

10 个抗白叶枯病基因在华南水稻品种中的分布研究

冯爱卿^{1, #} 张亚博^{2, #} 周继勇³ 苏菁¹ 封金奇¹ 陈凯玲¹ 陈炳¹ 梁美玲¹ 朱小源¹
汪聪颖^{1, *} 陈深^{1, *}

(¹广东省农业科学院 植物保护研究所/广东省植物保护新技术重点实验室, 广州 510640; ²华南师范大学 生命科学学院, 广州 510631; ³广东省农业技术推广中心, 广州 510520; #共同第一作者; *通信联系人, email: 1642841084@qq.com; csgdppri@163.com)

Distribution of Ten Bacterial Blight Resistance Genes in Rice Varieties from South China

FENG Aiqing^{1, #}, ZHANG Yabo^{2, #}, ZHOU Jiyong³, SU Jing¹, FENG Jinqi¹, CHEN Kailing¹, CHEN Bing¹,
LIANG Meiling¹, ZHU Xiaoyuan¹, WANG Congying^{1, *}, CHEN Shen^{1, *}

(¹Plant Protection Research Institute, Guangdong Academy of Agricultural Sciences / Guangdong Provincial Key Laboratory of High Technology for Plant Protection, Guangzhou 510640, China; ²School of Life Sciences, South China Normal University, Guangzhou 510631, China; ³Guangdong Agricultural Technology Extension Center, Guangzhou 510520, China; #These authors contributed equally to this work; *Corresponding author, email: 1642841084@qq.com; csgdppri@163.com)

Abstract: [Objective] This study aims to assess the distribution of cloned or mapped bacterial blight resistance genes (*Xa1*, *Xa3*, *Xa4*, *xa5*, *Xa7*, *xa8*, *Xa10*, *xa13*, *Xa21*, and *Xa23*) in newly developed and widely cultivated rice varieties in South China. It also evaluates the effectiveness of gene combinations in providing resistance. The findings provide a scientific basis for the rational deployment of bacterial blight-resistant rice genotypes and the application of these resistance genes in the region. [Method] Using functional markers for the 10 resistance genes, 887 newly developed rice varieties from South China and 25 major rice varieties from Guangdong Province (2023–2024) were screened for resistance genes to bacterial blight. The resistance of 887 newly developed rice varieties to *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* (*Xoo*) was identified by artificial leaf-cutting and inoculating with the dominant pathogenic strains of *Xoo* in South China. The resistance of the 25 major varieties in Guangdong Province was assessed using 102 representative strains from 11 major pathogenic types collected in 2024. [Result] Of the 887 new rice varieties, the frequencies of varieties carrying *Xa1*, *Xa23*, *Xa3*, *Xa7*, *Xa4*, *Xa21*, and *xa8* were 16.57%, 12.63%, 6.99%, 5.98%, 1.92%, 1.92%, and 0.34%, respectively, while no varieties carried *xa5*, *Xa10*, or *xa13*. Among the new varieties, 0.34% carried 4 resistance genes, 0.34% carried 3 genes, 6.99% carried 2 genes, 29.99% carried 1 gene, and 62.34% carried no resistance genes. Among the 68 new varieties with gene combinations, the most frequent genes were *Xa23*, *Xa1*, *Xa3*, *Xa7*, *Xa4*, and *Xa21*, with application frequencies of 63.23%, 63.23%, 38.23%, 27.94%, 14.71%, and 5.88%, respectively. Of the 887 varieties, 20.41% were resistant to the dominant *Xoo* pathogen in South China, while 79.59% were susceptible. The percentages of resistant varieties harboring only one of the genes *Xa23*, *Xa4*, *xa8*, *Xa7*, *Xa21*, *Xa3*, and *Xa1* were 92.75%, 42.86%, 33.33%, 32.35%, 23.08%, 11.11%, and 7.69%, respectively. Among new varieties with 4, 3, 2, 1, and 0 resistance genes, the percentages of resistant varieties were 100%, 100%, 64.52%, 35.34%, and 7.41%, respectively. 65.22% of varieties with *Xa23* were resistant or moderately resistant, and among the new varieties developed by pyramiding *Xa23* with different genes, 79.07% were rated as resistant or above. Among the new varieties carrying *Xa7*, 61.76% showed moderate susceptibility or worse, and 90% of varieties with pyramided *Xa7* and other genes exhibited similar susceptibility. For the 25 main rice varieties in Guangdong, only 20% contained one or two resistance genes. The frequencies of *Xa7*, *Xa4*, and *Xa3* were 4%, 8%, and 12%, respectively, while no other resistance genes were detected. Only 4% of the main varieties carried two resistance genes. Most of the 25 varieties were susceptible to the representative strains from Guangdong's pathotypes, with resistance frequencies generally low. Only Guang 8 You 2168, carrying *Xa4* and *Xa3*, exhibited a resistance frequency of 20%, while other varieties had resistance frequencies below 10%. [Conclusion] Currently, most of the new and main rice varieties in South China lack

收稿日期: 2025-10-10; 修改稿收到日期: 2026-03-16。

基金项目: 国家水稻产业技术体系资助项目(CARS-01-39); 广东省水稻产业技术体系资助项目(2024CXTD05); 国家重点研发计划项目子项目(2024YFD1200802); 广东省自然科学基金面上项目(2024A1515011253)。

bacterial blight resistance genes or effective gene combinations, leading to widespread susceptibility and an escalating threat from bacterial blight. However, resistance increases with the number of resistance genes. Breeding rice varieties with multiple resistance genes is a promising strategy to address the evolving virulence of bacterial blight. *Xa23*, *Xa7*, *Xa4*, *xa8*, *Xa21*, *Xa3*, and *Xa1* contribute to enhancing resistance, with *Xa23* and *Xa7* standing out as particularly effective and widely applicable resistance genes for future breeding in South China.

Key words: rice bacterial blight; resistant gene; new breed; main varieties; genotype analysis; molecular marker

摘 要: 【目的】明确白叶枯病抗性基因 *Xa1*、*Xa3*、*Xa4*、*xa5*、*Xa7*、*xa8*、*Xa10*、*xa13*、*Xa21*、*Xa23* 在水稻区试新品种和主推品种中的分布及其组合的抗病有效性, 为华南稻区白叶枯病抗病品种基因型的合理布局以及抗白叶枯病基因的应用提供科学依据。【方法】应用上述 10 个抗病基因的功能标记, 对华南稻区 887 个水稻区试新品种和 25 个 2023 至 2024 年广东省主推品种进行了抗白叶枯基因型检测; 并采用人工剪叶接种法, 应用华南稻区白叶枯病菌优势致病型 IX 型菌株对 887 个水稻区试新品种进行抗性鉴定, 应用 2024 年在广东收集的 11 个主要致病型的 102 个代表菌株对 25 个广东省主推品种进行抗性鉴定。【结果】887 个水稻区试新品种中, *Xa1*、*Xa23*、*Xa3*、*Xa7*、*Xa4*、*Xa21*、*xa8* 基因检出频率依次为 16.57%、12.63%、6.99%、5.98%、1.92%、1.92%、0.34%, *xa5*、*Xa10* 及 *xa13* 基因检出频率均为 0; 检出含 4 个、3 个、2 个、1 个、0 个抗病基因的区试新品种占总检测新品种的比率依次是 0.34%、0.34%、6.99%、29.99%、62.34%; 在有抗白叶枯基因组合的 68 个区试新品种中, *Xa23*、*Xa1*、*Xa3*、*Xa7*、*Xa4*、*Xa21* 的应用频率分别是 63.23%、63.23%、38.23%、27.94%、14.71%、5.88%。887 个水稻区试新品种中, 对白叶枯病华南优势致病型 IX 型菌表现抗病的品种仅占 20.41%, 感病品种占 79.59%; 在携带 *Xa23*、*Xa4*、*xa8*、*Xa7*、*Xa21*、*Xa3*、*Xa1* 单一基因的区试新品种中, 抗病品种的比率依次是 92.75%、42.86%、33.33%、32.35%、23.08%、11.11%、7.69%; 在含有 4 个、3 个、2 个、1 个、0 个抗病基因的水稻区试新品种中, 抗病品种比率依次为 100%、100%、64.52%、35.34%、7.41%; 在携带 *Xa23* 单一基因的区试新品种中有 65.22% 的新品种达抗级以上, *Xa23* 与不同基因聚合的新品种中有 79.07% 的新品种达抗级以上; 在携带 *Xa7* 基因的区试新品种中有 61.76% 的新品种达中感级以上, *Xa7* 与不同基因聚合的新品种中有 90% 的新品种达中感级以上; 而携带 *Xa4*、*xa8*、*Xa21*、*Xa3*、*Xa1* 基因的区试新品种除抗病品种外, 其余绝大部分的新品种均为感级以下。25 个广东省主推水稻品种中, 含以上 1 个或 2 个抗病基因的品种仅占 20%; *Xa7*、*Xa4*、*Xa3* 检出频率依次为 4%、8%、12%, 本研究的其他抗病基因均没有被检测到; 含 2 个抗病基因的品种仅占检测主推品种的 4%。25 个广东省水稻主推品种对绝大多数的广东致病型代表菌株均表现感病, 抗频普遍偏低, 仅以含有两个抗病基因(*Xa4* 与 *Xa3*) 的广 8 优 2168 抗性频率为 20.20%, 其他主推品种抗性频率均在 10% 以下。【结论】目前华南区试新品种和主推品种中以不含抗白叶枯病基因或基因组合的品种居多, 同时, 不管是区试新品种还是主推品种均以感病品种偏多, 华南稻区白叶枯病防控形势日益严峻; 水稻区试新品种和主推品种的抗性有随着含白叶枯病抗病基因数量的增加而增强的趋势, 多基因聚合抗病育种是应对白叶枯病菌毒性变异的有效途径; 目前对区试新品种抗性的提升贡献程度大小依次是 *Xa23*、*Xa7*、*Xa4*、*xa8*、*Xa21*、*Xa3*、*Xa1*, 其中 *Xa23*、*Xa7* 是目前在华南稻区具有极好应用前景的抗病基因。

关键词: 水稻白叶枯病; 抗病基因; 新品种; 主推品种; 基因型分析; 分子标记

水稻白叶枯病由稻黄单胞菌水稻致病变种 (*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*, *Xoo*) 引起, 该病是影响我国乃至全世界水稻安全生产最重要的细菌性病害之一, 严重制约水稻产量提升^[1]。水稻感染白叶枯病后, 通常减产达 10%~30%, 严重的可达 50% 以上, 甚至颗粒无收^[2]。水稻生产上广泛使用化学药剂防治该病害, 但长期实践表明发掘抗病新基因、培育抗病品种是防治该病害最经济、有效的途径。此外, 由于该病原菌的致病特点及其高度变异性, 选择对应有效的抗性基因是抗病育种的基础。因此, 摸清区试新品种、主栽品种的抗白叶枯病基因型和各抗病基因在实际应用中对抗性的贡献, 是指导抗白叶枯病基因科学应用的首要前提。

随着分子生物学的迅猛发展, 新的白叶枯病抗

性基因不断得到鉴定、克隆及功能解析, 为抗白叶枯病新品种的培育提供了新基因选择。截至目前, 已报道与水稻白叶枯病相关的抗性基因有 49 个, 编号已排至 *Xa47(t)*^[3]。其中, 应用方便或应用较多且抗性稳定或抗谱较广的基因有 *Xa1*、*Xa3*、*Xa4*、*xa5*、*Xa7*、*Xa21*、*Xa23* 等。*Xa1* 是最早鉴定且已被克隆的白叶枯病显性主效抗病基因, 曾广泛应用于白叶枯病的抗病育种中, 随着研究的深入, 相关研究已证明 *Xa2*、*Xa12*、*Xa14*、*Xa17*、*Xa31(t)*、*Xa38* 和 *Xa45(t)* 均是 *Xa1* 的等位基因^[4-5]。*Xa3* 曾是我国和日本等地粳稻育种中主要应用的抗白叶枯病基因, 其从明恢 63 挖掘而来, 编码定位于细胞膜上的富亮氨酸重复类受体激酶, 介导苗期和成株期水稻对白叶枯病菌的抗性, 携带 *Xa3* 的水稻品种在我国

曾一度广泛种植^[6]。水稻抗白叶枯病抗性基因 *Xa4* 是显性且属于全生育期抗病基因, *Xa4* 基因编码细胞壁相关激酶(WAK), 该激酶促进纤维素合成, 并抑制细胞壁疏松, 增强细胞壁, 从而提高植株机械强度, 降低植株高度, 具有较好的抗病性, 1980–1990 年代广泛应用在中国和亚洲其他国家的抗病育种中, 在此时期中国的大多数籼稻品种都携带 *Xa4* 基因^[7]。*xa5* 是隐性基因, 杂交后代抗性基因纯合快, 可较快获得抗性稳定的品种, 且 *xa5* 抗性稳定和抗谱较广, 是常规稻育种的优异基因, 但隐性基因 F_1 抗性在杂交水稻上不表达, 直接应用具有一定的局限性^[8]。在抗白叶枯病基因中, 来源于孟加拉国的水稻品种“DV85”的 *Xa7* 基因是一个对白叶枯病具有高抗、广谱、持久抗性的基因, 历经 40 多年该基因已被成功克隆^[9–11]。研究表明 *Xa7* 基因对来自中国和日本的 52 个不同白叶枯病菌株均表现为高抗, 且 *Xa7* 的抗病性在高温环境中更强, 它的这一特性很适合在中国华南稻区应用^[12]。抗病执行基因 *Xa10* 来源于籼稻品种“IRBB10”, 其以六聚体的形式定位于内质网(ER)中, *Xa10* 的启动子中含有一个与 TAL 效应基因 *AvrXa10*(*EBE_{AvrXa10}*)结合的元件, 该元件能特异性地诱导 *Xa10* 蛋白的表达, *Xa10* 通过破坏 ER 和 Ca^{2+} 的稳态从而诱导细胞死亡, 对一些菌株具有较好的抗性^[13–15]。*Xa10* 属于全生育期抗病基因, 其抗病性不受水稻遗传背景的影响^[16], 可以加以应用。来源于长药野生稻(*Oryzae longistaminata* L.)的白叶枯抗病基因 *Xa21* 是水稻中克隆到的第一个白叶枯病抗性基因^[17], 近些年来中国的水稻育种家们以携带 *Xa21* 基因的近等基因系 IRBB21 为供体, 利用分子标记辅助选择育种技术, 育成了一批携带 *Xa21* 基因的水稻新品种, 表现出了较强的白叶枯病抗性, 具有重要的生产应用价值^[18]。*Xa23* 抗病基因来源于长药野生稻, 对国内外鉴别菌系均表现出高抗性, 且完全显性、全生育期抗病, 其功能基因及其对应的病原菌互作基因 *avrXa23* 于 2015 年已被成功克隆, 实践证明 *Xa23* 在水稻白叶枯病抗性改良中基因效应明显, 在白叶枯病抗性育种中具有广阔的应用前景^[19–23]。虽然以上这些基因都已被精细定位或克隆, 且应用于抗病育种, 然而, 近年水稻区试新品种或主栽、主推品种的抗白叶枯病基因型和各主要抗病基因在不同遗传背景中对白叶枯病抗性改良的育种效应仍不清晰。目前已经成功克隆出 18 个白叶枯病抗性基因^[24], 利用这些基因序列信息, 发展特异性功能标记, 可快速检测新品种的抗白叶枯病基因型, 这对

掌握白叶枯病主要抗性基因在区试新品种、主推品种中的应用概况, 分析各主要抗性基因的应用策略、抗病品种的合理布局与轮换有着重要意义。

本研究采用 *Xa1*、*Xa3*、*Xa4*、*xa5*、*Xa7*、*xa8*、*Xa10*、*xa13*、*Xa21*、*Xa23* 共 10 个抗白叶枯病基因的功能性分子标记, 对华南稻区 887 个水稻区试新品种和 25 个 2023 至 2024 年广东省主推品种进行了抗白叶枯基因型检测; 并采用人工剪叶接种法, 应用华南稻区白叶枯病菌优势致病型 IX 型菌对 887 个水稻区试新品种进行抗性鉴定, 应用 2024 年在广东收集的 11 个主要致病型的 102 个代表菌株对 25 个广东省主推品种进行抗性鉴定, 旨在明确该区域水稻区试新品种、主推品种的抗白叶枯病基因型分布和对应的抗性表现, 为华南稻区白叶枯病抗病品种合理布局及选育新型、高效的抗白叶枯病杂交稻组合提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 供试的植物材料

用于抗白叶枯基因型分子检测的 887 个水稻区试新品种, 其种子由广东省省级水稻品种区域试验主持单位提供; 用于抗白叶枯基因型分子检测的 25 个广东省主推品种(粤禾丝苗、南优占、五山丝苗、粤农丝苗、美香占 2 号、南晶香占、粤美占、19 香、黄广油占、双黄占、南桂占、吉丰优 1002、广 8 优金占、青香优 19 香、广 8 优 2168、耕香优荔丝苗、Y 两优 1378、金农丝苗、粤香 430、广泰优天弘丝苗、美巴香占、弘优秋占、广 8 优 169、Y 两优 1173、Y 两优 3089)由广东省农业科学院植物保护研究所从市场上或种业公司收集; 用于抗白叶枯基因型分子检测的近等基因系对照品种 IRBB1(*Xa1*)、IRBB3(*Xa3*)、IRBB4(*Xa4*)、IRBB5(*xa5*)、IRBB7(*Xa7*)、IRBB8(*xa8*)、IRBB10(*Xa10*)、IRBB13(*xa13*)、IRBB21(*Xa21*) 从国际水稻研究所(IRRI)引进; CBB23(*Xa23*)由中国农业科学院作物科学研究所章琦研究员提供; 用于菌株致病型检测的中国白叶枯病鉴别寄主 5 个: 金刚 30、特特普、南粳 15、爪哇 14、IR26^[25]。

1.2 供试的接种菌株

用于 887 个水稻区试新品种白叶枯病抗性鉴定的接种菌株为来自广东阳江、致病性稳定的华南稻区水稻白叶枯病优势致病菌系 IX 型菌代表菌株 GD1286 和 GD2307; 用于 25 个广东省主推品种抗性鉴定的 102 个代表菌株来自广东 15 个市的 11 个致病

表1 广东省主推品种抗性鉴定接种菌株的来源和致病型
Table 1. Sources and pathotypes of inoculated strains for resistance identification of main cultivars in Guangdong Province

采集地 Origin	菌株数 Number of strains	菌株所属致病型个数Number of pathotypes to which the strain belongs										
		I	III	IV	V	VI	IX	新型1	新型2	新型3	新型4	新型5
								New pathotype 1	New pathotype 2	New pathotype 3	New pathotype 4	New pathotype 5
惠州 Huizhou	7				6		1					
东莞 Dongguan	5				3		2					
广州 Guangzhou	5						4			1		
河源 Heyuan	4				2		2					
江门 Jiangmen	20				14		5	1				
揭阳 Jieyang	4						4					
汕尾 Shanwei	7	1	1				5					
茂名 Maoming	18		2	1	2	1	11	1				
梅州 Meizhou	3				2							1
清远 Qingyuan	2						2					
汕头 Shantou	1				1							
阳江 Yangjiang	7						7					
湛江 Zhanjiang	12				7		3				2	
肇庆 Zhaoqing	4						2	1	1			
珠海 Zhuhai	3				3							
合计 Total	102	1	3	1	40	1	48	3	1	1	2	1

型菌株(表1); 各致病型在中国鉴别寄主上的致病反应^[25-27]见表2。

1.3 供试的植物材料种植与管理

供试材料均种植于广东省农业科学院植物保护研究所天河区五山大丰试验基地发病环境适宜、土壤肥力均衡、中等的试验田中，试验期间不施任何杀菌剂，各材料栽培管理措施相同。水稻区试新品种、广东省主推品种、近等基因系、中国白叶枯

病鉴别寄主编号后，按正常季节播种育秧，秧龄期早稻30 d，晚稻25 d以内。广东省主推品种抗谱试验种植方式：2024年广东省主推品种、中国白叶枯病鉴别寄主全部品种按编号顺序种植，单本移植，每个菌株每个品种种植5株苗为1重复，2次重复，同一接种菌株株行距18 cm×24 cm，接种菌株间隔40 cm以上；水稻区试新品种抗性鉴定种植方式：2023–2024年水稻区试新品种、近等基因系、中国白

表2 致病型在中国鉴别寄主上的致病反应
Table 2. Pathotypes of *Xoo* strains on Chinese differentials

致病型 Pathotype	鉴别寄主反应 Reactions of differential hosts to the strains				
	金刚30 Jingang 30	特特普 Tetep	南粳15 Nanjing 15	爪哇14 Java 14	IR26
I	S	R	R	R	R
II	S	S	R	R	R
III	S	S	S	R	R
IV	S	S	S	S	R
V	S	S	R	R	S
VI	S	R	S	R	R
IX	S	S	S	S	S
新型1 New pathotype 1	S	S	S	R	S
新型2 New pathotype 2	S	R	S	R	S
新型3 New pathotype 3	S	R	S	S	S
新型4 New pathotype 4	S	S	R	S	S
新型5 New pathotype 5	S	R	R	R	S

R: 抗病; S: 感病。
R, Resistant; S, Susceptible.

表3 水稻白叶枯病人工接种抗性评价病情分级标准

Table 3. Grading standard for evaluation of rice bacterial blight resistance by artificial inoculation

抗性 Resistance	病级 Disease level	病情 Illness
高抗 HR	0	剪口下无明显病斑，或者仅有褐斑反应。病斑长度纵向扩展小于等于1.0 cm，或病斑面积小于等于5.0% There is no obvious lesion under the cut, or only a brown spot reaction. The longitudinal extension of lesion length is less than or equal to 1.0 cm, or the lesion area is less than or equal to 5.0%
抗 R	1	病斑长度纵向扩展1.1~3.0 cm，或病斑面积占叶面积5.1%~12.0% The length of the lesion extends longitudinally from 1.1 cm to 3.0 cm, or the lesion area accounts for 5.1% to 12.0% of the total
中抗 MR	3	病斑长度纵向扩展3.1~6.0 cm，或病斑面积占叶面积12.1%~25.0% The length of the lesion extends longitudinally from 3.1 cm to 6.0 cm, or the lesion area accounts for 12.1% to 25.0% of the total
中感 MS	5	病斑长度纵向扩展6.1~12.0 cm，或病斑面积占叶面积25.1%~50.0% The length of the lesion extends longitudinally from 6.1 cm to 12.0 cm, or the lesion area accounts for 25.1% to 50.0% of the total
感 S	7	病斑长度纵向扩展12.1~20.0 cm，或病斑面积占叶面积50.1%~75.0% The length of the lesion extends longitudinally from 12.1 cm to 20.0 cm, or the lesion area accounts for 50.1% to 75.0% of the leaf area
高感 HS	9	病斑长度纵向扩展大于20 cm，或病斑面积大于叶面积75% The longitudinal extension of the lesion length is more than 20 cm, or the lesion area is more than 75% of the leaf area

叶枯病鉴别寄主每个品种按编号顺序种植，每个品种插一行，每行10株，单本移植，株行距18 cm×24 cm，每插20个品种隔1行。

1.4 病原菌分离、保存及接种调查

1.4.1 菌株分离、致病型鉴定及保存

在病叶病健交界处选取新鲜发病组织，先用无菌水冲洗，再选用75%酒精表面消毒30 s，然后放入0.1%升汞消毒1~1.5 min，最后用无菌水冲洗3次，稍晾干后将消毒过的组织块放在肋本哲氏(Wakimoto potato dextrose agar, WPDA)固体培养基斜面上，28~30℃培养。按上述方法将病组织取样消毒后研碎，加入适量无菌水浸泡10~15 min，然后稀释成不同梯度的病菌悬液，吸取各梯度病菌悬液1 mL放入培养皿中，倒入适量35℃左右的液体培养基摇匀凝固后，放置在28~30℃培养箱中培养，也可将病菌悬液划线或涂布于固体WPDA培养基上培养。采用划线法提纯单菌落菌株，移入试管斜面培养基培养48~72 h后，按冯爱卿等^[27]方法进行病菌致病型鉴定后备用。应用甘油保存法放入-70℃超低温冰箱中保存备用。

1.4.2 接种调查

将接种菌株移植在 WPDA 平板上，活化后在培养基上 28℃培养 72 h 后，用无菌水洗下菌苔和稀释菌种，接种菌液浓度为 6×10⁸ cfu/mL。在水稻

孕穗期，人工剪叶接种法(用手术剪刀蘸取白叶枯病菌菌液，带菌液的剪刀口剪去接种叶片距离叶尖 2~3 cm 的小段叶尖，蘸一次菌液剪 2~3 片叶)接菌。102 个代表菌株每一菌株在每个广东主推品种上接种稻株 20 片叶(以剑叶为主)，设 2 次重复；每个 IX 型菌代表菌株在每个水稻新品种上各接种 5 株稻苗，每株至少接种 10 片叶(以剑叶为主)。剪叶接种后 21 d 调查试验结果，试验的有效性以同时期种植和接种的中国白叶枯病鉴别品种和抗白叶枯病单基因系发病程度为依据，各鉴别品种的发病程度达到各致病型的相应表型病级方可认为试验有效。以病斑面积(长度)占叶片面积(长度)百分率作为抗感反应参数，参照国际水稻研究所分级标准^[28]和国家水稻区试品种白叶枯病抗性鉴定病级标准^[29]调查和记录(表 3)。

1.5 植物标样采集及DNA提取

待植株长至 2.5~3.0 叶龄，进行标样的采集。每个品种采集 2 个单株的叶片，混合收集于 2.0 mL 的离心管中，经液氮速冻后，置于-80℃的冰箱内储藏备用。DNA 微量提取步骤：1) 将装有水稻叶片的离心管放在液氮中浸泡约 5 min，随后用快速组织破碎仪磨碎叶片。2) 称取 0.5~1cm 水稻叶片装入 2mL 离心管内并加入 1~2 粒钢珠后浸泡液氮中 3~5 min。3) 将离心管放上破碎仪，叶片研磨至粉末状

表4 10个水稻白叶枯病抗性基因特异标记检测引物
Table 4. Specific marker detection primers for the ten bacterial blight resistance genes

目标基因 Gene	引物序列(5'-3') Primer sequence (5'-3')	预期片段大小 Expected size(bp)	参考文献 Reference
<i>Xa1</i>	F: ATCAGGAAGTTGAACTCCAG R: AACCACTGATTGCGGAAGG	202	[4]
<i>Xa3</i>	F: CCACAATGCCATGTCAGGTGGCATCCCTGCA R: AGGTGTTGGAGGATTGGCAT	255	[30]
<i>Xa4</i>	F: GCTTAAGAGCGTTTGTAGGG R: GCCACCGAAGTACTACCCAT	320	[31]
<i>xa5</i>	Ext F: CGGATAGCAGCATTTCCTCAAGAG Ext R: GGAGAAATTACATCACAAGCGC Int F: GCTCGCCATTCAAGTTCTTGAG Int R: GTAGATACCTTATCAAAGTGGG	950/375	[32]
<i>Xa7</i>	F: GAACTGCTCTGCTCAAGTGCCTC R: CGCCATGAAGCAGAAAATACGAC	1100	未发表 Unpublished
<i>xa8</i>	F: GCAACTCGACGGAAGGCATCG R: GAGGGCTCAAGACGAACTCATCACG Ext F: GACCGCACCTTGACGATCTCC Ext R: TCGTCGCTGTTCTCCTACTCACC	259/200	[33]
<i>Xa10</i>	F: CGCAATCACTTCAATTACTT R: GAAGAATGAAAGAGGAGGG	270	[34]
<i>xa13</i>	F: AGCTCCAGCTCTCCAAATG R: GGCCATGGCTCAGTGTTAT	1000	[35]
<i>Xa21</i>	F: TGCTGCAGGTCAGCCAAGCTTA R: CAACCGTTGTTTTGCCTCC	1500	[36]
<i>Xa23</i>	F: AGTCCCTTCCGAAACATCTTCC R: GAGGTAGGAGGAGTAAGGGATAG	1279	未发表Unpublished

“未发表”指由作者团队自行设计的引物。
“Unpublished” means that the primers were designed by the authors.

态后加入 400~500 μL DNA 提取液(提取液需提前预热至 80℃)。4) 将加入提取液的样品混匀后干热浴处理 15~25 min(期间混匀 1~2 次释放)。5) 干热浴处理结束冷却后常温 12000 r/min 下离心 7 min, 收取上清至 1.5 mL 离心管并加入等量异丙醇混匀沉淀 10 min 以上。6) 将沉淀好的样品常温 12000 r/min 下离心 7 min, 弃掉上清加入 600 μL 无水乙醇清洗 1~2 次(保留沉淀物), 倒扣风干后加入 80~100 μL TE 溶解(4℃ 或 -20℃ 保存)。

1.6 10个白叶枯抗病基因特异性分子标记与检测

1.6.1 10个抗病基因特异性分子标记

本研究中 *Xa3* 使用的是特异性功能标记 BB3-RF/R^[30]。*Xa4* 使用的是紧密连锁的 SSR 标记 RM224L3^[31]。*xa5* 使用的是功能性四联标记^[32]。*xa8* 使用的是紧密连锁的 SSR 标记 RM21044、RM21045^[33]。*xa13* 功能标记利用 Chu 等报道的 *xa13* 基因启动子区的差异设计^[35]。*Xa21* 使用的是紧密连锁标记 pTA248^[36]。其他各标记的具体信息见表 4。

1.6.2 10个抗病基因特异性分子标记的检测

利用 10 个基因特异性分子标记, 对华南稻区 887 个水稻区试新品种和 25 个广东省主推品种、近等基因系品种分别进行 PCR 扩增, 检测各品种的基因

型。分子标记 PCR 扩增: 反应总体积为 20 μL, 其中包括水稻基因组 DNA(20~30 ng/μL)1 μL, 10× PCR 缓冲液 10 μL, 正反向引物(10 μmol/L)各 0.5 μL, ddH₂O 8 μL。PCR 程序如下: 94℃下预变性 3 min; 94℃下变性 30 s, 55℃~60℃下退火 30 s, 72℃下延伸 1 min, 35 个循环; 72℃延伸 5 min。产物在 1%~2%的琼脂糖凝胶上进行电泳检测, 电泳条件为 145 V, 30 min。

1.7 数据处理与分析

采用 Microsoft Excel 2010 进行原始数据处理。采用 Graphpad prism 8 软件, 对含有单个抗白叶枯基因新品种或含有抗白叶枯基因组合的新品种的抗性表型数据进行作图统计分析。

2 结果与分析

2.1 887个水稻区试新品种对华南优势致病型IX型菌的抗性

887 个水稻区试新品种中对白叶枯病华南优势致病型IX型菌表现抗、中抗、中感、感、高感的新品种所占比例分别为 14.88%(132 个)、5.53%(49 个)、10.82%(96 个)、40.70%(361 个)、28.07%(249 个)(图

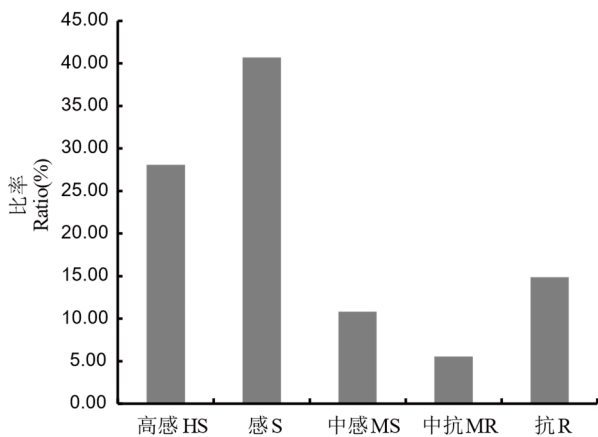


图1 887份水稻区试新品种对白叶枯病抗性类型比率
Fig. 1. Ratio of different bacterial blight resistance types in the 887 new rice varieties

1), 抗病品种占 20.41%, 感病品种占 79.59%, 区试新品种中感病品种偏多。

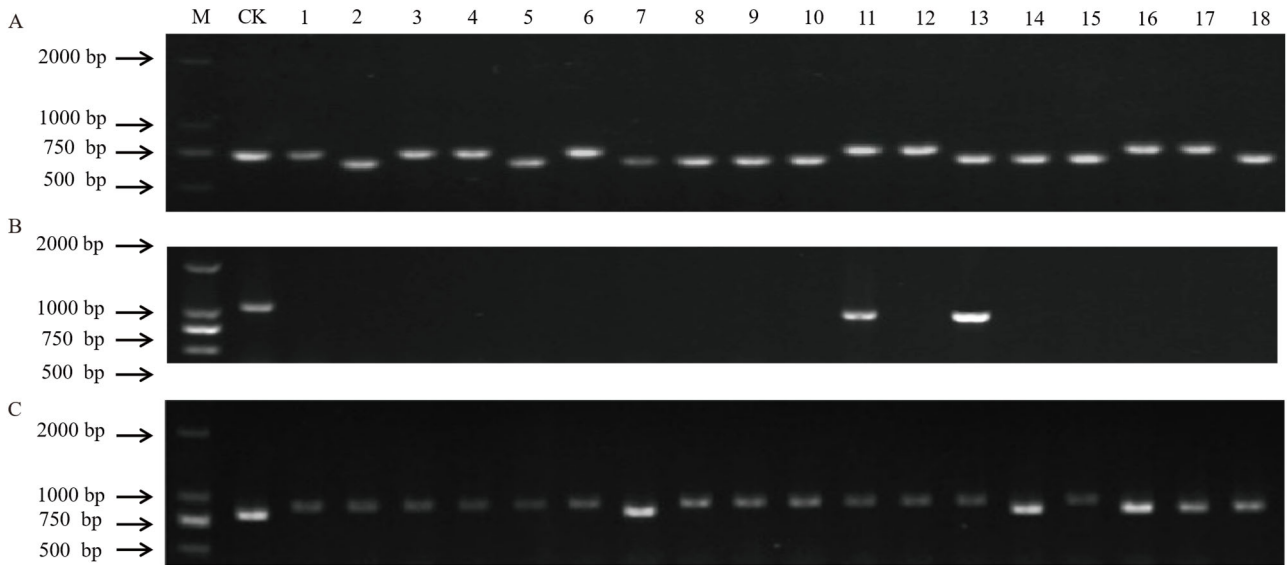
2.2 水稻区试新品种的抗白叶枯基因型及其分布

利用不同抗病基因的特异标记对 887 个水稻区试新品种进行了抗白叶枯基因检测, 其中有 147 个新品种含有 *Xa1*, 62 个新品种含有 *Xa3*, 17 个新品种含有 *Xa4*, 53 个新品种含有 *Xa7*, 3 个新品种

含有 *xa8*, 17 个新品种含有 *Xa21*, 112 个新品种含有 *Xa23*。部分基因特异性分子标记的检测结果如图 2 所示。在检测的 887 个水稻区试新品种中, 抗性基因 *Xa1* 和 *Xa23* 检出频率最高, 检出率分别为 16.57%和 12.63%; 其次是抗性基因 *Xa3* 和 *Xa7*, 分别为 6.99%与 5.98%。在这些新品种中, 检出频率较低的抗性基因是 *Xa4*、*Xa21* 和 *xa8*, 分别为 1.92%、1.92%和 0.34%。检测的 887 个水稻区试新品种都不携带抗性基因 *xa5*、*Xa10* 及 *xa13*(图 3)。综上所述, 10 个常用抗白叶枯基因中, 目前应用相对较广的依次是 *Xa1*、*Xa23*、*Xa3*、*Xa7*, 其中 *Xa23*、*Xa7* 是已报道抗谱较广的抗病基因^[12, 22, 27]。

2.3 水稻区试新品种聚合的抗白叶枯基因数量分析

对 887 个水稻区试新品种检出的抗白叶枯基因数量进行分析, 其中有 3 个新品种检出了 4 个抗白叶枯基因, 是检出抗白叶枯基因数量最多的新品种, 占总检测新品种的比率是 0.34%, 基因型组合为 *Xa23*+*Xa7*+*Xa3*+*Xa1* 和 *Xa21*+*Xa7*+*Xa4*+*Xa3*。有 3 个新品种检出了 3 个抗白叶枯基因, 占总检测新品种的比率是 0.34%, 基因型组合为



M: 标记; CK表示各个基因对应的阳性对照。A: *Xa21*基因特异性分子标记对部分组合的分子检测, *Xa21*使用的阳性对照为IRBB21, 1~18对应附表1中 T98、T104、T110、T112、T125、T336、T342、T358、T366、T377、T380、T387、T404、T436、T455、T466、T779、T880; B: *Xa7*基因特异性分子标记对部分组合的分子检测, *Xa7*使用的阳性对照为IRBB7, 1~18对应附表1中T7、T45、T82、T107、T163、T212、T241、T263、T331、T354、T387、T440、T597、T625、T654、T689、T748、T836; C: *Xa23*基因特异性分子标记对部分组合的分子检测, *Xa23*使用的阳性对照为CBB23, 1~18对应附表1中T15、T53、T107、T149、T174、T204、T236、T266、T331、T360、T380、T447、T484、T513、T532、T623、T670、T783。
M, Marker; CK denotes the positive control corresponding to each gene. A, Molecular detection of specific molecular markers for *Xa21* genes in some combinations, and the positive control is IRBB21, 1~18 correspond to T98, T104, T110, T112, T125, T336, T342, T358, T366, T377, T380, T387, T404, T436, T455, T466, T779 and T880 in Supplemental Table 1; B, Molecular detection of specific molecular markers for *Xa7* genes in some combinations and the positive control is IRBB7, 1~18 correspond to T7, T45, T82, T107, T163, T212, T241, T263, T331, T354, T387, T440, T597, T625, T654, T689, T748, T836 in Supplemental Table 1; C, Molecular detection of specific molecular markers for *Xa23* genes in some combinations, and the positive control is CBB23, 1~18 correspond to T15, T53, T107, T149, T174, T204, T236, T266, T331, T360, T380, T447, T484, T513, T532, T623, T670, T783 in Supplemental Table 1.

图2 特异性分子标记的水稻品种抗白叶枯基因*Xa23*检测

Fig. 2. Detection of bacterial blight resistance genes in rice varieties with specific molecular markers

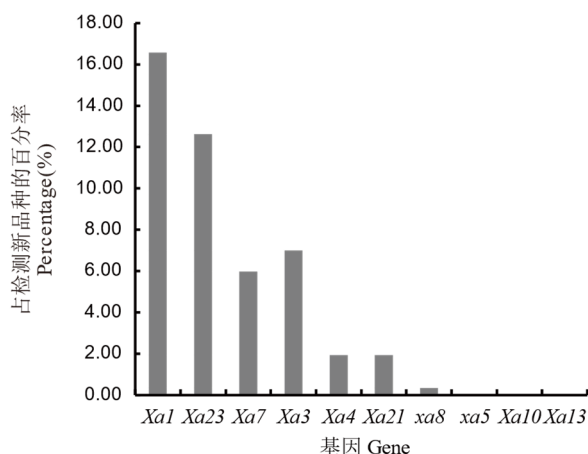


图3 抗白叶枯基因在887个水稻新品种中的分布

Fig. 3. Distribution of resistance genes to bacterial blight in 887 new rice varieties

Xa23+*Xa3*+*Xa1*。有 62 个新品种检出了 2 个抗白叶枯基因, 占总检测新品种的比率为 6.99%, 基因型组合有 *Xa3*+*Xa1*、*Xa4*+*Xa1*、*Xa4*+*Xa3*、*Xa7*+*Xa21*、*Xa7*+*Xa23*、*Xa7*+*Xa1*、*Xa23*+*Xa1*、*Xa23*+*Xa3*、*Xa23*+*Xa4*、*Xa23*+*Xa21*。有 266 个新品种只检测出 1 个抗白叶枯基因, 占总检测新品种的比率为 29.99%。有 553 个新品种未检测到本研究中 10 个抗白叶枯基因中的任何一个, 占总检测新品种的比率是 62.34%(图 4)。同时, 在有基因组合的 68 个新品种中 *Xa23*、*Xa1*、*Xa3*、*Xa7*、*Xa4*、*Xa21* 的应用频率分别是 63.23%、63.23%、38.23%、27.94%、14.71%、5.88%。综上所述, 育成的水稻区试新品种中以不含常见抗病基因的品种居多; 其次, 相对于稻瘟病的抗病育种, 抗病基因聚合在白叶枯育种中目前应用还不广。

2.4 检出的抗白叶枯病基因数量、类型与水稻品种的抗病相关性分析

结合白叶枯病华南优势致病型 IX 型菌接种的表型数据, 分析 887 个水稻区试新品种的抗白叶枯基因类型或数量与品种抗病性间的相关性(附表 1)。分析表明, 水稻区试新品种的抗性有随着含白叶枯病抗病基因数量的增加而增强的趋势。其中, 含有 4 个和 3 个抗病基因的水稻新品种有 6 个, 均表现抗病, 抗病品种占的比率达 100%; 含有 2 个抗病基因的水稻新品种有 62 个, 表现抗病的有 40 个, 抗病品种占的比率为 64.52%; 含有 1 个抗病基因的水稻新品种有 266 个, 表现抗病的有 94 个, 抗病品种占的比率为 35.34%; 在不含有本研究检测抗病基因的 553 个水稻新品种中, 表现抗病的只有 41 个, 抗病品种占比仅 7.41%(表 5)。

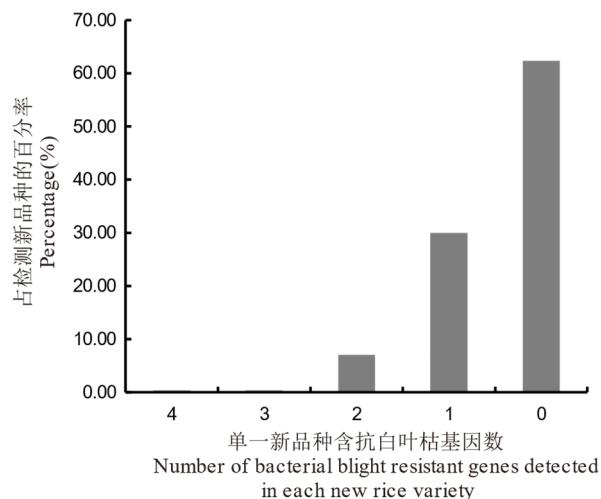


图4 单个水稻区试新品种所含抗白叶枯病基因数及其所占比率

Fig. 4. Number of bacterial blight resistance genes detected in each new rice variety and the percentage

另外, 不同的单一抗性基因对提升水稻区试新品种的抗病性贡献表现出显著差异。其中, 携带 *Xa23* 的新品种组合中, 其抗病品种占的比率为 92.75%, 是所有检测单一抗性基因中最高的; 其次依次是 *Xa4*、*xa8*、*Xa7*、*Xa21*、*Xa3*、*Xa1*, 其抗病品种占的比率分别为 42.86%、33.33%、32.35%、23.08%、11.11%、7.69%(表 5)。同时, 在携带 *Xa23* 单一基因的新品种中有 65.22% 的新品种达抗级以上; 携带 *Xa7* 单一基因的新品种中有 61.76% 的新品种达中感以上, 而携带 *Xa21*、*xa8*、*Xa4*、*Xa3*、*Xa1* 单一基因的新品种除抗病品种外, 其余绝大部分的新品种均在感级以下, 表现高感的品种偏多, 中感品种没有或非常少(图 5)。

此外, 有基因聚合的新品种中, *Xa23* 与 1 个、2 个、3 个基因聚合的新品种中抗病品种比率绝大部分均在 90% 以上, 在携有 *Xa7* 与 *Xa23*、*Xa21* 基因组合的新品种中抗病品种比率在 87% 以上, *Xa4*、*Xa3*、*Xa1* 在没有 *Xa23*、*Xa21*、*Xa7* 参与的基因组合新品种中抗病品种比率均为 0(表 5)。同时, *Xa23* 与不同基因聚合的新品种中有 79.07% 的新品种达抗级以上, 表现出高抗病性; *Xa7* 与不同基因聚合的新品种中有 90% 的新品种达中感级以上; *Xa4*、*Xa3*、*Xa1* 在没有 *Xa23*、*Xa21*、*Xa7* 参与的基因组合新品种中绝大部分均表现感级以下(图 6)。

综上所述, *Xa23* 基因在单一基因或聚合基因区试新品种中均表现出良好的抗性, 对水稻新品种抗性的提升贡献最大, 其他抗白叶枯基因对抗病性的贡献大小依次是 *Xa7*、*Xa4*、*xa8*、*Xa21*、*Xa3* 和 *Xa1*。

表5 携带不同抗性单基因或基因组合新品种中抗病品种比率

Table 5. Ratio of resistant varieties among new varieties harboring single resistance genes or gene combinations

基因或基因组合	品种数量	抗性品种数	抗病品种比率
Gene or combination of genes	Number of varieties	Number of resistant varieties	Ratio of resistant varieties (%)
无None	553	41	7.41
<i>Xa23</i>	69	64	92.75
<i>Xa21</i>	13	3	23.08
<i>xa8</i>	3	1	33.33
<i>Xa7</i>	34	11	32.35
<i>Xa4</i>	7	3	42.86
<i>Xa3</i>	36	4	11.11
<i>Xa1</i>	104	8	7.69
<i>Xa3</i> + <i>Xa1</i>	8	0	0.00
<i>Xa4</i> + <i>Xa1</i>	1	0	0.00
<i>Xa4</i> + <i>Xa3</i>	6	0	0.00
<i>Xa7</i> + <i>Xa21</i>	1	1	100.00
<i>Xa7</i> + <i>Xa23</i>	8	7	87.50
<i>Xa7</i> + <i>Xa1</i>	7	3	42.86
<i>Xa23</i> + <i>Xa1</i>	23	21	91.30
<i>Xa23</i> + <i>Xa3</i>	6	6	100.00
<i>Xa23</i> + <i>Xa4</i>	1	1	100.00
<i>Xa23</i> + <i>Xa21</i>	1	1	100.00
<i>Xa23</i> + <i>Xa1</i> + <i>Xa3</i>	3	3	100.00
<i>Xa23</i> + <i>Xa7</i> + <i>Xa1</i> + <i>Xa3</i>	1	1	100.00
<i>Xa21</i> + <i>Xa7</i> + <i>Xa4</i> + <i>Xa3</i>	2	2	100.00

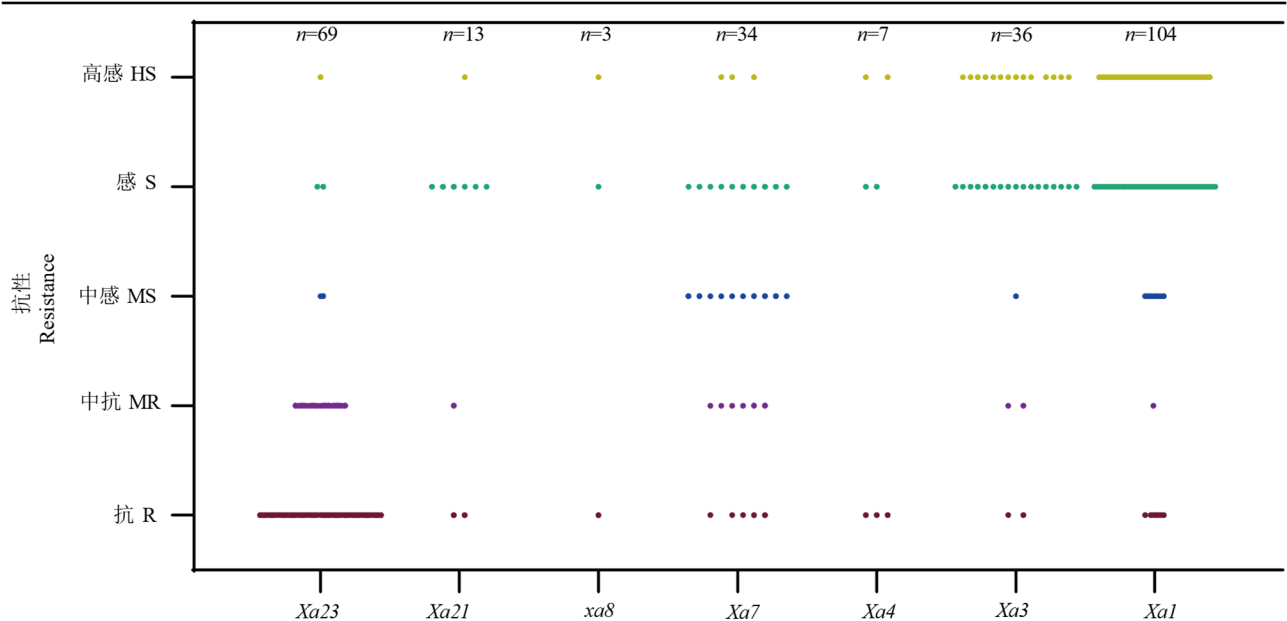


图5 携带单个抗白叶枯基因新品种的抗性类型分布

Fig. 5. Distribution of resistance types of new varieties with single resistance gene to bacterial blight

2.5 广东省主推品种抗白叶枯病基因型及抗病相关性分析

25 个广东省主推水稻品种抗白叶枯基因型分子检测和抗谱测定结果见表 6。25 个广东省主推水稻品种中,含有 1 或 2 个抗病基因的品种只有 5 个,

占 20%; 未检测到本研究中 10 个抗白叶枯基因中的任何一个的品种有 20 个,占 80%,大部分广东省主推水稻品种都不含有被检测的抗病基因,且在含有抗病基因的主推品种中只检测到 *Xa7*、*Xa4*、*Xa3* 基因,其他抗病基因均没有检测到。其中,含

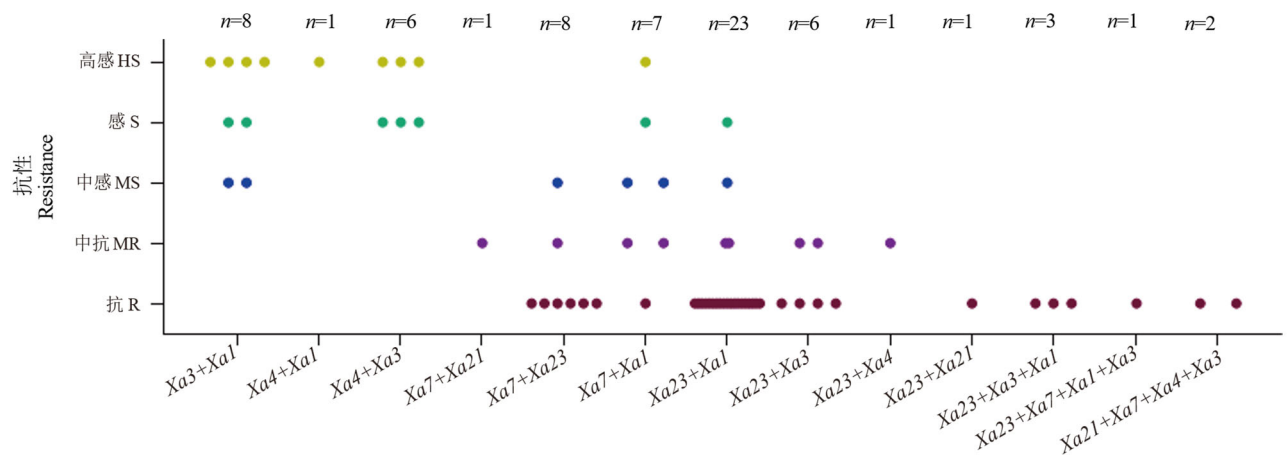


图6 携带有抗白叶枯基因组合新品种的抗性类型分布
Fig. 6. Distribution of resistance types in new varieties with resistane gene combination to bacterial blight

表6 广东省主推水稻品种抗白叶枯基因型和对广东菌株的抗频
Table 6. Bacterial blight resistant genotypes of major rice varieties and their resistance frequency to strains from Guangdong Province

编号 Number	品种名称 Variety name	抗性频率 Resistance frequency (%)	检出的抗病基因 Detected resistance genes									
			Xa23	Xa21	Xa13	Xa10	xa8	Xa7	xa5	Xa4	Xa3	Xa1
1	粤禾丝苗 Yuchesimiao	2.94	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	南优占 Nanyouzhan	2.97	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3	五山丝苗 Wushansimiao	1.96	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4	粤农丝苗 Yuenongsimiao	2.94	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5	美香占2号 Meixiangzhan 2	1.96	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6	南晶香占 Nanjingxiangzhan	1.96	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
7	粤美占 Yuemeizhan	1.96	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8	19香 19 xiang	1.96	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
9	黄广油占 Huangguangyouzhan	3.23	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
10	双黄占 Shuanghuangzhan	2.94	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
11	南桂占 Nanguizhan	3.92	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
12	吉丰优1002 Jifengyou 1002	8.82	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
13	广8优金占 Guang 8 youjinzhan	1.96	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
14	青香优19香 Qingxiangyou 19 xiang	0.98	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
15	广8优2168 Guang 8 you 2168	20.20	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—
16	耕香优荔丝苗 Gengxiangyoulisimiao	8.82	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
17	Y两优1378 Y Liangyou 1378	2.94	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
18	金农丝苗 Jinnongsimiao	1.98	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
19	粤香430 Yuxiang 430	5.88	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
20	广泰优天弘丝苗 Guangtaiyoutianhongsimiao	0.98	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
21	美巴香占 Meibaxiangzhan	1.96	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
22	弘优秋占 Hongyouqiuzhan	0.98	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
23	广8优169 Guang8 you 169	5.15	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
24	Y两优1173 Y Liangyou 1173	1.96	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
25	Y两优3089 Y Liangyou 3089	0.98	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

“—”表示没有检测到对应的抗病基因；“+”表示检测到对应的抗病基因。
“—”indicates that the corresponding disease-resistant gene is not detected; “+” indicates that the corresponding disease-resistant gene is detected.

Xa7 基因的只有 1 个(吉丰优 1002)，占检测主推品种的 4%；含 Xa4 基因的有 2 个，占检测主推品种的 8%，分别是广 8 优 2168、Y 两优 1173；含 Xa3 基因的有 3 个，占检测主推品种的 12%，分别是广 8 优 2168、耕香优荔丝苗、广泰优天弘丝苗；含 2 个抗病基因(Xa4 与 Xa3)的只有 1 个(广 8 优 2168)，占检测主推品种的 4%。
同时，25 个广东省水稻主推品种对绝大多数的

广东致病型代表菌株均表现感病, 抗频普遍偏低。其中广 8 优 2168、吉丰优 1002、耕香优荔丝苗、粤香 430、广 8 优 169 抗性频率分别为 20.20%、8.82%、8.82%、5.88%、5.15%, 其他主推品种抗性频率均在 5% 以下。含有两个抗病基因组合(*Xa4* 与 *Xa3*)的广 8 优 2168 的抗谱较广。

综上所述, 广东省水稻主推品种对广东菌株抗频普遍偏低与大部分广东省主推水稻品种不含有常见抗病基因相关, 尤其以缺乏应用对抗性贡献较高的 *Xa23* 基因相关; 抗病基因的聚合应用会在一定程度上拓宽品种的抗谱, 但目前抗白叶枯病基因的聚合在广东省水稻主推品种中应用较少。

3 讨论

3.1 品种抗性水平的整体提升是实现水稻白叶枯病有效防控的关键手段

水稻白叶枯病属于突发、暴发性病害, 一旦显症, 常规方法已较难防治。各种实践已证明, 种植、布局抗病品种是控制水稻白叶枯病最经济、有效的方法。因此, 品种抗性整体水平直接决定品种布局防控技术的成效。了解清楚华南稻区即将推向市场的区试新品种和生产应用品种的抗性水平、抗性基因型分布是提升抗性品种布局防控技术质量的前提。目前鉴定的 49 个白叶枯病主效基因中已经克隆了 18 个, 根据其基因结构和分子机制可分为 6 类^[24-27]。本研究结合生产实际和近年报道的基因应用情况, 筛选了代表各抗病机制类型、应用较多、抗性稳定、抗谱不一的 10 个常见抗白叶枯病基因的功能性分子标记, 对华南稻区 887 个水稻区试新品种和 25 个广东省主推品种进行了抗白叶枯基因型分子检测和抗性鉴定或抗谱测定, 同时进行了抗病相关性分析。结果表明, 887 个水稻区试新品种中检出含 4 个、3 个、2 个、1 个、0 个抗病基因的品种占总检测新品种的比率依次是 0.34%、0.34%、6.99%、29.99%、62.34%, 新品种中以不含抗病基因的品种居多, 其中 *Xa1*、*Xa23*、*Xa3*、*Xa7*、*Xa4*、*Xa21*、*xa8* 基因检出频率依次为 16.57%、12.63%、6.99%、5.98%、1.92%、1.92%、0.34%, *xa5*、*Xa10* 及 *xa13* 基因检出频率均为 0; 887 个水稻区试新品种中对白叶枯病华南优势致病型 IX 型菌表现抗病的品种仅占 20.41%, 感病品种占 79.59%, 新品种中感病品种偏多; 在含有 4 个、3 个、2 个、1 个、0 个抗病基因的水稻新品种中, 抗病品种比率依次为 100%、100%、64.52%、35.34%、7.41%, 且不含

抗病基因的水稻新品种大部分抗性级别在感级以下, 表现高感的品种偏多。25 个广东省主推水稻品种中, 未检测到本研究中 10 个抗白叶枯病基因中的任何一个的品种占 80%, 大部分广东省主推水稻品种都不含有检测的抗病基因, 且在含有抗病基因的主推品种中只检测到 *Xa7*、*Xa4*、*Xa3* 基因, 其他抗病基因均没有检测到; 同时 25 个广东省水稻主推品种对绝大多数的广东致病型代表菌株均表现感病, 抗频普遍偏低, 仅广 8 优 2168 抗性频率为 20.20%, 其他主推品种抗性频率均在 10% 以下。本研究结果与苗哲宁等^[37]统计 2019 至 2023 年华南稻区审定品种整体白叶枯病抗性表现较差的结果一致。据其统计, 华南稻区审定品种整体抗病频率仅占 7.8%, 感病和高感品种占 61.8%, 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%。综上所述, 目前不管是即将推向市场的区试新品种还是生产应用品种, 不含常见白叶枯抗病基因的品种占了绝大部分, 应用的抗病基因也不够丰富。相应地, 不管是即将推向市场的区试新品种还是生产应用品种均以偏高感的品种居多。水稻品种白叶枯病抗性普遍偏低与大部分品种不含常见抗病基因相关, 尤其与缺乏应用对抗性贡献较高、抗谱广的基因相关; 聚合基因的应用可在一定程度上拓宽品种的抗谱, 但目前在白叶枯抗病育种中应用较少。新品种和生产应用品种的抗性整体水平偏低, 是近年华南稻区白叶枯病流行整体呈上升趋势、局部稻区甚至暴发成灾的重要原因。因此, 为全面实现水稻种业振兴、水稻大面积单产提升, 一方面应加快应用抗病基因培育优质、抗病品种, 增加品种中抗病基因的多样性; 另一方面应像稻瘟病这样提高审定品种的门槛, 把好审定关口, 以促进生产应用品种白叶枯病抗性水平的整体提升。

3.2 *Xa23* 和 *Xa7* 基因抗病育种前景与挑战

挖掘具有抗性稳定、抗谱广、方便利用、对抗性贡献程度高的优质抗病基因是培育高抗病水稻品种的前提, 亦是保证生产应用品种白叶枯病抗性水平整体提升的基石。*Xa23*和*Xa7*基因是目前国内外公认的抗性程度好且方便应用的优质抗病基因, 但两者在后续新品种(组合)中的应用情况和对抗性的贡献未做很深入的报道。其中, *Xa23*已广泛应用于水稻育种中, 2018年前全国已有50多个单位或个人引进*Xa23*基因进行抗病育种, 当时已审定含*Xa23*基因抗病新品种63个, 累计推广约500 万hm²^[38]。本研究检测的887个水稻区试新品种中, 除*Xa1*外, 以*Xa23*检出频率最高, 检出率为12.63%, 在有基因聚

合的区试新品种中*Xa23*应用频率也是最高的,占63.23%;在携带*Xa23*单一基因的新品种中,其抗病品种的比率为92.75%,*Xa23*与不同基因聚合的新品种中抗病品种比率也绝大部分在90%以上;在携带*Xa23*单一基因的新品种中有65.22%的新品种达抗级以上,*Xa23*与不同基因聚合的新品种中有79.07%的新品种达抗级以上,均表现高抗病性。*Xa23*是目前华南稻区抗病育种工作中应用最广、对抗性贡献程度最高的优质抗病基因。相对于*Xa23*基因,以前*Xa7*基因应用有限,刘峰等^[39]和王祯等^[40]等虽能从各地的杂交水稻或常规稻中检测到*Xa7*基因,但占比不高。随着2021年*Xa7*基因的成功克隆,近年*Xa7*基因的应用得到了育种家的重视。本研究检测的887个水稻区试新品种中,*Xa7*检出率为5.98%,在有基因聚合的新品种中*Xa7*应用频率为27.94%;在携带*Xa7*单一基因的新品种中,其抗病品种的比率为32.35%,*Xa7*与不同基因聚合的新品种中抗病品种比率在42%以上;携带*Xa7*基因的新品种中有61.76%的新品种达中感级以上,*Xa7*与不同基因聚合的新品种中有90%的新品种达中感级以上,均表现出较好的抗病性。*Xa7*也是对抗性贡献程度较高的优质抗病基因。由此可见,*Xa23*、*Xa7*是目前众多基因中在华南稻区具有极好应用前景的优质抗病基因。

但随着含*Xa23*、*Xa7*基因抗病品种种植面积的扩大,其广泛应用是否会诱发白叶枯病菌的变异,正日益成为研究者关注的焦点。田间监测已在多地检测到能够侵染*Xa23*、*Xa7*基因的毒性菌株。2015年陈小林等^[41]报道从广西南宁病样中分离到5株可侵染CBB23的菌株,其中,强毒菌株C9-3的毒性变异被证实源于无毒基因*avrXa23*的缺失,与其他中国无毒菌株相比仅缺少一个TAL基因^[42-43]。2018年袁斌等^[44]在湖北省菌株中发现有2个菌株可使IRBB7(*Xa7*)感病;2019年陈功友等^[45]报道,在全国500余株白叶枯菌株中也发现广谱抗病基因*Xa23*、*Xa7*可分别被2、11个菌株克服。2022年Xu等报道了来自安徽的对CBB23表现感病的致病菌株AH28,其机制是在缺失*avrXa23*的基础上,携带了一个无法与*Xa23*启动子EBE(效应子结合元件)结合的类似基因*tal7b*,因此不能激发*Xa23*的抗性^[46]。同年,冯爱卿等研究进一步显示,在测试的全国954个菌株中,可侵染广谱抗病基因*Xa7*(IRBB7)的有34个、*Xa23*(CBB23)的有31个,且来自于广东、广西、浙江等不同地区^[27]。这些研究共同表明,田间白叶枯病菌种群已发生毒性变异,能克服*Xa23*、*Xa7*抗性

的菌株不仅出现,且存在扩散趋势,亟需加强监测与研究,应加紧含*Xa23*、*Xa7*基因品种的布局策略和聚合育种研究,并加以保护应用。

3.3 多基因聚合抗病育种是应对白叶枯病菌毒性变异的有效途径

水稻品种与白叶枯病菌、稻瘟病菌的互作关系均遵循“基因对基因”理论,品种与病原菌之间的协同进化处于“军备竞赛”状态。单个基因抗性被克服的实例在白叶枯病和稻瘟病中已属常见。对于这一难题,选用多基因聚合抗性品种以提高品种布局技术的有效性与持久性在稻瘟病防控中已取得阶段性的成功。这一策略在白叶枯病抗病育种中也被陆续应用。其中,*Xa23*、*Xa21*、*xa13*、*Xa7*、*xa5*、*Xa3*、*Xa4*是目前应用较多的聚合目标基因,包含上述基因中2至5个基因的组合能有效提升品种抗性^[47]。周俊飞等^[48-50]成功将*Xa21*、*xa13*、*xa5*3等白叶枯病基因分别导入IRBB59、耐盐品种CSR-30以及深水稻品种Jalmagna,均显著增强了抗病能力;Dokku等^[51]成功将4个白叶枯病基因*Xa21*、*xa13*、*xa5*、*Xa4*聚合到栽培稻品种“Tapaswini”中。Hsu等^[52]通过整合*Xa4*、*xa5*、*Xa7*、*xa13*、*Xa21*共5个抗病基因,育成了在中国台湾地区广受欢迎的粳稻品种台农82。冯爱卿等^[27]通过对不同白叶枯病抗性基因对954个菌株的抗感聚合分析,发现2、3、4或5个基因聚合后抗性频率均有提升,说明抗病基因之间对测试菌株的抗性具有互补性,聚合后能产生加性效应。以上研究结果在本研究测试的新品种中也得到了验证。根据本研究887个水稻新品种的抗白叶枯病组合基因类型与品种抗病性间的相关性分析,水稻新品种的抗性有随着含白叶枯病抗病基因数量的增加而增强的趋势。在含有4个和3个抗病基因的水稻新品种中,抗病品种比率均达100%;在含有2个抗病基因的水稻新品种中,抗病品种比率为64.52%;在含有1个抗病基因的水稻新品种中,抗病品种比率为35.34%。由此可见,大部分的多基因聚合抗病育种能拓宽品种的抗谱,延长品种的应用寿命,是应对白叶枯病菌毒性变异的有效途径。

然而,需要注意的是基因聚合并非总能增强品种抗性,一些基因例如*xa5*分别与*Xa23*、*Xa10*、*Xa27*、*Xa7*等“抗性执行蛋白类”抗病基因聚合时,抗性反而减弱^[48,53],且多基因聚合单一品种在某个地方的大面积推广亦会对田间病原菌施加巨大的选择压力,加速强毒力病原小种(如超级小种)的形成,最终可能导致病害大流行而难以持续控制^[54]。

同时, 从本研究对区试新品种的抗病基因型检测结果可知, 目前无论是在区试新品种还是在主推品种中, 聚合基因在白叶枯病抗病育种实践中应用还是不多。在本研究 887 个区试新品种中含 4 个和 3 个抗白叶枯基因的新品种均仅占 0.34%, 含 2 个抗白叶枯基因的新品种仅占 6.99%, 含 2 个抗病基因的广东主推品种只有 1 个, 仅占检测主推品种的 4%。因此, 持续动态监测各个抗病基因对各地病原菌小种的抗性贡献, 多技术结合挖掘与创制新型抗病基因资源、研究和推广高效的抗病基因组合和应用布局技术是实现白叶枯病持续高效防控的重要手段。

3.4 *xa8* 与 *xa13* 基因的应用前景

在本研究检测的 887 个水稻区试新品种和 25 个广东主推品种中均未能检测到含 *xa13* 的品种, *xa8* 也仅在 3 个新品种中检测到。这一检测结果表明, 在当前白叶枯病的抗病育种中, 抗白叶枯病基因 *xa8*、*xa13* 应用极少。然而, 基于我们已有的病原互作研究和抗性评价数据, *xa8*、*xa13* 均被证实能赋予水稻对白叶枯病菌中度水平抗性, *xa8*、*xa13* 的近等基因系对每年度测试的绝大部分菌株处于中抗或中感的水平(数据未发表), 冯爱卿等^[21]测试的 954 个菌株中 *xa8*、*xa13* 抗频分别为 37.21%、34.91%, 属第Ⅲ类中抗基因系。两者作用机制分别涉及调控病原菌效应因子的识别或影响病菌在木质部定殖的关键通路, *xa13* 基因抗病机制是编码 SWEET 蛋白, 通过 SWEET 基因启动子区发生突变, 使 TALE 效应子无法或者降低对 SWEET 基因的诱导, 从而逃避了病菌 TALE 的诱导^[35]; *xa8* 基因暂未克隆, 其抗病机制暂时未被揭示, 其候选基因可能是编码含锌指 A20 和 AN1 结构域的蛋白(LOC_Os07g07400)、氧化还原酶 20G-Fe 加氧酶家族蛋白(LOC_Os07g07410)和赤霉素 20 氧化酶 1-B 蛋白(LOC_OS07G07420), *xa8* 可能编码一种新类型的抗性蛋白^[33]。因此, 两者均是水稻抗白叶枯病遗传网络中的重要组成部分。鉴于这两个基因在当前测试品种群体中处于缺失状态, 以及它们所具备的明确抗性贡献, 建议在未来的水稻抗白叶枯病育种计划中, 特别是在旨在培育广谱、持久抗性品种的基因聚合策略中, 提高对 *xa8* 和 *xa13* 基因的引入与应用频率。通过分子标记辅助选择等技术手段, 将这两个中抗基因系有效整合到优良品种中, 能够丰富目标育种群体的抗性基因库多样性, 从而提升新品种应对白叶枯病病原菌变异和流行的整体抗性韧性。

4 结论

品种携带抗病基因与否以及携带抗性基因的抗病程度直接决定品种对白叶枯病抗性水平, 目前华南区试新品种和主推品种中以不含已知的抗白叶枯病基因或基因组合的品种居多, 同时, 不管是新品种还是主推品种均以感病品种偏多, 华南稻区水稻品种抗白叶枯病整体水平有待提高。测试新品种中应用较广的抗白叶枯病基因依次是 *Xa1*、*Xa23*、*Xa3*、*Xa7*, 高抗基因系 *xa5*、中抗基因系 *xa8*、*xa13* 没有应用或应用极少, *xa5*、*xa8*、*xa13* 基因的应用技术有待发掘; 各基因对测试品种抗性的贡献依次是 *Xa23*、*Xa7*、*Xa4*、*xa8*、*Xa21*、*Xa3*、*Xa1*, 其中 *Xa23*、*Xa7* 是目前众多基因中在华南稻区具有极好应用前景的抗病基因。同时, 水稻新品种和主推品种的抗性有随着含白叶枯病抗病基因数量的增加而增强的趋势, 多基因聚合抗病育种是应对白叶枯病菌毒性变异的有效途径, 建议目前可采用 *Xa7*+*Xa23*、*Xa23*+*Xa3*、*Xa23*+*Xa4*、*Xa23*+*Xa21*、*Xa23*+*Xa1*+*Xa3*、*Xa23*+*Xa7*+*Xa1*+*Xa3*、*Xa21*+*Xa7*+*Xa4*+*Xa3* 等组合进行抗病育种, 以提高华南稻区白叶枯病品种布局技术的有效性与持久性。

在线辅助性信息: 附表1请见《中国水稻科学》网站(<http://www.ricesci.cn>)。

参考文献:

- [1] 徐坚, 沈颖, 王华弟, 戴德江. 水稻白叶枯病的发生危害与综合防治技术探讨[J]. 中国稻米, 2016, 22(2): 65-67.
Xu J, Shen Y, Wang H D, Dai D J. Discussion on rice bacterial leaf blight occurrence and integrated control techniques[J]. *China Rice*, 2016, 22(2): 65-67. (in Chinese with English abstract)
- [2] Rajarajeswari N V L, Muralidharan K. Assessments of farm yield and district production loss from bacterial leaf blight epidemics in rice[J]. *Crop Protection*, 2006, 25(3): 244-252.
- [3] Xing J X, Zhang D Y, Yin F Y, Zhong Q L, Wang B, Xiao S Q, Ke X, Wang L X, Zhang Y, Zhao C M, Lu Y D, Chen L, Cheng Z Q, Chen L J. Identification and fine-mapping of a new bacterial blight resistance gene, *Xa47(t)*, in G252, an introgression line of Yuanjiang common wild rice (*Oryza rufipogon*)[J]. *Plant Disease*, 2021, 105(12): 4106-4112.
- [4] Ji C H, Ji Z Y, Liu B, Cheng H, Liu H, Liu S Z, Yang B,

- Chen G Y. *Xa1* allelic R genes activate rice blight resistance suppressed by interfering TAL effectors [J]. *Plant Communications*, 2020, 1(4): 100087.
- [5] Zhang B M, Zhang H T, Li F, Ouyang Y D, Yuan M, Li X H, Xiao J H, Wang S P. Multiple alleles encoding atypical NLRs with unique central tandem repeats in rice confer resistance to *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* [J]. *Plant Communications*, 2020, 1(4), 12: 100088.
- [6] 徐雷, 李香花, 王石平. 水稻抗白叶枯病基因 *Xa3/Xa26* 家族成员的表达模式分析[J]. 中国水稻科学, 2008, 22(6): 559-563.
- Xu L, Li X H, Wang S P. Analysis on expression patterns of the family members of rice bacterial blight resistance gene *Xa3/Xa26* [J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2008, 22(6): 559-563. (in Chinese with English abstract)
- [7] 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)
- [8] 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 with English abstract).
- [9] 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.
- [10] Wang C Y, Chen S, Feng A Q, Su J, Wang W J, Feng J Q, Chen B, Zhang M Y, Yang J Y, Zeng L X, Zhu X Y. *Xa7*, a small orphan gene harboring promoter trap for *AvrXa7*, leads to the durable resistance to *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* [J]. *Rice*, 2021, 14(1): 48.
- [11] Chen X F, Liu P C, Mei L, He X L, Chen L, Liu H, Shen S R, Ji Z D, Zheng X X, Zhang Y C, Gao Z Y, Zeng D L, Qian Q, Ma B J. *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.
- [12] 伍豪, 邓国富, 高利军, 戴高兴, 黄娟, 高菊, 卿冬进, 陈韦韦, 闫双勇, 梁海福. 水稻抗白叶枯病基因 *Xa7* 荧光分子标记开发与育种应用[J]. 分子植物育种, 2021, 19(12): 4024-4031.
- Wu H, Deng G F, Gao L J, Dai G X, Huang J, Gao J, Qing D J, Chen W W, Yan S Y, Liang H F. Development and breeding application of the fluorescence molecular marker of rice bacterial blight resistance gene *Xa7* [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2021, 19(12): 4024-4031. (in Chinese with English abstract)
- [13] Tian D, Wang J, Zeng X, Gu K, Qiu C, Yang X, Zhou Z, Goh M, Luo Y, 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 [J]. *The Plant Cell*, 2014, 26(1): 497-515.
- [14] Wang J, Tian D S, Gu K Y, Yang X B, Wang L L, Zeng X and Yin Z C. Induction of *Xa10*-like genes in rice cultivar nipponbare confers disease resistance to rice bacterial blight [J]. *Molecular Plant Microbe Interactions*, 2017, 30(6): 466-477.
- [15] Gu K, Sangha J S, Li Y and Yin Z. High-resolution genetic mapping of bacterial blight resistance gene *Xa10* [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2008, 116: 155-163.
- [16] Zeng X, Tian D, Gu K, Zhou Z, Yang X, Luo Y, White F F, Yin Z C. Genetic engineering of the *Xa10* promoter for broad-spectrum and durable resistance to *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2015, 13(7): 993-1001.
- [17] 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* [J]. *Science*, 1995, 270(5243): 1804-1806.
- [18] 代雨婷, 张建明, 程灿, 周继华, 牛付安, 孙滨, 张安鹏, 方军, 谢开珍, 曹黎明, 潘晓华, 储黄伟. 水稻抗白叶枯病基因 *Xa21* 的功能性标记开发[J/OL]. 分子植物育种, 2023, <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20230504.1045.002.html>.
- Dai Y T, Zhang J M, Cheng C, Zhou J H, Niu F A, Sun B, Zhang A P, Fang J, Xie K Z, Cao L M, Pan X H, Chu H W. Development of functional markers for rice bacterial blight resistance gene *Xa21* [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2023, <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20230504.1045.002.html>. (in Chinese with English abstract).
- [19] 王春连, 戚华雄, 潘海军, 李进波, 樊颖伦, 章琦, 赵开军. 水稻抗白叶枯病基因 *Xa23* 的 EST 标记及其在分子育种上的利用[J]. 中国农业科学, 2005, 38(10): 1996-2001.
- Wang C L, Qi H X, Pan H J, Li J B, Fan Y L, Zhang Q,

- Zhao K J. EST-markers flanking the rice bacterial blight resistance gene *Xa23* and their application in marker-assisted selection[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2005, 38(10): 1996-2001. (in Chinese with English abstract)
- [20] 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.
- [21] 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 *Xa-23(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 *Xa 23 (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)
- [22] 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 and Zhao K J. *Xa23* is an executor R protein and confers broad-spectrum disease resistance in rice[J]. *Molecular Plant*, 2015, 8(2): 290-302.
- [23] 秦钢, 李道远, 李杨瑞, 梁海福, 莫海玲, 于松保, 唐梅. 水稻白叶枯病抗性基因 *Xa23* 导入效应分析[J]. 西南农业学报, 2008, 21(1): 71-74.
- Qin G, Li D Y, Li Y R, Liang H F, Mo H L, Yu S B, Tang M. Imported effects of resistant gene *Xa23* of bacterial blight of rice[J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2008, 21(1): 71-74. (in Chinese with English abstract)
- [24] 李舟, 杨雅云, 戴陆园, 张斐斐, 阿新祥, 董超, 王斌, 汤翠凤. 水稻白叶枯病抗性基因和相关因子研究利用进展[J]. 中国农学通报, 2022, 38(30): 91-99.
- Li Z, Yang Y Y, Dai L Y, Zhang F F, A X X, Dong C, Wang B, Tang C F. Rice bacterial blight resistance genes and resistance-related factors: A review on research and utilization[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2022, 38(30): 91-99. (in Chinese with English abstract)
- [25] 方中达, 许志刚, 过崇俭, 殷尚智, 伍尚忠, 徐美明, 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. *Acta Phytopathologica Sinica*, 1990, 20(2): 81-88. (in Chinese with English abstract).
- [26] 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 Science*, 2005, 32(2): 58-59. (in Chinese with English abstract)
- [27] 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)
- [28] INGER Genetic Resources Center. *Standard Evaluation System for Rice*[M]. 4th ed. Manila, Philippines: International Rice Research Institute (IRRI), 1996.
- [29] 杨仕华, 廖琴. 中国水稻品种试验与审定[M]. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2005: 35-36.
- Yang S H, Liao Q. Test and approval of rice varieties in China[M]. Beijing: *China Agricultural Science and Technology Press*, 2005: 35-36. (in Chinese)
- [30] Hur Y J, Jeung J U, Kim S Y, Park H S, Cho J H, Lee J Y, Sohn Y B, Song Y C, Park D S, Lee C W, Sohn J G, Nam M H, Lee J H. Functional markers for bacterial blight resistance gene *Xa3* in rice[J]. *Molecular Breeding*, 2013, 31(4): 981-985.
- [31] Sun X, Yang Z, Wang S, Zhang Q. Identification of a 47-kb DNA fragment containing *Xa4*, a locus for bacterial blight resistance in rice[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2003, 106(4): 683-687.
- [32] Ramkumar G, Prahalada G D, Hechanova S L, Vinarao R, Jena K K. Development and validation of SNP-based functional codominant markers for two major disease resistance genes in rice (*O. sativa* L.)[J]. *Molecular Breeding*, 2015, 35(6): 129.
- [33] Vikal Y, Chawla H, Sharma R, Lore J S, Singh K. Mapping of bacterial blight resistance gene *Xa8* in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding (the)*, 2014, 74(4s): 589.
- [34] 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)
- [35] Chu Z H, Yuan M, Yao J L, Ge X J, Yuan B, Xu C G, Li X H, Fu B Y, Li Z K, Bennetzen J L, Zhang Q F, Wang S P. Promoter mutations of an essential gene for pollen development result in disease resistance in rice[J]. *Genes & Development*, 2006, 20(10): 1250-1255.
- [36] Ronald P C, Albano B, Tabien R, Abenes L, Wu K S, McCouch S, Tanksley S D. Genetic and physical analysis of the rice bacterial blight disease resistance locus, Xa21[J]. *Molecular and General Genetics*, 1992, 236(1): 113-120.
- [37] 苗哲宁, 陈积金, 李自明, 刘毅, 罗利军. 华南稻区抗白叶枯病育种研究现状与应用[J/OL]. 中国水稻科学, 2025, <https://link.cnki.net/urlid/33.1146.S.20250326.1630.004>.
- Miao Z N, Chen J J, Li Z M, Li Y, Luo L J. Advances and applications in breeding for bacterial blight resistance in rice in south China[J/OL]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2025, <https://link.cnki.net/urlid/33.1146.S.20250326.1630.004>. (in Chinese with English abstract)
- [38] 黄世文, 王玲, 袁高庆, 何勇强. 中国水稻病害[M]. 北京: 科学出版社: 2024, 62-65.
- Huang S W, Wang L, Yuan G Q, He Y Q. Rice diseases in China[M]. Beijing: Science Press: 2024, 62-65.
- [39] 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)
- [40] 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, 2(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)
- [41] 陈小林, 颜群, 高利军, 韦善富, 李道远, 高汉亮. 广西水稻白叶枯病菌致病型的初步鉴定[J]. 南方农业学报, 2015, 46(2): 236-240.
- Chen X L, Yan Q, Gao L J, Wei S F, Li D Y, Gao H L. Preliminary identification of pathotype of *Xanthomonas oryzae* pv. *Oryzae* in Guangxi[J]. *Journal of Southern Agriculture*, 2015, 46(2): 236-240. (in Chinese with English abstract)
- [42] Chen X L, Wei S F, Yan Q, Huang F K, Ma Z F, Li R F, Cen Z L, Yan W H, Li K H. Virulence and DNA fingerprinting analysis of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* identify a new pathotype in Guangxi, South China[J]. *Journal of Basic Microbiology*, 2019, 59(11): 1082-1091.
- [43] Chen X L, Li Q L, Wang J K, Zhang Y, Tang L H, Huang S P, Mo J Y, Guo T X. Genome resource of a hypervirulent strain C9-3 of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* causing bacterial blight of rice[J]. *Plant Disease*, 2022, 106(2): 741-744.
- [44] 袁斌, 刘友梅, 黄薇, 张舒, 吕亮, 常向前, 杨小林. 湖北省水稻白叶枯病菌致病型分化检测与分析[J]. 湖北农业科学, 2018, 57(24): 100-103.
- Yuan B, Liu Y M, Huang W, Zhang S, Lü L, Chang X Q, Yang X L. Differential detection and analysis of pathotypes of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* in Hubei Province[J]. *Hubei Agricultural Sciences*, 2018, 57(24): 100-103. (in Chinese with English abstract).
- [45] 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 with English abstract)
- [46] Xu Z Y, Xu X M, Wang Y J, Liu L L, Li Y, Yang Y Y, Liu L, Zou L F, Chen G Y. A varied AvrXa23-like TALE enables the bacterial blight pathogen to avoid being trapped by Xa23 resistance gene in rice[J]. *Journal of Advanced Research*, 2022, 42: 263-272.
- [47] Fiyaz R A, Shivani D, Chaithanya K, Mounika K, Chiranjeevi M, Laha G S, Viraktamath B C, Rao L V S, Sundaram R M. Genetic improvement of rice for bacterial blight resistance: Present status and future prospects[J]. *Rice Science*, 2022, 29(2): 118-132.
- [48] 周俊飞, 章山, 孙婧, 张伟, 高利芬. 水稻抗白叶枯病近等基因系的抗性鉴定揭示基因聚合的多向性效应[J]. 华北农学报, 2020, 35(6): 67-73.
- Zhou J F, Zhang S, Sun J, Zhang W, Gao L F. Resistance identification of near-isogenic lines to bacterial blight in rice reveals the multidirectional effect of gene

- pyramiding[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2020, 35(6): 67-73. (in Chinese with English abstract)
- [49] Baliyan N, Malik R, Rani R, Mehta K, Vashisth U, Dhillon S, Boora K S. Integrating marker-assisted background analysis with foreground selection for pyramiding bacterial blight resistance genes into Basmati rice[J]. *Comptes Rendus Biologies*, 2018, 341(1): 1-8.
- [50] Pradhan S K, Barik S R, Sahoo A, Mohapatra S, Nayak D K, Mahender A, Meher J, Anandan A, Pandit E. Population structure, genetic diversity and molecular marker-trait association analysis for high temperature stress tolerance in rice[J]. *PLoS One*, 2016, 11(8): e0160027.
- [51] Dokku P, Das K M, Rao G J N. Pyramiding of four resistance genes of bacterial blight in Tapaswini, an elite rice cultivar, through marker-assisted selection[J]. *Euphytica*, 2013, 192(1): 87-96.
- [52] 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[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 21(4): 1281.
- [53] Gu K, Tian D, Qiu C, Yin Z. Transcription activator-like type III effector AvrXa27 depends on OsTFIIA γ 5 for the activation of Xa27 transcription in rice that triggers disease resistance to *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*[J]. *Molecular Plant Pathology*, 2009, 10(6): 829-835.
- [54] Wang Y, Pruitt R N, Nürnberger T, Wang Y C. Evasion of plant immunity by microbial pathogens[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2022, 20(8): 449-464.