

## 水稻抗白叶枯病基因及其应用研究进展

虞玲锦<sup>1,2</sup>, 张国良<sup>2,\*</sup>, 丁秀文<sup>2</sup>, 高雨<sup>1,2</sup>, 谢寅峰<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup>南京林业大学森林资源与环境学院, 南京210037; <sup>2</sup>淮阴工学院生命科学与化学工程学院, 江苏淮安223003

**摘要:** 由黄单胞菌水稻变种 *Xanthomonas oryzae* pv. *Oryzae* (Xoo) 引起的白叶枯病是水稻重要病害之一。目前, 已有37个水稻白叶枯抗性基因被鉴定并报道, 其中28个被定位到染色体上, 7个被克隆。本文简要综述了水稻白叶枯抗性基因的鉴定、定位和克隆的进展, 并讨论了合理利用抗性基因防治白叶枯病的前景。

**关键词:** 白叶枯病; 抗病基因; 基因图谱; 基因克隆

## Progress in Identification and Application of Resistance Genes to Bacterial Blight

YU Ling-Jin<sup>1,2</sup>, ZHANG Guo-Liang<sup>2,\*</sup>, DING Xiu-Wen<sup>2</sup>, GAO Yu<sup>1,2</sup>, XIE Yin-Feng<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup>College of Forest Resources and Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China; <sup>2</sup>College of Life Science and Chemistry Engineering, Huaiyin Institute of Technology, Huai'an, Jiangsu 223003, China

**Abstract:** The bacterial blight of rice which caused by *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* is one of the most destructive disease in the world. Untill now, 37 bacterial blight resistance genes have been identified. Among them, 28 genes were mapped, and 7 genes were cloned. Here, the history and development of gene identification, mapping and cloning on some resistance genes to bacterial blight were reviewed, and the future application of the resistance genes was discussed.

**Key words:** bacterial blight; disease resistance gene; gene map; gene clone

水稻白叶枯病(bacterial blight)是由革兰氏阴性菌黄单胞水稻变种(*Xanthomonas oryzae* pv. *Oryzae*, Xoo)引起的一种细菌性维管束病害。自1884年在日本福冈地区发现以后, 陆续在世界主要水稻产区发现, 已成为水稻生产中最主要的病害之一, 在亚洲稻区发生尤为严重(项轶2007), 可使水稻减产20%~30%, 严重时达50%, 甚至颗粒无收。中国发现该病已有近百年历史, 20世纪初珠江三角洲地区就有报道, 1950年在南京也发现了该病, 目前在全国各主要稻区均有发现(王运丰2011)。该病在潮湿和低洼地区较易发生, 一般籼稻重于粳稻, 双季晚稻重于双季早稻, 单季中稻重于单季晚稻(Gnanamanickam等1999), 粘稻重于糯稻(曾列先等1997)。培育和推广种植抗病品种是防治水稻白叶枯病最经济有效的方法, 因此自20世纪60年代以来, 科研工作者相继发掘、鉴定了37个水稻白叶枯病抗性基因, 并进行了抗病育种利用, 本文对其简要综述。

### 1 水稻白叶枯病症状及其病原菌

自然条件下, 白叶枯病菌一般通过两种方式侵害水稻, 一是通过叶片尖端和叶边缘的水孔进

入叶片; 另一种是通过伤口进入维管束(Mew 1993)。白叶枯病是一种维管束病害, 细菌进入水稻后, 短短几天就会繁殖充满维管束并从水孔泌出, 在叶片上形成珠状或连珠状渗液, 这是发病的典型标志(He等2006)。水稻白叶枯病会引发两种主要症状: 叶枯型(leaf blight)和凋萎型(kresek) (梁继农和殷照生1990)。叶枯型是白叶枯病最常见的症状, 主要发生在叶片及叶鞘部位, 通常从叶尖和叶缘开始发生, 少数从叶肉开始, 产生黄绿色、暗绿色斑点, 沿叶缘或中脉向下延伸扩展成条斑, 病部和健康部分界线明显, 病斑数天后转为灰白色(多见于籼稻)或黄白色(多见于粳稻), 远望一片枯槁色, 这也是白叶枯病名的由来。凋萎型主要发生在秧苗期至分蘖初期, 通常见于秧苗移植后1~4周, 主要症状是“失水、青枯、卷曲、凋萎”, 最后导致全株死亡。该症状的产生主要是病原细菌自叶面伤口、自然孔口、伤茎或断根等部位入侵, 沿维管

收稿 2011-11-16 修定 2012-02-13

资助 国家重点基础研究发展计划项目(2011CB100700)和江苏省高校优势学科建设工程项目(2011)。

\* 通讯作者(E-mail: hgzgl@sina.com; Tel: 0517-83591190)。

束向其他器官部位转移,分泌毒素破坏并堵塞输导组织以引起秧苗失水,造成整株萎焉死亡。另外,热带地区的稻田和我国的广东省还发现白叶枯病的另一种症状类型,被称为黄叶型(何汉生1986),即一般病株的较老叶片颜色正常,成株上的心部新出叶则呈均匀褪绿或呈淡黄至青黄色。

对*Xoo*的致病型是根据各病菌在鉴定品种上所表现的致病力差异来划分的。1977年, Yamamoto研究了71个印度尼西亚菌系的致病力,结合日本九州地区*Xoo*的分群结果,将日本菌系群扩展为5个,即I、II、III、IV、V,并将Wase Aikoku 3品种群中一些抗V群的品种分离出来,命名为Java群(Yamamoto 1977)。在中国,方中达等(1990)对全国各地835个菌系在5个鉴别品种(IR26, Jawa14、‘南粳15’、Tetep和‘金刚30’)上的反应进行研究,将供试菌系分为7个致病型(I、II、III、IV、V、VI、VII)。其中,我国北方粳稻区多属于I型和II型,南方籼稻区以IV型为主,存在少量V型,在长江流域籼粳混栽区,菌系以II和IV型居多。

## 2 水稻白叶枯病抗性基因

### 2.1 水稻白叶枯病抗性基因的定位

在植物的抗病反应中,植物的*R*基因能特异性地识别病原菌相应*Avr*基因的产物,两者可发生直接或间接地互作而激发植物的信号传递系统,最终诱导植物防卫基因的表达,使植物表现抗病性,同时*R*基因也不断进化,以实现对病原菌由于进化而产生的新的毒性小种的抗性。由此,*R*基因的系统命名、鉴定以及定位已逐渐成为目前一项比较重要的工作(王爱菊等2002)。

经过众多白叶枯病研究者的努力,很多水稻白叶枯抗性基因相继被鉴定。目前,经国际注册确认和期刊报道的水稻白叶枯病抗性基因共37个(表1)。其中,25个为显性基因*Xa*,其他为隐性基因*xa*;已被定位的抗性基因有28个。

### 2.2 水稻白叶枯病抗性基因的克隆和抗病分子机制

在已被鉴定的37个水稻白叶枯病抗性基因中,已有7个被克隆,分别是*Xa1* (Yoshimura等1996)、*Xa3/Xa26* (Sun等2004)、*xa5* (Blair等2003)、*xa13* (Chu等2006a)、*Xa21* (Song等1995)、*Xa23* (王春连2006)和*Xa27* (Gu等2004)。

*Xa21*是最早通过图位克隆方法得到的,也是

研究的较为深入的白叶枯病抗性基因,编码一个由1 025个氨基酸组成的类受体蛋白激酶(receptor-like kinase, RLK),其结构中的富含亮氨酸重复序列(leucine rich repeats, LRRs)区和丝氨酸/苏氨酸激酶(serine/threonine kinase, STK)区与抗性作用直接相关,LRRs区由23个不完全的LRR组成,参与蛋白质与蛋白质的相互作用,与病原物的识别有关;STK区包含11个亚区和15个保守氨基酸,是典型的信号分子(Song等1995)。He等(2000)将BR11的LRR区和跨膜结构域与*Xa21*蛋白的激酶结构域融合后转入水稻悬浮细胞,发现新形成的这种嵌合受体在油菜素内酯的处理下能启动植物的防御反应,从而证明了*Xa21*主要结构域的功能分工,即LRR区可能与配体的结合有关,而激酶区决定下游的信号传导途径。*Xa21*的激酶区蛋白具有很强的自磷酸化现象,Ser686、Thx688和Ser689是其自磷酸化的磷酸化位点,并且对*Xa21*的激酶活性以及体内蛋白的稳定性都起着至关重要的作用。通过对这3个位点分别进行点突变,发现突变体的抗性明显下降,这也验证了这3个位点的磷酸化对于*Xa21*介导的抗病反应是非常关键的(Xu等2006)。

Lee等(2009)利用高效液相色谱技术,在白叶枯病菌中找到了一个194个氨基酸残基的蛋白,N端17个氨基酸(axYS22)就足以激活*Xa21*,证明了*Xa21*是识别PAMPs的模式识别受体(pattern recognition receptor, PRR)。Chen等(2010)发现*Xa21*定位在质膜和内质网上,当病原菌入侵时,将细菌内吞,从而达到增强抗病性的作用。

水稻白叶枯病抗性基因*Xa1*定位在水稻4号染色体上,高抗白叶枯病菌日本I类生理小种(TI),编码NBS-LRR类的白叶枯病抗病蛋白(Yoshimura等1996)。Yoshimura等(1998)研究表明*Xa1*的表达受非亲和及亲和小种诱导,说明病原菌侵染造成的损伤可能会诱导*Xa1*基因的表达,而*Xa1*基因表达量的增加可能提高了*Xa1*与无毒基因*avr*互作的效率,从而激活了*Xa1*介导的抗病信号传导通路,因此*Xa1*在与病原菌的识别过程中发挥主要作用。

*Xa3/Xa26* (Sun等2004)和*Xa27* (Gu等2004; 2005)的克隆都是采用图位克隆的方法。项轶(2007)利用‘珍汕97’/‘明恢63’重组自交系的5个双交换抗病单株,将*Xa3/Xa26*精细定位于一个BAC

表1 水稻白叶枯病抗性基因位点  
Table 1 The locus of the resistance genes to bacterial blight

基因位点 (*表示已 克隆基因)	无毒菌株(小种)	供体品种	染色体	连锁标记	参考文献
<i>Xa1</i> *	日本菌株X-17	‘黄玉’, Java14	4	C600 (0 cM), XNpb235 (0 cM), U08 <sub>750</sub> (1.5 cM)	Yoshimura等1996; 1998
<i>Xa2</i>	印尼菌株T7147	IR BB2	4	HZR950-5~HZR970-4 (190 kb)	He等2006
<i>Xa3/Xa26</i> *	印尼菌株T7174, T7147等	‘早生爱国3’, ‘明恢63’, IR BB3	11	XNbp181 (2.3 cM), XNbp186, G181, RM224 (0.21 cM), Y6855R (1.47 cM)	Yoshimura等1992; Sun等2004, 项轶2007
<i>Xa4</i>	菲律宾菌株PX025(1)	TKM-6, IR20, IR22, IR BB4	11	XNpb181 (1.7 cM), XNpb78 (1.7 cM), G181, M55, RS13	Yoshimura等1992; 王文明等2000; Wang 等2001; Sun等2003
<i>xa5</i> *	菲律宾菌株PX025(1), PX061	DZ192, IR1545- 339, IR BB5	5	RG556 (<1 cM), RG207 (<1 cM), RS7~RM611 (70 kb)	Blair等2003; Jiang等 2006; Iyer-Pascuzzi等 2008
<i>Xa7</i>	中国小种IV SCB4-1	DV85, IR BB7	6	GDSSR02~RM20 593 (0.21 cM)	Yang等2000; Chen等 2008
<i>xa8</i>	菲律宾菌株PX061(1)	PI231128	7	RM214 (19.9 cM)	Singh等2002
<i>Xa10</i>	菲律宾菌株PX099A	IR BB10A	11	M491~M419 (74 kb)	Gu等2008
<i>Xa11</i>	日本菌株IBT7156	IR BB11	3	RM347 (2.0 cM), KUX11 (1.0 cM)	Goto等2009
<i>Xa12</i>	印尼菌株Xo-7306(V)	‘黄玉’, Java14	4	—	Ogawa等1978
<i>xa13</i> *	菲律宾菌株PX099	IR BB13	8	E6a, SR6, ST9, SR11	Chu等2006a
<i>Xa14</i>	菲律宾小种5	IR BB14	4	HZR648-5 (1.9 cM)	鲍思元等2010
<i>xa15</i>	日本小种I, II, III, IV	M41 诱变体	—	—	Nakai等1988
<i>Xa16</i>	日本小种V	Tetep	—	—	Noda和Ohuchi 1989
<i>Xa17</i>	日本小种II	‘阿苏稔’	—	—	Ogawa等1989
<i>Xa18</i>	缅甸菌株	IR24, ‘密阳23’, ‘丰锦’	—	—	Yamamoto和 Ogawa 1990
<i>xa19</i>	6个菲律宾小种	IR24的诱变体XM5	—	—	Taura等1991
<i>xa20</i>	6个菲律宾小种	IR24的诱变体XM6	—	—	Taura等1992
<i>Xa21</i> *	菲律宾小种1, 2, 4, 6	长药野生稻	11	RG103 (0 cM), 248	Song等1995; Lee等 2009; Chen等2010
<i>Xa22(t)</i>	菲律宾菌株PX061	‘扎昌龙’	11	R1 506 (100 kb)	Wang等2003
<i>Xa23</i> *	菲律宾菌株PX099	CBB23	11	Lj211 (0.2 cM), Lj74 (0 cM)	王春连2006
<i>xa24(t)</i>	菲律宾小种4, 6, 10等	DV86	2	RM14 222~RM14 226 (71 kb)	Wu等2008
<i>Xa25</i>	菲律宾小种9	‘明恢63’	12	G1 314 (7.3 cM)	Chen等2002
<i>Xa25(t)</i>	菲律宾小种1, 3, 4; 中国IV型菌	‘明恢63’体细胞 无性系突变体HX3	4	RM6 748 (9.3 cM) RM1 153 (3.0 cM)	高东迎等2005
<i>xa26(t)</i>	菲律宾小种1, 2, 3, 5	Nep Bha Bong	—	—	Lee等2003
<i>Xa27</i> *	菲律宾小种2, 5	小粒野生稻	6	M964 (0 cM)	Gu等2004; 2005
<i>xa28(t)</i>	菲律宾小种2	Lota sail	—	—	Lee等2003
<i>Xa29(t)</i>	菲律宾小种1	药用野生稻	1	C904, R596	谭光轩等2004
<i>Xa30(t)</i>	菲律宾菌株PX099	普通野生稻Y238	11	RM1 341 (11.4 cM), 03STS (2.0 cM)	金旭炜等2007
<i>Xa31(t)</i>	OS105	‘扎昌龙’	4	G235~C600 (0.2 cM)	Wang等2009
<i>Xa32(t)</i>	菲律宾小种1, 4~9	澳洲野生稻 C4064	11	RM2 064 (1.0 cM), ZCK24 (0.5 cM)	郑崇珂等2009
<i>xa32(t)</i>	菲律宾菌株 PX099	Y76	12	RM8216 (6.9 cM), RM20A (1.7 cM)	阮辉辉等2008
<i>xa33(t)</i>	泰国小种TXO16	Ba7	6	RM30~RM400	Korinsak等2009
<i>Xa34(t)</i>	—	—	11	—	苗丽丽等2010
<i>xa34(t)</i>	中国小种5226	BG1222	1	BGID25 (0.4 cM)	Chen等2011
<i>Xa35(t)</i>	菲律宾菌株PXO61, PXO112, PXO339	小粒野生稻	11	RM7654 (1.1 cM)~RM6293 (0.7 cM)	郭嗣斌等2010
<i>Xa36(t)</i>	P6 和C5	C4059	11	RM224~RM2136	苗丽丽等2010



克隆M3H8的一个20 kb的染色体片段上, 最终从MH63的一个BAC克隆M3H8中克隆了*Xa26*。*Xa3/Xa26*与*Xa21*的编码区有53%的相似度, *Xa3/Xa26*介导的抗性贯穿于水稻整个苗期和成熟期; 而*Xa21*介导的抗性只是针对于成熟期。*Xa3/Xa26*基因编码区全长3 309 bp, 中间有一个105 bp的内含子, 其编码产物为LRR-受体激酶, 与*Xa21*属于同一类型, 其结构特点极为相似, 具有胞外LRR结构域、单一跨膜区和胞内丝氨酸/苏氨酸激酶区。其包含1 103个氨基酸, 一个N端30个氨基酸的信号肽, 88~771位氨基酸编码26个不完全的富含亮氨酸重复区, 是该类基因编码的保守性序列, 其主要作用是识别特异性病原物, 然后通过信号传导进而激发抗病反应(Song等1995; Sun等2004)。徐嵩杰(2006)研究发现, *Xa3/Xa26*编码的LRR-RLK与*Xa21*编码产物的同源性很高, 通过对*Xa3K/Xa26K*进行体外自磷酸化检测, 未发现自磷酸化现象; 酵母双杂实验结果也显示*Xa3/Xa26*既没有与自身形成同源二聚体, 也没有与家族中的其他2个完整基因*MRKa*、*MRKc*形成异源二聚体。这说明*Xa3/Xa26*有可能通过一条新的激酶激活途径完成抗病信号的转导。

*Xa27*基因来源于野生稻, 通过杂交、回交导入IR24构建了近等基因系IRBB27, 并采用图位克隆策略分离得到(Gu等2004)。*Xa27*仅有1个外显子, 是一个非基因内区的基因。在与其互作的无毒基因*avrXa27*的编码产物诱导下, *Xa27*编码一个由113个氨基酸组成、含有 $\alpha$ -螺旋结构域的蛋白产物。虽然*Xa27*抗病等位基因和感病等位基因编码相同的蛋白, 但是只有在水稻接种了*avrXa27*的病原菌后, 抗病等位基因才表达, 说明*Xa27*的诱导表达不是系统诱导, 而仅局限于接种的区域(Gu等2005)。Wu等(2008)通过绿色荧光蛋白GFP技术将*Xa27*定位于水稻叶鞘和根细胞的细胞膜和壁上。

*xa5*是一个隐性抗病基因(Blair等2003), Iyer和Mc Couch (2004)发现其编码转录因子TFIIA $\gamma$ , 比较了抗病和感病水稻的TFIIA $\gamma$ , 发现有2个核苷酸替代从而导致缬氨酸变成谷氨酸, 认为这与抗病性有关, 并且在其他抗病和感病品种中也存在, 说明*xa5*基因型与抗病表型的相关性是保守的。Jiang等(2006)通过蛋白3-D结构的预测, 发现*xa5*蛋

白39号位置上的缬氨酸转变为谷氨酸导致了其第三螺旋区结构上的改变, 这种*xa5*和*Xa5*蛋白结构上的细微变化引起了其功能的差异。之后, Iyer-Pascuzzi等(2008)研究得出*xa5*介导的隐性抗病反应抑制病原菌的转移而不是限制病原菌的增殖。

*xa13*在抗病和花粉发育中起重要作用, 其编码具有307个氨基酸的膜蛋白, *xa13*与其显性等位基因*Xa13*的改变仅由启动子处的突变引起。从感病品种IR64中鉴定出的显性等位基因*Xa13*, 如果抑制其表达, 在增强对菌株PX099抗性的同时, 同时能引起水稻雄性不育(花粉败育), 降低结实率。这说明*Xa13*基因不仅控制水稻的抗病性, 而且控制着水稻的生殖生长(Chu等2006a; b)。而Yuan等(2010)等的研究表明白叶枯病菌通过激活*Xa13*基因的表达, 调控铜在水稻体内的重新分布侵害水稻。*Xa13*蛋白和另外2个蛋白COPT1和COPT5在细胞膜上共同作用, 将细胞外的铜运输进细胞内, 从而减少导管中的铜, 白叶枯病菌在导管中相对容易繁殖并蔓延, 造成水稻病害。铜离子不仅是植物中必不可少的微量元素, 还是杀虫剂的重要成分之一, 能起到阻止*Xoo*入侵的作用。白叶枯病菌能够分泌一种效应蛋白进入水稻细胞内, 该蛋白与*Xa13*基因的启动子结合, 激活它表达。而为了应对这类白叶枯病菌, 水稻中产生了启动子突变的隐性抗病基因*xa13*, 它的表达不被白叶枯病菌激活, 使水稻的导管内铜含量能够抑制白叶枯病菌的生长, 从而使得水稻抗病。另外, Antony等(2010)研究还发现*xa13*还是*Os-8N3*的隐性等位基因, *Os-8N3*基因编码的蛋白根瘤素N3能够促进*Xoo*入侵, 这从另外一方面说明了*xa13*与水稻白叶枯病有着必然的联系。

*Xa23*是到目前为止最新克隆的白叶枯病抗性基因, 王春连等(2006)通过多种途径寻找与*Xa23*紧密连锁的分子标记, 并构建BAC文库和Shotgun文库、进行相应测序和遗传转化, 最终成功克隆了*Xa23*基因。BlastX分析表明, *Xa23*基因与已知的其他已克隆的植物抗病基因都不同源, 说明*Xa23*是一类新型的抗病基因。张小红等(2008)对*Xa23*的转基因植株进行白叶枯抗性鉴定, T<sub>0</sub>代植株获得白叶枯抗性, *Xa23*基因插入位点不同, 其抗病程度有明显差异, 而且T<sub>0</sub>代植株的抗病程度, 可以准

确、稳定地遗传到T<sub>1</sub>代和T<sub>2</sub>代。

### 3 水稻白叶枯病R基因与Avr基因之间的互作

植物R基因与病原菌无毒基因(Avr)产物间直接或间接相互作用导致产生的“基因对基因”的抗性是植物抗病性的重要形式。Avr是病原菌与植物特定基因型不相容的遗传决定因子, 寄主植物在漫长的进化过程中, 形成了利用Avr产物识别病原菌的能力(王爱菊等2002), 已有多个avr基因被克隆(White等2000)。水稻对白叶枯病的抗性同样是水稻的抗病基因和水稻白叶枯病原菌的无毒基因相互作用的结果。到目前为止, *avrXa27*与*Xa27*、*avrxa5*与*xa5*的互作关系已经明确。当含有*avrXa27*基因的病原菌侵染含有*Xa27*的水稻品种时, *avrXa27*基因的编码产物诱导*Xa27*基因表达, 而在接种非亲和白叶枯病菌小种后, *Xa27*在感病品种IR24中不表达, 而在抗病品种IRBB27中表达, 因此*Xa27*对非亲和病原菌的特异性与*avrXa27*效应因子存在的情况下*Xa27*的表达差异有关(Tian和Yin 2009; Gu等2009)。赵文祥等(2008)利用基因探针、Southern杂交等技术从JXOIII菌株中获得了能与*xa5*对应的无毒基因*avrxa5*, 将其导入PXO99A菌株后, 可使PXO99A菌株在有*xa5*的水稻品种上由亲和性互作转变为非亲和性互作, 成株期病斑长度由12.3 cm下降为0.3 cm, 苗期注射接种后病症由水浸症状转变为褐色反应, *avrxa5*基因还能够使PXO99A菌株在水稻组织中的生长数量显著下降。Tao等(2009)在研究水稻抗Xoo的过程中发现了一对编码有10个氨基酸差异的蛋白的等位基因*OsWRKY45-1*和*OsWRKY45-2*, *OsWRKY45-1*在此过程中起消极调节作用, 而*OsWRKY45-2*则相反。可见, 植物病原菌的无毒基因产物可以直接或间接与宿主相应抗病基因产物相互作用来调节宿主的抗病反应。

Xoo无毒基因具有双重功能, 在含相应抗病基因的品种上作为识别配体表现激发抗病功能, 而在感病品种上作为生存适应因子表现毒性功能(Collmer 1998)。到目前为止, 在Xoo中已被克隆的avr基因有*avrXa3* (Li等2004)、*avrXa4* (徐文联等1995)、*avrxa5* (Iyer和Mc Couch 2004)、*avrXa7* (Yang等2000)、*avrXa10* (Young等1994)和*avrXa27* (Gu等2005), 它们都属于avr/pth家族。*avrXa3*来源

于JXOIII, 是以PXO99A作为受体来进行克隆、鉴定和命名的, 中间重复区的重复单元为8.5次。*avrXa4*是徐文联等(1995)利用转座子标签法克隆得到的, 重复单元的拷贝数目前尚不清楚。*avrXa7*、*avrXa10*和*avrxa5*是Hopkins等(1992)以从辣椒斑点病菌(*Xanthomonas campestris* pv. *Vesicatoris*)中克隆得到的无毒基因*avrBs3*基因作探针从水稻白叶枯病原菌Xoo中克隆得到的。*avrXa7*基因的中间重复区有25.5个102 bp的重复单元, 是*avrBs3*基因家族中最大的一个; *avrXa10*的重复区有15.5次; *avrxa5*重复单元的拷贝数目不清。Gu等(2005)通过图位克隆的方法得到*avrXa27*, 其中间重复区的重复单元为16.5次。

水稻与病原菌Xoo间的互作符合基因-基因关系, 主要是植物通过识别PAMP的受体作为保护自身的第一道屏障, 而Xoo的毒性变异则与毒性小种中的avr/pth家族基因有关(纪志远等2009)。目前基因对基因学说逐步发展为“防卫模型”(Biezen和Jones 1998), 该模型推测在Avr和R之间有一个间接的相互作用。当寄主植物中携有对应的R基因时, avr/pth是无毒基因, 可激发特异的过敏反应(HR), 只有在R基因和avr基因同时存在的情况下才能发生。Kang等(2005)发现R基因可能与8个发病机理相似的avr基因相关联, 并且这些avr基因能编码合成菌表多糖和胞外酶而使其具有高度灵敏的致病性。例如*avrXa7*和*avrXa10*的重复区的重复单元数目分别为25.5次和15.5次, 若它们的重复单元互换, 所识别的抗病基因*Xa7*和*Xa10*也发生相应的变化, 含有*avrXa10*重复单元的*avrXa7*可以识别*Xa10*, 含有*avrXa7*重复单元的*avrXa10*可以识别*Xa7* (Hopkins等1992; Zhu等1998; Shen和Ronald 2002)。随着研究的深入, 发现植物抗病原细菌和真菌的R基因, 其绝大多数R蛋白只是“抗病复合体”的一部分, 其主要功能是监控寄主的少数关键蛋白(如病原菌效应蛋白致毒性靶蛋白)结构及其活性的改变, 启动植物防御反应(Mackey等2003; Kmi等2005)。

### 4 抗白叶枯分子育种及其应用

抗病基因在鉴定、定位和克隆上取得的进展促进了水稻抗白叶枯病分子育种研究, 目前主要通过转基因方法和分子标记辅助选择方法进行抗白叶枯病分子育种。由于*Xa21*对水稻白叶枯菌具

有广谱抗性, 并具有较强的转育效应, 而且主要栽培品种均不带有该基因, 可以通过转基因(基因枪、农杆菌介导等)的方法将*Xa21*转化到多个水稻材料中(黄大年等1997; Mendes等2010; Gao等2011)。如黄大年等(1997)以基因枪法转化‘中百4号’和‘京引119’, 获得6个转基因株。经白叶枯病抗性鉴定, 其中一个转基因植株‘京引119’-B抗病性有明显改善, 其病斑长度与对照差异达显著水平。Gao等(2011)用农杆菌介导的方法将*Xa21*转化到水稻D62B中, 收获的T<sub>2</sub>代和D62A进行回交, 获得的后代对白叶枯病抗性明显提高, 并能稳定遗传抗性。

Tanksley等(1989)早在1989年就提出了分子标记辅助选择(marker-assisted selection, MAS), 其依据分子标记与目标性状紧密连锁或共分离的关系, 利用分子标记对育种材料进行目标性状选择, 同时也可对全基因组进行筛选, 以减少不利性状的连锁, 从而获得具有期望目标性状的新材料。

在育种过程中, 分子标记辅助选择主要有两方面的用途: 进行有利基因的转移和构建基因累加系。其效率和成败主要受到两方面的影响, 一是与目标性状紧密连锁的分子标记; 二是育种群体中分子标记和目标基因的多态性。目前应用于辅助选择的分子标记技术主要有SSR (simple sequence repeats)标记、SNP (single nucleotide polymorphism)标记、CAPs (cleaved amplified polymorphic sequences)标记、功能性标记、STS (sequence tagged site)标记和InDel (insertion/deletion)标记。到目前为止, 用分子标记技术已经鉴定定位了28个水稻白叶枯病的抗性基因, 如王春连等(2006)利用SSR标记和RAPD标记将*Xa23*定位于水稻11号染色体长臂上, 并克隆了该基因。Korinsak等(2009)用SSR标记对抗白叶枯病基因*xa33(t)*进行了辅助选择。还可借助于与抗病基因紧密连锁的分子标记进行标记辅助选择以构建不同白叶枯病抗性基因的聚合系。Huang等(1997)用分子标记辅助选择对*Xa4*、*Xa5*、*Xa13*和*Xa21*四个抗性基因进行聚合, 聚合系的抗病性较单个抗病基因的材料有了较大提高。还可将水稻白叶枯病抗性基因与其他病害抗病基因进行聚合, 构建具有抗性水平更好的育种材料。如Narayanan等(2002)通过抗稻瘟病材料C101A51 (具*Piz-5*)和IR50 (感稻瘟病)杂交,

在BC<sub>4</sub>的F<sub>2</sub>代利用与*Piz-5*连锁标记进行选择, 获得抗稻瘟病材料, 然后转入*Xa21*, 最后得到抗稻瘟病和白叶枯病水稻。倪大虎等(2008)应用MAS, 将抗稻瘟病的*Pig(t)*基因和抗白叶枯病的*Xa21*及*xa23*基因聚合到同一株系中获得了4个三基因聚合且农艺性状优良的株系L17、L18、L19、L20, 对两种病害的抗性明显提升。

## 5 展望

虽然在抗白叶枯分子育种方面取得了明显进展, 但新的致病菌株的不断出现和病原菌生理小种的进化仍然威胁到现有抗性基因的有效性, 这就要求在抗病基因的定位克隆的基础上, 深入解析白叶枯病抗性基因与*Xoo*小种的识别及抗性反应的信号传导机制。此外, 长期大规模的种植单一抗源的水稻品种, 将使病原菌群体遗传结构发生变化, 产生能侵染该抗源的新小种, 导致品种抗病性丧失。在水稻抗白叶枯病分子育种上, 可以轮换使用、混合使用和综合利用抗病基因, 将不同的抗病基因聚合到同一品种中, 这是获得持久抗性的途径之一。如邓其明等(2005)将*Xa4*、*Xa21*和*Xa23*导入‘绵恢725’, 该累加系植株比单基因植株和双基因累加系植株抗性更强、抗谱更宽。因此, 利用水稻多个白叶枯病*R*基因转化获得抗性育种材料对于增强抗病性及防止*Xoo*小种波动有重要意义。

## 参考文献

- 鲍思元, 谭明谱, 林兴华(2010). 水稻抗白叶枯病基因*Xa14*的遗传定位. 作物学报, 36 (3): 422-427
- 邓其明, 周宇燊, 蒋昭雪, 万映秀, 赵斌, 杨莉, 李平(2005). 水稻白叶枯病抗性基因*Xa21*、*Xa4*和*Xa23*的聚合及其效应分析. 作物学报, 31 (9): 1241-1246
- 方中达, 许志刚, 过崇俭(1990). 中国水稻白叶枯病菌致病型的研究. 植物病理学报, 20 (2): 81-88
- 高东迎, 刘嵩民, 周亦红(2005). 水稻抗白叶枯病基因*Xa-25*的分子定位. 遗传学报, 32 (2): 183-188
- 郭嗣斌, 张端品, 林兴华(2010). 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, 43 (13): 2611-2618
- 何汉生(1986). 稻白叶枯病黄叶型症状的发生与菌株及品种的关系. 华南农业大学学报, 3: 16-20
- 黄大年, 朱冰, 杨炜(1997). 抗菌肽B基因导入水稻及转基因植株的鉴定. 中国科学(C辑), 21 (1): 55-62
- 纪志远, 杨娟, 王寅鹏(2009). 中国水稻白叶枯病菌小种C8菌株无毒基因的分离及功能鉴别. 中国水稻科学, 23 (5): 463-469
- 金旭炜, 王春连, 杨清(2007). 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, 40 (6): 1094-1100



- 梁继农, 殷照生(1990). 水稻品种对白叶枯叶枯型与凋萎型抗性比较. 江苏农业科学, 4: 32~33
- 苗丽丽, 王春连, 郑崇珂(2010). 水稻抗白叶枯病新基因的初步定位. 中国农业科学, 43 (15): 3051~3058
- 倪大虎, 易成新, 李莉(2008). 分子标记辅助培育水稻抗白叶枯病和稻瘟病三基因聚合系. 作物学报, 34 (1): 100~105
- 阮辉辉, 严成其, 安德荣(2008). 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, 17 (6): 170~174
- 谭光轩, 任翔, 翁清妹(2004). 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, 31 (7): 724~729
- 王爱菊, 朱常香, 温孚江(2002). 水稻抗白叶枯病的分子基础. 山东农业大学学报(自然科学版), 33 (1): 101~106
- 王春连(2006). 水稻抗白叶枯病基因 *Xa23* 的图位克隆[博士论文]. 北京: 中国农业科学院研究生院
- 王文明, 周永力, 江光怀(2000). 水稻抗白叶枯病基因 *Xa-4* 的精细定位及其共分离分子标记. 科学通报, 45 (10): 1067~1070
- 王运丰(2011). 水稻白叶枯病的综合防治措施. 农业实用科技信息, 8: 38
- 项轶(2007). 水稻抗白叶枯病基因 *Xa3* 的遗传分析和精细定位[硕士论文]. 武汉: 华中农业大学
- 徐嵩杰(2006). 水稻抗病基因 *Xa3/Xa26* 家族的表达和生化分析[硕士论文]. 武汉: 华中农业大学
- 徐文联, 李向红, 王金生(1995). 水稻白叶枯病菌无毒基因研究初报. 高技术通讯, 5 (1): 5~9
- 曾列先, 黄少华, 林壁润(1997). 水稻对白叶枯病强毒菌系 V 型菌的抗性研究. 植物保护学报, 24 (4): 289~292
- 张小红, 王春连, 李桂芬, 张晓科, 梁云涛, 孙亮庆, 赵开军(2008). 转 *Xa23* 基因水稻的白叶枯病抗性及其遗传分析. 作物学报, 34 (10): 1679~1687
- 赵文祥, 武晓敏, 陈功友(2008). 水稻白叶枯病菌 JXOIII 菌株 *avrxa5* 基因的分离与鉴别. 第四届中国植物细菌病害学术研讨会, 杭州
- 郑崇珂, 王春连, 于元杰(2009). 水稻抗白叶枯病新基因 *Xa32(t)* 的鉴定和初步定位. 作物学报, 35 (7): 1173~1180
- Antony G, Zhou JH, Huang H (2010). Rice *xa13* recessive resistance to bacterial blight is defeated by induction of the disease susceptibility gene *Os-11N3*. Plant Cell, 22 (11): 3864~3876
- Biezen VEA, Jones JDH (1998). Plant disease-resistance proteins and the gene-for gene concept. Trends Biochem Sci, 23: 454~456
- Blair MW, Garris AJ, Iyer AS (2003). High resolution genetic mapping and candidate gene identification at the *xa5* locus for bacterial blight resistance in rice (*Oryza sativa* L.). Theor Appl Genet, 107 (1): 62~73
- Chen F, Gao MJ, Miao YS, Yuan YX, Wang MY, Li Q, Mao BZ, Jiang LW, He ZH (2010). Plasma membrane localization and potential endocytosis of constitutively expressed *Xa21* proteins in transgenic rice. Mol Plant, 3 (5): 917~926
- Chen HL, Wang SP, Zhang QF (2002). New gene for bacterial blight resistance in rice located on chromosome 12 identified from Minghui 63, an elite restorer line. Phytopathology, 92 (7): 750~754
- Chen S, Huang ZH, Zeng LX, Yang JY, Liu QG, Zhu XY(2008). High-resolution mapping and gene prediction of *Xanthomonas Oryzae* pv. *Oryzae* resistance gene *Xa7*. Mol Breeding, 22 (3): 433~441
- Chen S, Liu XQ, Zeng LX, Ouyang DM, Yang JY, Zhu XY (2011). Genetic analysis and molecular mapping of a novel recessive gene *xa34(t)* for resistance against *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*. Theor Appl Genet, 122 (7): 1331~1338
- Chu ZH, Fu BY, Yang H, Xu CG, Li ZK, Sanchez A, Park YJ, Benetzen JL, Zhang QF, Wang SP (2006a). Targeting *xa13*, a recessive gene for bacterial blight resistance in rice. Theor Appl Genet, 112 (3): 455~461
- Chu ZH, Yuan M, Yao JL (2006b). Promoter mutations of an essential gene for pollen development result in disease resistance in rice. Genes Dev, 20 (10): 1250~1255
- Collmer A (1998). Determinants of pathogenicity and avirulence in plant pathogenic bacteria. Curr Opin Plant Biol, 1: 329~335
- Gao L, Xia ZH, Jiang GH, Peng H, Zhao XF, Zhai WX (2011). Generation of marker-free, bacterial blight-resistant transgenic sterile line and hybrid rice with *Xa21*. Plant Breeding, 130: 438~443
- Gnanamanickam SS, Priyadarisini VB, Narayanan NN, Vasudevan P, Kavitha S (1999). An overview of bacterial blight disease of rice and strategies for its management. Curr Sci India, 77 (11): 1435~1444
- Goto T, Matsumoto T, Furuya N, Tsuchiya K, Yoshimura A (2009). Mapping of bacterial blight resistance gene *Xa11* on rice chromosome 3. Jpn Agr Res Q, 43 (3): 221~225
- Gu K, Tian D, Yang F (2004). High-resolution genetic mapping of *Xa27(t)*, a new bacterial blight resistance gene in rice, *Oryza sativa* L. Theor Appl Genet, 108 (5): 800~807
- Gu K, Tian D, Yin Z, Qiu C (2009). Transcription activator-like type III effector *AvrXa27* depends on OsTFIIA $\gamma$ 5 for the activation of *Xa27* transcription in rice that triggers disease resistance to *Xanthomonas oryzae* pv. *Oryzae*. Mol Plant Pathol, 10: 829~835
- Gu K, Yang B, Tian DS (2005). *R* gene expression induced by a type-III effector triggers disease resistance in rice. Nature, 435 (23): 1122~1125
- Gu KY, Sangha JS, Li Y, Yin ZC (2008). High-resolution genetic mapping of bacterial blight resistance gene *Xa10*. Theor Appl Genet, 116 (2): 155~163
- He Q, Li DB, Zhu YS, Tan MP, Zhang DP, Lin XH (2006). Fine mapping of *Xa2*, a bacterial blight resistance gene in rice. Mol Breeding, 17 (1): 1~6
- He ZH, Wang ZY, Li JM, Zhu Q, Lamb C, Ronald P, Chory J (2000). Perception of brassinosteroids by the extracellular domain of the receptor kinase BRI1. Science, 288: 2360~2363
- Hopkins CM, White FF, Choi SH, Guo A, Leach JE (1992). Identification of a family of avirulence genes from *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*. Mol Plant Microbe Interact, 5: 451~459
- Huang N, Angeles ER, Domingo J, Magpantay G, Singh S, Zhang G, Kumaravadivel N, Bennett J, Khush GS (1997). Pyramiding of bacterial blight resistance genes in rice: marker-assisted selection using RFLP and PCR. Theor Appl Genet, 95: 313~320
- Iyer AS, Mc Couch SR (2004). The rice bacterial blight resistance gene *xa5* encodes a novel form of disease resistance. Mol Plant

- Microbe Interact, 17: 1348~1354
- Iyer-Pascuzzi AS, Jiang H, Huang L (2008). Genetic and functional characterization of the rice bacterial blight disease resistance gene *xa5*. *Phytopathology*, 98 (3): 289~295
- Jiang GH, Xia ZH, Zhou YL, Wan J, Li DY, Chen RS, Zhai WX, Zhu LH (2006). Testifying the rice bacterial blight resistance gene *xa5* by genetic complementation and further analyzing *xa5* (*Xa5*) in comparison with its homolog *TFIIA* gamma1. *Mol Gen Genomics*, 275: 354~366
- Kang HW, Lee BM, Park YJ (2005). The genome sequence of *Xanthomonas oryzae* pathovar *oryzae* KACC10331, the bacterial blight pathogen of rice. *Nucleic Acids Res*, 33 (2): 577~586
- Kmi HS, Desveaux D, S inger AU, Patel P, John S, Dang JL (2005). The *Pseudomonas syringae* effector AvrRpt 2 cleaves its C-terminally acylated target, tRIN4, from *Arabidopsis* membranes to block RPM1 activation. *Proc Natl Acad Sci*, 18: 6496~6501
- Korinsak S, Sriprakhon S, Sirithanya P, Jairin J, Korinsak S, Vanavichit A, Toojinda T (2009). Identification of microsatellite markers (SSR) linked to a new bacterial blight resistance gene *xa33(t)* in rice cultivar 'Ba7'. *Maejo Int J Sci Tech*, 3 (2): 235~247
- Lee KS, Rasabandith S, Angeles ER (2003). Inheritance of resistance to bacterial blight in 21 cultivars of rice. *Phytopathology*, 93 (2): 147~152
- Lee SW, Han SW, Sririyanyum M (2009). A Type I-secreted, sulfated peptide triggers *Xa21*-mediated innate immunity. *Science*, 326 (5954): 850~853
- Li P, Long J, Huang Y (2004). *AvrXa3*: A novel member of *avrBs3* gene family from *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* has a dual-function. *Prog Nat Sci*, 14 (9): 774~780
- Mackey D, Belkhadir Y, Alonso JM, Ecker JR, Dang J (2003). *Arabidopsis* R IN4 is a target of the type III virulence effector *AvrRpt2* and modulates RPS2-mediated resistance. *Cell*, 112: 379~389
- Mendes BMJ, Cardoso SC, Boscariol-Camargo RL, Cruza RB, Mourao Filho FAA, Bergamin Filho A (2010). Reduction in susceptibility to *Xanthomonas axonopodis* pv. *citri* in transgenic *Citrus sinensis* expressing the rice *Xa21* gene. *Plant Pathol*, 59: 68~75
- Mew TW (1993). Focus bacterial blight of rice. *Plant Dis*, 77: 5~11
- Nakai H, Nakamura K, Kuwahara S, Saito M (1988). Genetic studies of an induced rice mutant resistant to multiple races of bacterial leaf blight. *Rice Genet Newslett*, 5: 101~103
- Narayanan NN, Baisakh N, Cruz Vera CM (2002). Molecular breeding for the development of blast and bacterial blight resistance in rice cv. IR50. *Crop Sci*, 42: 2072~2079
- Noda T, Ohuchi A (1989). A new pathogenic race of *Xanthomonas campestris* pv. *oryzae* and inheritance of resistance of differential rice variety, Tetep to it. *Ann Phytopathological Soc Jpn*, 55 (2): 201~207
- Ogawa T, Kaku H, Yamamoto T (1989). Resistance gene of rice cultivar, Asominori to bacterial blight of rice. *Jpn J Breed*, 39: 196~197
- Ogawa T, Morinaka T, Fujii K, Kimura T (1978). Inheritance of resistance of rice varieties of Kogyoku and Java 14 to bacterial group V of *Xanthomonas oryzae*. *Ann Phytopath Soc Jpn*, 44: 137~141
- Shen YW, Ronald P (2002). Molecular determinants of disease and resistance in interactions of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* and rice. *Microbes and Infection*, 4: 1361~1367
- Singh K, Vikal Y, Singh S (2002). Mapping of bacterial blight resistance gene *xa8* using microsatellite markers. *Rice Genet Newslett*, 19: 94~97
- Song WY, Wang GL, Chen LL, Kim HS, Pi LY, Holsten T, Gardner J, Wang B, Zhai WX, Zhu LH et al (1995). A receptor kinase-like protein encoded by the rice disease resistance gene, *Xa21*. *Science*, 270:1804~1806
- Sun X, Yang Z, Wang S (2003). Identification of a 47-kb DNA fragment containing *Xa4*, a locus for bacterial blight resistance in rice. *Theor Appl Genet*, 106 (4): 683~687
- Sun XL, Cao YL, Yang ZF, Xu CG, Li HG, Wang SP, Zhang QF (2004). *Xa26*, a gene conferring resistance to *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* in rice, encodes an LRR receptor kinase-like protein. *The Plant J*, 37: 517~527
- Tanksley SD, Young ND, Paterson AH (1989). RFLP mapping in plant breeding: new tools for an old science. *Nat Biotechnol*, 7: 257~264
- Tao Z, Liu HB, Qiu DY (2009). A pair of allelic *wrky* genes play opposite roles in rice-bacteria interactions. *Plant Physiol*, 151: 936~948
- Taura S, Ogawa T, Yoshimura A, Ikeda R, Iwata N (1992). Identification of a recessive gene to rice bacterial blight of mutant line *XM6*, *Oryzasativa* L. *Japan J Breed*, 42: 7~13
- Taura S, Ogawa T, Yoshimura A, Ikeda R, Omura T (1991). Identification of a recessive resistance gene in induced mutant line *XM5* of rice to bacterial blight. *Jpn J Breed*, 4: 27~32
- Tian D, Yin Z (2009). Constitutive heterologous expression of *avrXa27* in rice containing the *R* gene *Xa27* confers enhanced resistance to compatible *Xanthomonas oryzae* strains. *Mol Plant Pathol*, 10: 29~39
- Wang CT, Tan MP, Xu X (2003). Localizing the bacterial blight resistance gene, *Xa22(t)*, to a 100-kilo base bacterial artificial chromosome. *Phytopathology*, 93 (10): 1258~1262
- Wang CT, Wen GS, Lin XH (2009). Identification and fine mapping of the new bacterial blight resistance gene, *Xa31(t)*, in rice. *Eur J Plant Pathol*, 123 (2): 235~240
- Wang W, Zhai W, Luo M (2001). Chromosome landing at the bacterial blight resistance gene *Xa4* locus using a deep coverage rice BAC library. *Mol Gen Genomics*, 265 (1): 118~125
- White FF, Yang B, Johnson LB (2000). Prospects for understanding avirulence gene function. *Curr Opin Plant Biol*, 3: 291~298
- Wu LF, Goh ML, Sreekala C, Yin ZC (2008). *Xa27* depends on an amino-terminal signal-anchor-like sequence to localize to the apoplast for resistance to *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*. *Plant Physiol*, 148: 1497~1509
- Wu XM, Li XH, Xu CG, Wang SP (2008). Fine genetic mapping of *xa24*, a recessive gene for resistance against *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* in rice. *Theor Appl Genet*, 118 (1): 185~191
- Xu WH, Wang YS, Liu GZ, Chen XH, Tinjuangjun P, Li Y P, Song WY (2006). The autophosphorylated Ser686, Thr688, and Ser689 residues in the intracellular juxtamembrane domain of



- Xa21* are implicated in stability control of rice receptor-like kinase. *Plant J*, 45: 740~751
- Yamamoto J (1977). Variation in pathogenicity of *Xanthomonas oryzae* downson and resistance of rice varieties to the pathogen. *Contrib Central Res Ins Agriculture Bogor*, 28: 1~22
- Yamamoto T, Ogawa T (1990). Inheritance of resistance in rice cultivars, Toyonishiki, Milyang 23 and IR24 to Myanmar isolates of bacterial leaf blight pathogen. *Jpn Agr Res Q*, 24: 74~77
- Yang B, Zhu WG, Johnson LB (2000). The virulence factor *AvrXa7* of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* is a type III secretion pathway-dependent nuclear-localized double-stranded DNA-binding protein. *Proc Natl Acad Sci*, 97 (17): 9807~9812
- Yoshimura S, Yamanouchi U, Katayose Y (1998). Expression of *Xa1*, a bacterial blight-resistance gene in rice, is induced by bacterial inoculation. *Proc Natl Acad Sci*, 95 (4): 1663~1668
- Yoshimura S, Yamanouchi U, Kurata N, Nagamura Y, Sasaki T, Mino-  
be Y and Iwata N (1996). Identification of a YAC clone carrying the *Xa1* allele, a bacterial blight resistance gene in rice. *Theor Appl Genet*, 93: 117~122
- Yoshimura S, Yoshimura A, Satio A (1992). RFLP analysis of introgressed chromosomal segments in three near-isogenic lines of rice for bacterial blight resistance genes, *Xa1*, *Xa3* and *Xa4*. *Jpn J Genet*, 67: 29~37
- Young SA, White FF, Hopkins CM (1994). *AvrXa10* protein is in the cytoplasm of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*. *Mol Plant Microbe Interact*, 7 (6): 799~804
- Yuan M, Chu ZH, Li XH (2010). The bacterial pathogen *Xanthomonas oryzae* overcomes rice defenses by regulating host copper redistribution. *Plant Cell*, 22 (9): 3164~3176
- Zhu WG, Yang B, Chittoor JM, Johnson LB, White FF (1998). *AvrXa10* contains an acidic transcriptional activation domain in the functionally conserved C terminus. *Mol Plant-Microbe Interact*, 11: 824~832