAAATACAGGGACT	GAGTACTTGCTCTGATGCTC	149	174

Xa7 功能标记包含中引物, MX7-MP: ATGGCGGCCGCTGATCATCC。

The functional marker for *Xa7* includes the internal primer, MX7-MP: ATGGCGGCCGCTGATCATCC.

将 *Xa4*、*xa5*、*xa13* 和 *Xa21* 聚合到 Basmati-385^[51]。研究表明, 携带 3 个抗病基因(*Xa4*、*xa5* 和 *xa13*) 或 4 个抗病基因的水稻品系表现出最高抗病水平, 明显优于携带单个或两个基因的品系。在常规稻品种中, 白叶枯病抗性基因的聚合育种通常同时结合显性和隐性抗病基因。Sundaram 等^[52]、Joseph 等^[53] 和 Gopalakrishnan 等^[54] 都将 *Xa21* 和 *xa13* 抗病基因进行聚合。聚合后的抗病系表现出高度抗性, 同时保留了目标品种的优良农艺性状和品质特征。育种工作者应关注华南地区病菌毒性和发病动态, 针对性聚合抗病基因。本研究整理 *xa5*、*Xa7*、*Xa21*、*Xa23* 功能标记用于分子标记辅助选择抗病育种中, 这些标记由海南大学夏志辉课题组优化, 并可用于分子标记辅助选择抗病育种^[55, 56]。

3.2 基因聚合效应

水稻白叶枯病抗病基因之间存在加性效应, 多基因聚合改良系的抗性水平普遍优于单基因导入系。当病原菌中的效应蛋白基因同时变异或重组产生新致病型时才会使抗病品种丧失抗性^[46]。聚合抗病基因是提高品种抗性及其持久性的有效策略^[41]。水稻白叶枯病抗性基因可分为主效基因和微效多基因^[57], 主效基因在抗病过程中起主要作用, 而微效多基因则起辅助控制, 两类基因协同作用, 共同抵御白叶枯病病原菌的侵染^[58]。因此, 通过多基因聚合能有效扩大抗病谱。

然而, 并非所有抗病基因都能有效地累加聚合, 育种时需综合考虑抗病基因的特性及受体品种的遗传背景。隐性抗病基因 *xa5* 与 *Xa23*、*Xa27*、*Xa7* 聚合时, 病原菌的效应子 *AvrXa23*、*AvrXa27* 和 *AvrXa7* 无法利用宿主细胞的转录翻译系统, 导致 *Xa23*、*Xa27* 和 *Xa7* 无法被诱导表达, 从而失去原有的抗病性, 表现出负向的拮抗效应^[59, 60]。因此, 在多基因聚合育种中, 应优先选择具有不同抗病机制的基因进行组合。随着新的 RLK 和 NLR 基因的发掘, 可以考虑将 PTI 和 ETI 抗病机制叠加的育种策略, 以选育更加持久且广谱的抗性品种^[61]。

3.3 CRISPR-Cas9 基因编辑技术的应用

CRISPR 系统 (clustered regularly interspaced short palindromic repeat, CRISPR) 是一种细菌在自然界中用于抵御噬菌体感染和质粒转移的防御机制^[62]。CRISPR-Cas9 (CRISPR-associated protein 9) 能够在特定的 DNA 序列上切割双链 DNA, 实现基因片段的精准插入和敲除^[63]。CRISPR-Cas9 基因编辑系统已广泛应用于白叶枯病广谱抗病育种^[64-66]。

赵开军等利用 CRISPR-Cas9 介导的同源重组技术, 将 *EBE_{AvrXa23}* 元件精准插入到原本感白叶枯病的水稻品种日本晴的启动子中, 创制了对供试的 20 个白叶枯病菌小种具有广谱抗性的基因编辑株系^[64]。类似的研究显示, 南粳 46 的 *Xa23* 启动子中缺失了完整的 *EBE_{AvrXa23}* 序列, 利用 CRISPR/Cas9 技术将 *EBE_{AvrXa23}* 元件插入启动子后, 南粳 46 基因编辑株系获得了白叶枯病抗性^[67]。此外, 水稻隐性抗性位点基因 *xa5* 仅在一个氨基酸位点 (V39E) 存在差异^[38, 59]。杨兵等利用 PE5max 系统对 Kitaake 进行编辑, 成功产生 *xa5* 等位基因, 为易感水稻提供了广谱抗性^[69]。此外, 通过基因编辑技术可实现同时编辑多个感病基因, 使基因编辑株系获得更广谱且更持久的抗性。陈功友等^[5] 利用 CRISPR/Cas9 基因编辑技术, 对水稻品种 Kitaake 的感病基因 *Xa13/OsSWEET11*、*Xa25/OsSWEET13* 和 *11N3/OsSWEET14* 进行了编辑, 成功创制高抗白叶枯病的材料^[69, 70]。值得注意的是, 以上基因编辑株系的主要农艺性状未受到显著影响。与传统育种方法相比, CRISPR-Cas9 基因组编辑技术能够高效创制遗传背景纯净的广谱抗白叶枯病材料^[25]。基因编辑技术作为改良白叶枯病抗性的高效手段, 具有重要应用潜力, 应充分利用这一技术提升华南稻区品种的广谱抗性。

4 展望

随着气候的变化, 华南稻区白叶枯病呈逐年

加重的趋势,为应对病菌的快速演化和多变带来的挑战,利用分子标记辅助选择进行多基因聚合选育持久抗白叶枯病品种是经济有效的措施之一。然而聚合的基因越多,需要的群体规模、育种周期、成本也随之增加,在一定程度上也制约了多基因聚合的应用。同时,单一抗病品种的大面积种植往往会增加作物对病害的定向选择压力^[71],从而加速品种抗性丧失,最终导致白叶枯病的大面积暴发^[6, 72, 73]。与之相对,多系品种混合种植通过群体效应抑制优势小种的形成,建立作物异质系统,能够有效促进病原菌群体的稳定化选择^[74, 75],从而实现对病害流行的有效控制^[76-78]。因此,构建遗传背景一致,携带不同白叶枯病抗性基因的多系品种,是提高主推品种广谱持久抗性的有效策略。

作物育种实践证明,轮回选择是作物群体改良和种质创新最有效的方法。利用显性核不育轮回选择群体可省去人工去雄,通过不断地增加新的供体材料形成有利基因资源库,是一个基因广泛重组、具有遗传资源多样性的群体^[79],能够通过延长基因变异时间和增加优良基因重组几率,使群体内的有利基因频率得到周期性增加,在不改变配合力的情况下聚合优异基因^[80]。水稻白叶枯病抗性基因可分为主效基因和微效多基因^[57],主效基因在抗病过程中起主要作用,而微效多基因则辅助控制^[58],基于显性核不育系的轮回选择方法有利于实现白叶枯病抗性基因更高效聚合。

参考文献:

- [1] Xu X, Li Y, Xu Z, Yan J, Wang Y, Wang Y, Cheng G, Zou L, Chen G. Tale-induced immunity against the bacterial blight pathogen *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* in rice [J]. *Phytopathology Research*, 2022, 4(1): 7.
- [2] White F F, Yang B. Host and pathogen factors controlling the rice-*Xanthomonas oryzae* interaction[J]. *Plant Physiology*, 2009, 150(4): 1677-1686.
- [3] 章琦. 中国杂交水稻白叶枯病抗性的遗传改良[J]. 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[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2009, 23(2): 111-119. (in Chinese with English abstract)
- [4] 岩盆. 水稻白叶枯病的发生及防治[J]. 云南农业, 2014, 28(3): 72-73.
Yan P. Occurrence and control of rice bacterial blight[J]. *Yunnan Agriculture*, 2014, 28(3): 72-73. (in Chinese)
- [5] 陈功友, 徐正银, 杨阳阳, 邹丽芳, 朱勃. 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[J]. 上海交通大学学报(农业科学版), 2019, 37(1): 67-73.
Chen G Y, Xu Z Y, Yang Y Y, Zou L F, Zhu B. Classification of pathotypes of Chinese *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* and resistance breeding strategies for bacterial blight[J]. *Journal of Shanghai Jiao Tong University (Agricultural Science)*, 2019, 37(1): 67-73. (in Chinese)
- [6] Leung H, Zhu Y, Revilla-Molina I, Fan J X, Chen H, Pangga I, Cruz C V, Mew T W. Using genetic diversity to achieve sustainable rice disease management[J]. *Plant Disease*, 2003, 87(10): 1156-1169.
- [7] 冯爱卿, 汪聪颖, 张梅英, 陈炳, 封金奇, 陈凯玲, 汪文娟, 杨健源, 苏菁, 曾列先, 陈深, 朱小源. 中国水稻主产区白叶枯病菌致病型分析及近等基因系鉴别寄主的构建[J]. 中国农业科学, 2022, 55(21): 4175-4195.
Feng A Q, Wang C Y, Zhang M Y, Chen B, Feng J Q, Chen K L, Wang W J, Yang J Y, Su J, Zeng L X, Chen S, Zhu X Y. Pathotype analysis of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* in main rice producing regions of China and establishment of differential hosts of near-isogenic lines[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2022, 55(21): 4175-4195. (in Chinese with English abstract)
- [8] 王春连, 章琦, 周永力, 赵炳宇. 我国长江以南地区水稻白叶枯病原菌遗传多样性分析[J]. 中国水稻科学, 2001, 15(2): 131-136.
Wang C L, Zhang Q, Zhou Y L, Zhao B Y. Genetic diversity of pathogen *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* from Southern Regions of Yangtze River in China[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2001, 15(2): 131-136. (in Chinese with English abstract)
- [9] 陈深, 汪聪颖, 苏菁, 冯爱卿, 朱小源, 曾列先. 华南水稻白叶枯病菌致病性分化检测与分析[J]. 植物保护学报, 2017, 44(2): 217-222.
Chen S, Wang C Y, Su J, Feng A Q, Zhu X Y, Zeng L X. Differential detection and analysis of pathotypes and differentiation against *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* in Southern China[J]. *Journal of Plant Protection*, 2017, 44(2): 217-222. (in Chinese with English abstract)
- [10] 王华弟, 陈剑平, 严成其, 沈颖. 中国南方水稻白叶枯病发生流行动态与绿色防控技术[J]. 浙江农业学报, 2017, 29(12): 2051-2059.
Wang H D, Chen J P, Yan C Q, Shen Y. Occurrence, epidemics dynamic, green prevention and control technology of rice bacterial leaf blight in Southern China[J]. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 2017, 29(12): 2051-2059. (in Chinese with English abstract)
- [11] 杨万风, 刘红霞, 胡白石, 许志刚, 刘凤权. 中国水稻白叶枯病菌毒性变异研究[J]. 植物病理学报, 2006, 36(3): 244-248.
Yang W F, Liu H X, Hu B S, Xu Z G, Liu F Q. Virulence variation of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* on rice near-isogenic lines in China[J]. *Acta Phytopathologica Sinica*, 2006, 36(3): 244-248. (in Chinese)
- [12] 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[J]. 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[J]. *Acta Phytopathologica Sinica*, 1990, 20(2): 81-88. (in Chinese with English abstract)
- [13] 曾列先, 黄少华, 伍尚忠. 广东省水稻白叶枯病菌致病性变异动态研究[J]. 广东农业科学, 2001, 28(3): 40-42.
- Zeng L X, Huang S H, Wu S Z. Study on the variant dynamics of[J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2001, 28(3): 40-42. (in Chinese)
- [14] 田传玉, 方妍力, 沈晴, 王宏杰, 陈析丰, 郭威, 赵开军, 王春连, 纪志远. 2019-2021年我国南方稻区白叶枯病菌的毒力与遗传多样性调查研究[J]. 植物学报, 2023, 58(5): 743-749.
- Tian C Y, Fang Y L, Shen Q, Wang H J, Chen X F, Guo W, Zhao K J, Wang C L, Ji Z Y. Genotypic diversity and pathogenicity of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* isolated from Southern China in 2019-2021[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2023, 58(5): 743-749. (in Chinese with English abstract)
- [15] 李天娇. 广西水稻白叶枯病菌 2019 至 2022 年流行菌株分离与致病型鉴定及遗传多样性研究[D]. 南宁: 广西大学, 2024.
- Li T J. Isolation of the epidemic strains and identification of the pathotypes and genetic diversity of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* in Guangxi from 2019 to 2022[D]. Nanning: Guangxi University, 2024. (in Chinese with English abstract)
- [16] 岑贞陆, 黄思良, 文霞, 谢玲, 任建国, 晏卫红. 广西水稻区试品种(组合)对白叶枯病的抗性鉴定[J]. 广西农业科学, 2005, 36(1): 37-38.
- Cen Z L, Huang S L, Wen X, Xie L, Ren J G, Yan W H. Evaluation of resistance to bacterial leaf blight in rice varieties (combinations) tested in regional trials in Guangxi[J]. *Guangxi Agricultural Science*, 2005, 36(1): 37-38. (in Chinese with English abstract)
- [17] 何翎. 水稻白叶枯病抗病基因 *xa5*、*Xa7*、*Xa23* 分子标记的辅助选择[D]. 南宁: 广西大学, 2012.
- He L. Marker assisted selection of bacterial blight resistance genes *Xa5*, *Xa7*, *Xa23*[D]. Nanning: Guangxi University, 2012. (in Chinese with English abstract)
- [18] 曾列先, 杨健源, 陈深, 伍圣远, 陈珍, 朱小源. 水稻抗白叶枯病近等基因系对华南菌系的抗性研究[J]. 植物病理学报, 2006, 36(2): 177-180.
- Zeng L X, Yang J Y, Chen S, Wu S Y, Chen Z, Zhu X Y. Resistance of rice near-isogenic lines to bacterial blight strains in South China[J]. *Acta Phytopathologica Sinica*, 2006, 36(2): 177-180. (in Chinese with English abstract)
- [19] 曾列先, 朱小源, 杨健源, 伍圣远, 陈珍, 陈深. 广东水稻白叶枯病菌新致病型的发现及致病性测定[J]. 广东农业科学, 2005, 32(2): 58-59.
- Zeng L X, Zhu X Y, Yang J Y, Wu S Y, Chen Z, Chen S. A new pathotype of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* was found and tested for pathogenicity in Guangdong[J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2005, 32(2): 58-59. (in Chinese)
- [20] 成太辉, 陈深, 杨健源, 朱小源, 伍圣远, 洪启金, 曾列先. 水稻抗白叶枯病 V 型菌 *xa5* 基因利用现状及前景[J]. 广东农业科学, 2020, 47(1): 92-97.
- Cheng T H, Chen S, Yang J Y, Zhu X Y, Wu S Y, Hong Q J, Zeng L X. Utilization situation and prospect of gene *xa5* against pathotype V of rice bacterial blight[J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2020, 47(1): 92-97. (in Chinese)
- [21] 夏立琼, 李明容, 谢仕猛, 翟文学, 夏志辉. 海南水稻白叶枯病菌优势生理小种的分离及致病力分析[J]. 分子植物育种, 2016, 14(5): 1336-1340.
- Xia L Q, Li M R, Xie S M, Zhai W X, Xia Z H. Isolation and pathogenicity analysis of the predominant race of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* in Hainan[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2016, 14(5): 1336-1340. (in Chinese with English abstract)
- [22] Porter B W, Chittoor J M, Yano M, Sasaki T, White F F. Development and mapping of markers linked to the rice bacterial blight resistance gene *Xa7*[J]. *Crop Science*, 2003, 43(4): 1484-1492.
- [23] 陈洛, 朱稳, 李雯慧, 赵均良, 周玲艳, 杨武. 水稻白叶枯病抗性基因的研究及应用进展[J]. 作物杂志, 2024(3): 1-7.
- Chen L, Zhu W, Li W H, Zhao J L, Zhou L Y, Yang W. Advances in research and application of rice bacterial blight resistance genes[J]. *Crops*, 2024(3): 1-7. (in Chinese with English abstract)
- [24] 何翎, 高利军, 邓国富, 岑贞陆, 颜群, 张晋, 王忠文, 高汉亮. 广西水稻白叶枯病有效抗病基因和抗性亲本的筛选[J]. 安徽农业科学, 2011, 39(27): 16604-16605.
- He L, Gao L J, Deng G F, Cen Z L, Yan Q, Zhang J, Wang Z W, Gao H L. Screening of effective resistance genes and resistant rice parents against rice bacterial leaf blight(*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*) in Guangxi Province[J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2011, 39(27): 16604-16605. (in Chinese with English abstract)
- [25] 彭小群, 王梦龙. 水稻白叶枯病抗性基因研究进展[J]. 植物生理学报, 2022, 58(3): 472-482.
- Peng X Q, Wang M L. Research advances on resistance genes to bacterial blight disease in rice[J]. *Plant Physiology Journal*, 2022, 58(3): 472-482. (in Chinese with English abstract)
- [26] 章琦, 赵炳宇, 赵开军, 王春连, 杨文才, 林世成, 阙更生, 周永力, 李道远, 陈成斌, 朱立煌. 普通野生稻的抗水稻白叶枯病(*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*)新基因 *Xa23(t)* 的鉴定和分子标记定位[J]. 作物学报, 2000, 26(5): 536-542.
- Zhang Q, Zhao B Y, Zhao K J, Wang C L, Yang W C, Lin S C, Que G S, Zhou Y L, Li D Y, Chen C B, Zhu L H. Identifying and mapping a new gene *Xa23(t)* for resistance to bacterial blight (*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*) from *O. rufipogon*[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2000, 26(5): 536-542. (in Chinese with English abstract)
- [27] 王春连. 水稻抗白叶枯病基因 *Xa23* 的图位克隆[D]. 北京: 中国农业科学院, 2006.

- Wang C L. Map-based cloning of rice bacterial blight resistance gene *Xa23*[D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2006. (in Chinese with English abstract)
- [28] Gu K, Yang B, Tian D, Wu L, Wang D, Sreekala C, Yang F, Chu Z, Wang G L, White F F, Yin Z. R gene expression induced by a type-III effector triggers disease resistance in rice[J]. *Nature*, 2005, 435(7045): 1122.
- [29] 刘峰, 梁青, 陈伟雄, 梁继生, 陈玉英, 陈雪瑜. 分子标记技术改良水稻白叶枯病抗性研究进展[J]. *安徽农业科学*, 2015, 43(21): 36-37, 128.
- Liu F, Liang Q, Chen W X, Liang J S, Chen Y Y, Chen X Y. Research progress on improving bacterial blight resistance in rice by molecular markers technique[J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2015, 43(21): 36-37, 128. (in Chinese with English abstract)
- [30] 刘峰, 梁青, 陈伟雄, 陈玉英, 梁继生, 陈雪瑜. 水稻白叶枯病抗性基因 *Xa7* 和 *Xa23* 资源的分子标记分析[J]. *分子植物育种*, 2016, 14(4): 935-940.
- Liu F, Liang Q, Chen W X, Chen Y Y, Liang J S, Chen X Y. Analysis of molecular marker on rice germplasms of bacterial blight resistant gene *Xa7* and *Xa23*[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2016, 14(4): 935-940. (in Chinese with English abstract)
- [31] 王祯, 樊叶杨, 庄杰云, 朱玉君. 103 个杂交稻亲本白叶枯病和稻瘟病抗性基因型检测[J]. *中国稻米*, 2016, 22(6): 20-24.
- Wang Z, Fan Y Y, Zhuang J Y, Zhu Y J. Genotyping of 103 parents of hybrid rice using DNA markers for bacterial blight and blast resistance genes[J]. *China Rice*, 2016, 22(6): 20-24. (in Chinese with English abstract)
- [32] 陈浩. 153 个水稻主栽品种对白叶枯病菌的抗性鉴定及其抗病基因 *xa5* 和 *Xa27* 的检测[D]. 南京: 南京农业大学, 2017.
- Chen H. Identification of resistance to bacterial blight and detection of resistance gene *xa5* and *Xa27* in 153 commercial rice varieties[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2017. (in Chinese with English abstract)
- [33] 薛曦, 卢东柏, 刘维, 陆展华, 王石光, 王晓飞, 方志强, 何秀英. 优质稻“粤农丝苗”白叶枯病抗性遗传分析及主效 QTL *qBB-11-1* 的精细定位[J]. *作物学报*, 2022, 48(9): 2210-2220.
- Xue J, Lu D B, Liu W, Lu Z H, Wang S G, Wang X F, Fang Z Q, He X Y. Genetic analysis and fine mapping of a bacterial blight resistance major QTL *qBB-11-1* in high-quality rice ‘Yuenong Simiao’[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2022, 48(9): 2210-2220. (in Chinese)
- [34] Webb K M, Oña I, Bai J, Garrett K A, Mew T, Vera Cruz C M, Leach J E. A benefit of high temperature: Increased effectiveness of a rice bacterial blight disease resistance gene[J]. *The New Phytologist*, 2010, 185(2): 568-576.
- [35] Chen X, Liu P, Mei L, He X, Chen L, Liu H, Shen S, Ji Z, Zheng X, Zhang Y, Gao Z, Zeng D, Qian Q, Ma B. *Xa7*, a new executor *R* gene that confers durable and broad-spectrum resistance to bacterial blight disease in rice[J]. *Plant Communications*, 2021, 2(3): 100143.
- [36] Luo D, Huguet-Tapia J C, Raborn R T, White F F, Brendel V P, Yang B. The *Xa7* resistance gene guards the rice susceptibility gene *SWEET14* against exploitation by the bacterial blight pathogen[J]. *Plant Communications*, 2021, 2(3): 100164.
- [37] 李锦江, 肖友伦, 孟秋成, 肖国樱. 水稻抗稻瘟病和白叶枯病基因聚合品系抗性分析[J]. *杂交水稻*, 2012, 27(5): 59-66.
- Li J J, Xiao Y L, Meng Q C, Xiao G Y. Evaluation of disease resistance of pyramided lines with blast and bacterial leaf blight genes in rice[J]. *Hybrid Rice*, 2012, 27(5): 59-66. (in Chinese with English abstract)
- [38] Iyer A S, McCouch S R. The rice bacterial blight resistance gene *xa5* encodes a novel form of disease resistance[J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2004, 17(12): 1348-1354.
- [39] Fiyaz R A, Shivani D, Chaithanya K, Mounika K, Chiranjeevi M, Laha G S, Viraktamath B C, Subba Rao L V, Sundaram R M. Genetic improvement of rice for bacterial blight resistance: Present status and future prospects[J]. *Rice Science*, 2022, 29(2): 118-132.
- [40] 罗彦长, 吴爽, 王守海, 李成荃, 张端品, 章琦, 赵开军, 王春连, 王德正, 杜士云, 王文相. 聚合抗稻白叶枯病双基因三系不育系 R106A 的选育研究[J]. *中国农业科学*, 2005, 38(11): 2157-2164.
- Luo Y C, Wu S, Wang S H, Li C Q, Zhang D P, Zhang Q, Zhao K J, Wang C L, Wang D Z, Du S Y, Wang W X. Pyramiding two bacterial blight resistance genes into a CMS line R106A in rice[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2005, 38(11): 2157-2164. (in Chinese)
- [41] 张启军, 吕川根, 虞德容, 戴剑. 水稻抗病基因聚合育种研究进展[J]. *中国农学通报*, 2008, 24(8): 57-62.
- Zhang Q J, Lü C G, Yu D R, Dai J. Progress on the research of pyramiding resistant genes in rice[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2008, 24(8): 57-62. (in Chinese with English abstract)
- [42] Zhang M, Wang S, Yuan M. An update on molecular mechanism of disease resistance genes and their application for genetic improvement of rice[J]. *Molecular Breeding*, 2019, 39(10): 154.
- [43] Abbasi F M. Gene pyramiding through intercross populations for bacterial blight and brown planthopper resistance in rice[J]. *SABRAO Journal of Breeding and Genetics*, 2024, 56(3): 918-928.
- [44] 闫成业, 刘艳, 牟同敏. 分子标记辅助选择改良杂交水稻金优 207 的白叶枯病抗性[J]. *中国水稻科学*, 2013, 27(4): 365-372.
- Yan C Y, Liu Y, Mou T M. Improvement of rice bacterial blight resistance of hybrid rice Jinyou 207 by molecular marker-assisted selection[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2013, 27(4): 365-372. (in Chinese with English abstract)
- [45] 王兴春, 杨长登, 李西明, 马良勇. 分子标记辅助选择与花药培养相结合快速聚合水稻白叶枯病抗性基因[J]. *中国水稻科学*, 2004, 18(1): 7-10.

- Wang X C, Yang C D, Li X M, Ma L Y. Rapid pyramiding of resistance genes to bacterial blight in rice by using the integrated technique of marker assisted-selection and anther culture[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2004, 18(1): 7-10. (in Chinese)
- [46] 倪深, 夏春, 应建成, 孙红伟, 陈红旗. 利用分子标记技术聚合 2 个白叶枯病基因改良华占 的白叶枯病抗性[J]. *中国稻米*, 2019, 25(6): 43-45.
- Ni S, Xia C, Ying J C, Sun H W, Chen H Q. Pyramiding *xa5* and *Xa7* by marker-assisted selection to improve rice bacterial blight resistance of Huazhan[J]. *China Rice*, 2019, 25(6): 43-45. (in Chinese)
- [47] 吴云天, 程计华, 王玉博, 莫惠, 黎长红, 李宙炜, 吴刚, 徐志, 田冰川. 多基因聚合改良水稻骨干亲本华占的病虫抗性[J]. *杂交水稻*, 2025, 40(1): 44-51.
- Wu Y T, Cheng J H, Wang Y B, Mo H, Li C H, Li Z W, Wu G, Xu Z, Tian B C. Pyramiding multiple genes to improve the disease and pest resistances of rice backbone parent Huazhan[J]. *Hybrid Rice*, 2025, 40(1): 44-51. (in Chinese with English abstract)
- [48] Cheng T H, Liu H C, Zhu X Y, Chen S, Yang J Y, Wu S Y, Kong D Q, Zeng L X. Breeding of new rice variety baigengzhan with fine quality and good resistance to the virulent pathotype V of rice bacterial blight[J]. *China Rice*, 2016, 22(5): 97-98. (in Chinese with English abstract)
- [49] 成太辉, 汪聪颖, 陈深, 刘焕城, 朱小源, 杨健源, 孔德全, 伍圣远, 曾列先. 抗白叶枯病强毒菌系 V 型菌水稻新品种白丝占的选育及应用[J]. *中国种业*, 2017(12): 63-64.
- Cheng T H, Wang C Y, Chen S, Liu H C, Zhu X Y, Yang J Y, Kong D Q, Wu S Y, Zeng L X. Breeding and application of a new rice variety Baisizhan, a virulent bacterial strain V resistant to bacterial blight[J]. *China Seed Industry*, 2017(12): 63-64. (in Chinese)
- [50] Pradhan K C, Pandit E, Mohanty S P, Moharana A, Sanghamitra P, Meher J, Jena B K, Dash P K, Behera L, Mohapatra P M, Bastia D N, Pradhan S K. Development of broad spectrum and durable bacterial blight resistant variety through pyramiding of four resistance genes in rice[J]. *Agronomy*, 2022, 12(8): 1903.
- [51] Ramprasad E, Rani C V D, Neeraja C N, Padmavathi G, Jagadeeshwar R, Anjali C, Thakur P, Yamini K N, Laha G S, Prasad M S, Alhelaify S S, Aharthy O M, Sayed S M, Mushtaq M. Understanding the nature of blast resistance in combined bacterial leaf blight and blast gene pyramided lines of rice variety Tellahamsa[J]. *Molecular Biology Reports*, 2024, 51(1): 619.
- [52] Sundaram R M, Vishnupriya M R, Biradar S K, Laha G S, Reddy G A, Rani N S, Sarma N P, Sonti R V. Marker assisted introgression of bacterial blight resistance in Samba Mahsuri, an elite indica rice variety[J]. *Euphytica*, 2008, 160(3): 411-422.
- [53] Joseph M, Gopalakrishnan S, Sharma R K, Singh V P, Singh A K, Singh N K, Mohapatra T. Combining bacterial blight resistance and Basmati quality characteristics by phenotypic and molecular marker-assisted selection in rice[J]. *Molecular Breeding*, 2004, 13(4): 377-387.
- [54] Gopalakrishnan S, Sharma R K, Anand Rajkumar K, Joseph M, Singh V P, Singh A K, Bhat K V, Singh N K, Mohapatra T. Integrating marker assisted background analysis with foreground selection for identification of superior bacterial blight resistant recombinants in Basmati rice[J]. *Plant Breeding*, 2008, 127(2): 131-139.
- [55] 向贤, 陈露露, 张丹丹, 翟文学, 夏志辉. 水稻白叶枯病抗性基因物理图谱定位与功能标记[J]. *分子植物育种*, 2019, 17(2): 509-516.
- Xiang X, Chen L L, Zhang D D, Zhai W X, Xia Z H. Physical mapping and functional markers of bacterial blight resistance genes in rice[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2019, 17(2): 509-516. (in Chinese with English abstract)
- [56] [55]夏志辉, 韩飞, 高利芬, 袁潜华, 翟文学, 刘迪, 罗越华. 利用功能标记鉴定普通野生稻中的白叶枯病抗性基因[J]. *中国水稻科学*, 2009, 23(6): 653-656.
- Xia Z H, Han F, Gao L F, Yuan Q H, Zhai W X, Liu D, Luo Y H. Application of functional marker to identify genes for bacterial blight resistance in *Oryza rufipogon*[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2009, 23(6): 653-656. (in Chinese with English abstract)
- [57] 王建设, 王建康, 朱立宏, 盖钧镒. 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.
- Wang J S, Wang J K, Zhu L H, Gai J Y. Major-polygene effect analysis of resistance to bacterial blight (*Xanthomonas campestris* pv. *oryzae*) in rice[J]. *Acta Genetica Sinica*, 2000, 27(1): 34-38. (in Chinese with English abstract)
- [58] 罗利军, 梅捍卫, 赵新华, 钟代彬, 王一平, 余新桥, 应存山, Li Z K, Paterson A H, Wang D L, Tabien R, Zhu L, Stansel J W. 水稻白叶枯病抗性基因定位及其小种专化性[J]. *中国科学: C 辑*, 1998(6): 536-541.
- Luo L J, Mei H W, Zhao X H, Zhong D B, Wang Y P, Yu X Q, Ying C S, Li Z K, Paterson A H, Wang D L, Tabien R, Zhu L, Stansel J W. Mapping of rice bacterial blight resistance gene and its race specialization[J]. *Science in China: Series C*, 1998(6): 536-541. (in Chinese with English abstract)
- [59] 李香荣, 何秀英, 陈浩, 陆展华, 王晓飞, 王石光, 方志强, 巫浩翔, 刘维. 水稻白叶枯病基因的作用机制与育种应用[J]. *广东农业科学*, 2022, 49(9): 31-41.
- Li X R, He X Y, Chen H, Lu Z H, Wang X F, Wang S G, Fang Z Q, Wu H X, Liu W. Mechanism and breeding application of bacterial blight gene in rice[J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2022, 49(9): 31-41. (in Chinese with English abstract)
- [60] Yuan M, Ke Y, Huang R, Ma L, Yang Z, Chu Z, Xiao J, Li X, Wang S. A host basal transcription factor is a key component for infection of rice by TALE-carrying bacteria[J]. *eLife*, 2016, 5: e19605.
- [61] 陈复旦, 颜丙霄, 何祖华. 水稻白叶枯病抗病机制与

- 抗病育种展望[J]. 植物生理学报, 2020, 56(12): 2533-2542.
- Chen F D, Yan B X, He Z H. Mechanisms of disease resistance to bacterial blight and perspectives of molecular breeding in rice[J]. *Plant Physiology Communications*, 2020, 56(12): 2533-2542. (in Chinese)
- [62] Jiang F, Doudna J A. CRISPR-Cas9 structures and mechanisms[J]. *Annual Review of Biophysics*, 2017, 46: 505-529.
- [63] Li B, Sun C, Li J, Gao C. Targeted genome-modification tools and their advanced applications in crop breeding[J]. *Nature Reviews Genetics*, 2024, 25(9): 603-622.
- [64] Wei Z, Abdelrahman M, Gao Y, Ji Z, Mishra R, Sun H, Sui Y, Wu C, Wang C, Zhao K. Engineering broad-spectrum resistance to bacterial blight by CRISPR-Cas9-mediated precise homology directed repair in rice[J]. *Molecular Plant*, 2021, 14(8): 1215-1218.
- [65] Wang J, Ning Y, Gentzel I N, Wang G L. Achieving broad-spectrum resistance against rice bacterial blight through targeted promoter editing and pathogen population monitoring[J]. *aBIOTECH*, 2020, 1(2): 119.
- [66] Oliva R, Ji C, Atienza-Grande G, Huguet-Tapia J C, Perez-Quintero A, Li T, Eom J S, Li C, Nguyen H, Liu B, Auguy F, Sciallano C, Luu V T, Dossa G S, Cunnac S, Schmidt S M, Slamet-Loedin I H, Vera Cruz C, Szurek B, Frommer W B, White F F, Yang B. Broad-spectrum resistance to bacterial blight in rice using genome editing[J]. *Nature Biotechnology*, 2019, 37(11): 1344.
- [67] Wang M, Li S, Li H, Song C, Xie W, Zuo S, Zhou X, Zhou C, Ji Z, Zhou H. Genome editing of a dominant resistance gene for broad-spectrum resistance to bacterial diseases in rice without growth penalty[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2024, 22(3): 529-531.
- [68] Gupta A, Liu B, Chen Q J, Yang B. High-efficiency prime editing enables new strategies for broad-spectrum resistance to bacterial blight of rice[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2023, 21(7): 1454-1464.
- [69] Xu Z, Xu X, Gong Q, Li Z, Li Y, Wang S, Yang Y, Ma W, Liu L, Zhu B, Zou L, Chen G. Engineering broad-spectrum bacterial blight resistance by simultaneously disrupting variable TALE-binding elements of multiple susceptibility genes in rice[J]. *Molecular Plant*, 2019, 12(11): 1434-1446.
- [70] Ni Z, Cao Y, Jin X, Fu Z, Li J, Mo X, He Y, Tang J, Huang S. Engineering resistance to bacterial blight and bacterial leaf streak in rice[J]. *Rice*, 2021, 14(1): 38.
- [71] 曾士迈. 持续农业和植物病理学[J]. 植物病理学报, 1995, 25(3): 193-196.
- Zeng S M. Sustainable agriculture and plant pathology[J]. *Acta Phytopathologica Sinica*, 1995, 25(3): 193-196. (in Chinese with English abstract)
- [72] 章琦, 王春连, 赵开军, 杨文才, 乔枫, 周永力, 江祺祥, 刘古春. 携有抗白叶枯病新基因 *Xa23* 水稻近等基因系的构建及应用[J]. 中国水稻科学, 2002, 16(3): 206-210.
- Zhang Q, Wang C L, Zhao K J, Yang W C, Qiao F, Zhou Y L, Jiang Q X, Liu G C. Development of near-isogenic line CBB23 with a new resistance gene to bacterial blight in rice and its application[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2002, 16(3): 206-210. (in Chinese with English abstract)
- [73] Zhong Z, Norvienyeku J, Chen M, Bao J, Lin L, Chen L, Lin Y, Wu X, Cai Z, Zhang Q, Lin X, Hong Y, Huang J, Xu L, Zhang H, Chen L, Tang W, Zheng H, Chen X, Wang Y, Lian B, Zhang L, Tang H, Lu G, Ebbole D J, Wang B, Wang Z. Directional selection from host plants is a major force driving host specificity in *Magnaporthe* species[J]. *Scientific Reports*, 2016, 6: 25591.
- [74] Han G Y, Lang J, Sun Y, Wang Y Y, Zhu Y Y, Lu B R. Intercropping of rice varieties increases the efficiency of blast control through reduced disease occurrence and variability[J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2016, 15(4): 795-802.
- [75] Li W, Deng Y, Ning Y, He Z, Wang G L. Exploiting broad-spectrum disease resistance in crops: From molecular dissection to breeding[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2020, 71: 575-603.
- [76] Liao J, Huang H, Meusnier I, Adreit H, Ducasse A, Bonnot F, Pan L, He X, Kroj T, Fournier E, Tharreau D, Gladieux P, Morel J B. Pathogen effectors and plant immunity determine specialization of the blast fungus to rice subspecies[J]. *eLife*, 2016, 5: e19377.
- [77] Luo Y, Fu H, Traore S. Biodiversity conservation in rice paddies in China: Toward ecological sustainability[J]. *Sustainability*, 2014, 6(9): 6107-6124.
- [78] 杨静, 施竹凤, 高东, 刘林, 朱有勇, 李成云. 生物多样性控制作物病害研究进展[J]. 遗传, 2012, 34(11): 1390-1398.
- Yang J, Shi Z F, Gao D, Liu L, Zhu Y Y, Li C Y. Mechanism on biodiversity managing crop diseases[J]. *Hereditas*, 2012, 34(11): 1390-1398. (in Chinese with English abstract)
- [79] 余新桥. 绿色种质资源的创新与多基因聚合利用[J]. 分子植物育种, 2021, 19(6): 2057-2063.
- Yu X Q. Innovation and multi-gene pyramiding utilization of green germplasm resources[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2021, 19(6): 2057-2063. (in Chinese)
- [80] 张安宁, 王飞名, 罗星星, 刘毅, 张分云, 刘国兰, 余新桥, 罗利军. 节水抗旱稻显性核不育轮回选择群体构建与种质创新[J]. 上海农业学报, 2022, 38(4): 91-95.
- Zhang A N, Wang F M, Luo X X, Liu Y, Zhang F Y, Liu G L, Yu X Q, Luo L J. Germplasm enhancement of water-saving and drought-resistance rice based on recurrent selection facilitated by dominant nucleus male sterility[J]. *Acta Agriculturae Shanghai*, 2022, 38(4): 91-95. (in Chinese)