

陈 贤, 赵延存, 明 亮, 等. 水稻白叶枯病抗性相关基因的研究进展[J]. 江苏农业学报, 2022, 38(5): 1402-1410.

doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2022.05.028

水稻白叶枯病抗性相关基因的研究进展

陈 贤¹, 赵延存¹, 明 亮¹, 杨 勇², 刘凤权¹

(1.江苏省农业科学院植物保护研究所, 江苏省食品质量安全重点实验室-省部共建国家重点实验室培育基地, 江苏 南京 210014; 2.浙江省农业科学院病毒学与生物技术研究所, 浙江 杭州 310021)

摘要: 水稻白叶枯病是一种由革兰氏阴性黄单胞菌稻致病变种(*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*, *Xoo*)引起的细菌性病害, 是中国南方稻区常年发生的流行性病害。长期的生产实践证明, 挖掘新型抗病基因以及合理利用新的广谱持久抗病品种是防控水稻白叶枯病最为经济、有效和环境友好的途径。阐明水稻对白叶枯病菌的防御机制能为水稻抗病育种奠定理论基础。本文简要概述了水稻白叶枯病的发生和现状, 归纳了水稻主效抗病基因、抗病相关基因和感病基因的类型, 总结了水稻抵御水稻白叶枯病原细菌的主要途径, 为水稻白叶枯病的绿色防控提供理论依据。

关键词: 水稻白叶枯病; 主效抗病基因; 抗病相关基因; 感病基因; 防御机制

中图分类号: S511 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2022)05-1402-09

Update of rice bacterial blight resistance genes

CHEN Xian¹, ZHAO Yan-cun¹, MING Liang¹, YANG Yong², LIU Feng-quan¹

(1. Institute of Plant Protection, Jiangsu Key Laboratory for Food Quality and Safety-State Key Laboratory Cultivation Base of Ministry of Science and Technology, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China; 2. Institute of Virology and Biotechnology, Zhejiang Academy of Agricultural Sciences, Hangzhou 310021, China)

Abstract: Rice bacterial blight (BB) caused by *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* is one of the most devastating rice disease in the world. BB is a prevalent epidemic bacterial disease in southern rice regions in China. It has been proved that the most economical, effective and environmentally friendly strategy for controlling BB is cultivating disease-resistant varieties, while the foundation for BB resistance breeding is to identify and apply new BB resistance genes. Elucidating the defense mechanism of rice against bacterial blight can lay a theoretical foundation for disease resistance breeding of rice. In this paper, the occurrence and current situation of rice bacterial blight were briefly summarized, the major resistance genes,

related resistance genes and susceptible genes were overviewed, and the main ways of rice to resist bacterial blight were introduced, which could provide theoretical basis for green prevention and control of rice bacterial blight.

Key words: rice bacterial blight; major resistance genes; related resistance gene; susceptible gene; defense mechanisms

收稿日期: 2021-12-10

基金项目: 国家自然科学基金项目(32072379); 江苏省食品质量安全重点实验室-省部共建国家重点实验室培育基地基金项目(2021-SBGJ-Z2-2); 浙江省农业科学院农产品质量安全危害因子与风险防控国家重点实验室(筹)开放基金项目(2010DS700124-KF2007); 江苏省农业科学院植物保护研究所青年实践调研项目[SJ(2019)02]

作者简介: 陈 贤(1984-), 男, 湖北蕲春人, 博士, 助理研究员, 主要从事病原菌与寄主植物的互作研究。(E-mail) cxbmh@126.com

通讯作者: 刘凤权, (E-mail) fqliu20011@sina.com; 杨 勇, (E-mail) yangyong@zaas.ac.cn

由革兰氏阴性黄单胞菌稻致病变种(*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*, *Xoo*)引起的水稻白叶枯病(BB)严重危害水稻生产, 是世界性的十大植物病害之一^[1-2]。*Xoo* 属于 γ -变形菌纲, 呈短杆状, 在菌

体一端有1根线状鞭毛。在自然环境中,*Xoo* 主要侵染水稻,也可侵染李氏禾、马塘、茭白、野生稻、紫云英、看麦娘及草芦等植物^[3-4]。病原菌可入侵水稻叶片、种子等组织部位,并随种子调运实现远距离的传播和扩散。在侵染循环中,*Xoo* 可通过农业灌溉水、暴风雨等媒介接触秧苗,从伤口和水孔进入水稻维管束,最后引起系统性侵染^[5]。水稻白叶枯病于1884年在日本发现,随后该病害在全球各主要水稻栽培地区均有发生的报道,在中国,该病害在水稻主产区都发生过,且以华南、华中及华东等稻区较为严重,北方稻区局部发生^[6]。

水稻白叶枯病在水稻的整个生长周期内均可发生,且以水稻的孕穗期最为严重^[7]。*Xoo* 侵染寄主后可使抽穗延迟,穗形变小,秕谷增多,一般减产10%~50%,发病严重时绝收^[8]。水稻白叶枯病的症状与品种抗性、发病条件、侵入时期、侵染部位等有关。水稻白叶枯病的症状有4种类型,包括:叶枯型、黄化型、凋萎型和急症型,以叶枯型最为常见^[2]。水稻白叶枯病从潜伏到发生具有突发性快、对产量影响大等特点。20世纪80年代至90年代初期,是水稻白叶枯病在中国重发、流行时期,其中,1980年发生面积 $1.60 \times 10^6 \text{ hm}^2$,稻谷损失超过 $4.50 \times 10^5 \text{ t}$ ^[9]。近年来,随着水稻品种的变化和稻种的南繁北调、灾难性天气频发和病原菌致病性的变异、栽培方式的变化等,水稻白叶枯病在华南、华东及华中等稻区的发生有潜在上升趋势^[10-11]。据统计,2017年中国水稻白叶枯病的发生面积超过 $6.67 \times 10^5 \text{ hm}^2$ ^[10]。

1 水稻白叶枯病主效抗病基因

截至2022年1月,经文献报道和国际注册确认的水稻白叶枯病主效抗病基因共有46个,包括:17个隐性基因,29个显性基因^[12]。其中,36个基因已被定位,10个基因(*OsXa1*、*Osxa5*、*OsXa7*、*OsXa10*、*Osxa13*、*OsXa21*、*OsXa23*、*OsXa25*、*OsXa26*、*OsXa27*)已被成功克隆(表1)。在已被克隆的抗病基因中,*OsXa21* 来自于西非长药野生稻(*Oryza longistaminata*),*OsXa23* 来自中国普通野生稻(*Oryza rufipogon*. Griff),*OsXa27* 来自中国小粒野生稻(*Oryza minuta* Acc.No: 101133)^[13]。

OsXa21、*OsXa23* 和 *OsXa27* 为广谱抗性基因。*OsXa21* 是一个编码 LRR-RK 受体类蛋白激酶的主

效抗病基因^[14],是在水稻育种中被广泛运用的抗病基因之一。*OsXa21* 对国内和国际上的 *Xoo* 生理小种均表现为高抗。*OsXa21* 与 *avrXa21* (RaxX) 互作后,其带有核定位的激酶区域与 *OsWARKY64* 互作,进而激活水稻防御基因的转录,增强水稻抗病性^[15]。*OsXa23* 为广谱全育期抗性基因,由章琦等^[13]从普通野生稻中鉴定获得。*OsXa23* 最为可能的候选基因是 *LOC_OS11g37620*,对该基因的研究尚处在功能验证阶段^[16]。*OsXa27* 为广谱抗性基因,受 *avrXa27* 诱导表达,且表达仅限于侵染区域。在感病材料中,*avrXa27* 可抑制宿主过敏性反应(HR)的发生,并操纵糖转移蛋白来获取营养^[17]。

Osxa5、*Osxa13* 均为隐性基因。*Osxa5* 是一个编码 TFIIA γ 类转录因子的抗性基因^[18]。*Osxa5* 与其等位基因 *OsXa5* 仅存在2个碱基的差异:*Osxa5* 第39号氨基酸为疏水性缬氨酸,*OsXa5* 第39号氨基酸为亲水性谷氨酸。携带 *Osxa5* 的抗病材料和携带 *OsXa5* 的感病材料接种 *Xoo* 后,病原菌在抗病材料中的扩散速率明显低于感病材料,推测抗性基因 *Osxa5* 可能通过减缓病原菌在维管束中的扩散转移速率使寄主表现出抗性。*Osxa13* 为隐性抗病基因,*OsXa13* 为感病基因^[19]。*OsXa13* 的启动子区域可被 *pthXo1* 专一化识别,激活的 *OsXa13* 与 *CopT1*、*CopT5* 互作,可将铜离子从维管束中移到外部,维持维管束内部的低铜离子环境,促进病原菌的增殖、扩散^[20]。在携带 *Osxa13* 的抗病材料中,*Osxa13* 启动子区域不能被 *pthXo1* 识别,造成病原菌无法操控寄主的免疫反应,最终使得水稻抗病,推测启动子区域的差异可能是造成抗病和感病差异的主要因素。*OsXa25* 是一个显性抗病基因,为组成型表达模式。*Osxa25* 和 *OsXa25* 均编码一个 MtN3 家族蛋白^[21],它们之间仅有8个氨基酸不同,而在启动子区域没有差别,推测二者在蛋白质结构上的差异可能是造成抗病和感病差异的主要因素。

OsXa1、*OsXa21* 及 *OsXa26* 均为编码受体类蛋白激酶的抗性基因。*OsXa1* 为具核苷酸结合位的亮氨酸富集结构域(LRR)类蛋白质,无跨膜结构域^[22]。*OsXa1* 在感病材料中不表达,只在抗病品种中受 *Xoo* 和机械损伤的诱导表达,且对日本的水稻白叶枯病菌生理小种1号表现为专一性高抗。推测,病原菌某个未知的无毒蛋白质可通过诱导 *OsXa1* 的表达来增强水稻抗病性。*OsXa26* 为富亮氨

酸重复类受体蛋白激酶(LRR-RK),对水稻白叶枯病菌 JL691 生理小种表现为专一性抗性^[23]。*Osxaxa26* 为持家基因,且仅在维管束内表达。在感病材料中,*Osxaxa26* 与其等位基因 *OsxXa26* 只在富含亮氨酸片段(LRR)区域有差异。推测,该区域的微小变化可能造成二者在抗性上的巨大差别。

表 1 已经克隆的水稻抗白叶枯病基因

Table 1 Bacterial blight resistance genes cloned from rice

染色体	基因	分子功能或生物学特性	参考文献
4 号	<i>OsxXa1</i>	NBS-LRR 家族;诱导细胞凋亡;白叶枯病抗性基因	[22]
5 号	<i>Osxaxa5</i>	TFIIA γ 转录因子;抑制病原菌的转移;白叶枯病隐性抗性基因	[18]
6 号	<i>OsxXa27</i>	只受 <i>avrXa27</i> 诱导表达,且仅限病原菌侵染区域;白叶枯病抗性基因	[17]
	<i>OsxXa7</i>	已克隆,功能尚未验证	[25]
8 号	<i>Osxaxa13</i>	抗性基因,且为 <i>Ox8N3</i> 的等位基因	[19]
11 号	<i>OsxXa21</i>	抗性基因;LRR-RK 家族;病程识别蛋白	[26]
	<i>OsxXa23</i>	候选基因 LOC_OS11g37620	[16]
	<i>OsxXa10</i>	识别 <i>AvrXa10</i> ;诱导内质网 Ca^{2+} 消耗;诱导超敏反应;白叶枯病抗性基因	[27]
	<i>OsxXa26</i>	LRR-RK 家族;围绕维管束表达;白叶枯病抗性基因	[23]
12 号	<i>OsxXa25</i>	MtN3 家族;抑制病原菌的生长;白叶枯病抗性基因	[21]

NBS-LRR:具核苷酸结合位的亮氨酸富集结构域;MtN3:蒺藜苜蓿结蛋白 3;TFIIA γ :转录因子;LRR-RK:富含亮氨酸重复类受体蛋白激酶。

2 水稻白叶枯病抗病相关基因

在水稻与 *Xoo* 识别、互作的过程中,除了 46 个主效抗病基因参与之外,抗病相关基因也参与了水稻的抗病性。与主效抗病基因不同,多数抗病相关基因介导的抗病性大多没有生理小种特异性。一般情况下,抗病相关基因多数位于抗病信号传导的下游,故而其抗病性比主效抗病基因低^[28]。据不完全统计,有超过 16 个抗病相关基因参与水稻对白叶枯病的抗病性(表 2)。

OsCDR1 和 *OsWRKY45* 均受水杨酸(SA)和苯并噻二唑(BTH)诱导表达^[29-30]。*OsCDR1* 是一个组成型抗病相关基因,编码一个天冬氨酸蛋白酶^[31]。在转基因植株中,过表达 *OsCDR1* 可促进 SA 的合成,并诱导防御蛋白 PR1 和 PR2 的表达,最终增强水稻对白叶枯病的抗病性。*OsWRKY45* 是一个编码 WRKY 转录调控因子的抗性基因^[30]。在转基因水稻中过表达 *OsWRKY45*,磷酸化后的 *OsWRKY45* 会激活其转录调控活性,调控防御基因的表达,最终增强水稻的防御能力。*OsSnL6* 介导的抗病性也与 SA 信号途径相关。*OsSnL6* 是一个编码类肉桂酰辅酶 A 还原酶的抗病相关基因^[32]。在 NPR1 同源蛋白

OsXa10 是一个编码六聚体蛋白的抗病基因,定位于内质网且受 *AvrXa10* 诱导表达^[24]。*OsXa10* 被激活后参与细胞内钙离子泄漏以及内质网崩解,进而启动细胞程序性死亡,阻断病原的增殖和扩散,最终增强水稻抗病性。

(NH1)抗性植株中,抑制 *OsSnL6* 的表达可下调病程防御基因的表达量,并增强水稻对白叶枯病的感病性。有关 *OsSnL6* 介导 NH1 的抗病信号网络仍需进一步解析。

OsXB24、*OsXb3*、*OsBiP3*、*OsWRKY62* 在 *OsXa21* 基因介导的水稻白叶枯病免疫反应中具有重要作用。*OsXB24* 是 *OsXa21* 的受体,负调控 *OsXa21* 介导的抗病性。在水稻中沉默 *OsXB24*,可增强水稻对 *Xoo* 的抗病性^[33]。相反,在水稻中过表达 *OsXB24*,*OsXa21* 被 *OsXB24* 磷酸化后降解,使得水稻感病。*OsXb3* 是一个编码泛素连接酶 E3 的抗病基因,泛素化 *OsXa21*^[34]。理论上,*OsXb3* 下调表达应该会增加 *OsXa21* 的积累。在沉默 *OsXb3* 感病植株中,*OsXa21* 积累量是减少的,具体的机制未知。*OsBiP3* 是一个编码热激蛋白 HSP70 的抗病性相关基因,参与 *OsXa21* 蛋白的稳定性和折叠^[35]。*OsWRKY62* 是编码一个转录因子的抗病性基因,负调控 *OsXa21* 介导的水稻基础抗病性^[36]。在过表达 *OsWRKY62* 的转基因植株中,防御基因的表达均受到抑制,最终使得水稻丧失抗病性。

OsL2 和 *OsSpL28* 均参与细胞程序性死亡。*OsL2* 是锌指蛋白家族的抗性蛋白,参与调控水稻

抗病性^[37]。在水稻中过表达 *OsLOL2*, *PR1* 等防御基因的表达式均上调,株系表现为抗水稻白叶枯病。*OsLOL2* 参与调控水稻细胞程序性死亡,而 *OsLOL2* 参与的水稻抗病性是否与细胞程序性死亡有关,需进一步研究。*OsSpL28* 是一个编码斑点叶蛋白的抗病相关基因^[38],它编码的蛋白质定位于高尔基体膜上,参与调控囊泡运输。在 *OsSpL28* 突变的抗病性植株中,过氧化氢在斑点周围大量积累并形成过敏反应,抵御病原菌的侵入,具体的信号网络未知。

OsPdk1、*OsOXI1* 和 *OsMPK6* 均为激酶基因。*OsPdk1* 是一个编码 3-磷酸肌醇(PI3)依赖性蛋白激酶的抗病相关基因^[39]。过表达 *OsPdk1* 可以增强水稻抗白叶枯病。*OsPdk1* 位于 *OsOxi1*-*OsPti1a* 信号上游,与 *OsOxi1* 互作,正调控水稻的基础抗病性。*OsOXI1* 是一个编码丝氨酸/色氨酸激酶的抗病性基因^[40]。在过表达 *OsOXI1* 的抗病性植株中,*OsOXI1* 通过磷酸化 *OsPti1a* 调控水稻的基础免疫反应。突变 *OsOXI1* 第 233 号氨基酸位点则使水稻感病。*OsMPK6* 是编码一个有丝分裂原活化蛋白激酶的抗

病性基因,负调控水稻的防御反应^[41]。*OsMPK6* 在水稻抗白叶枯病中发挥双面作用,既是激活子又是抑制子^[41-42]。在沉默或敲除 *OsMPK6* 的转基因抗病性植株中,参与水稻防御相关基因的表达均上调;相反,在水稻中过表达 *OsMPK6*,参与寄主防御相关基因的转录水平均受到抑制,具体的机制未知。

OsTGA2.1 是一个编码转录因子的抗病性相关基因^[43]。在 *OsTGA2.1* 沉默的抗病性增强植株中,大部分防御基因均上调表达,暗示该基因可能负调控水稻的抗病性。*OsDR8* 是一个合成硫胺素的抗病性相关基因,位于抗病信号上游^[44]。在敲除 *OsDR8* 的抗病性丧失植株中,大部分防御基因均下调表达,推测该基因通过调控防御基因的表达参与水稻抗病性。*OsGH3-8* 是一个编码调控生长素活性的抗病性相关基因^[45]。*OsGH3-8* 通过抑制生长素活性阻止细胞壁松弛,从而增强水稻的抗病性。*OsHPL3* 是一个编码过氧化氢裂解酶的抗病性相关基因^[46]。在 *OsHPL3* 突变的抗病性植株中,茉莉酸(JA)的合成途径和信号途径均被激活,具体的信号网络未知。

表 2 已经克隆的水稻抗白叶枯病相关基因

Table 2 Genes related to bacterial blight resistance in rice

染色体	基因	蛋白质功能或生物学特性	参考文献
1 号	<i>OsCDR1</i>	天冬氨酸蛋白酶;参与水杨酸应答反应;诱导防卫反应,抗病相关蛋白质	[29]
	<i>OsLOL2</i>	锌指蛋白;参与反向调节赤霉素合成,细胞程序性死亡,抗病相关蛋白质	[37]
	<i>OsSnL6</i>	类肉桂酰辅酶 A 还原酶;参与改变木质素含量,参与 NH1 介导的防卫反应	[32]
	<i>OsSpL28</i>	斑点叶蛋白;参与类病变形及早衰,细胞程序性死亡,抗病相关蛋白	[38]
	<i>OsXB24</i>	Xa21 结合蛋白;具有 ATP 酶活性,参与磷酸化 Xa21,负调控 Xa21 免疫反应	[33]
	<i>OsPdk1</i>	3-磷酸肌醇依赖性蛋白激酶;通过 <i>OsOxi1</i> - <i>OsPti1a</i> 级联反应增强基础抗病性	[39]
2 号	<i>OsBiP3</i>	内质网分子伴侣;参与调节 Xa21 蛋白稳定性和加工过程	[35]
	<i>OsHPL3</i>	脂氢过氧化物裂解酶;参与调控防卫反应,反-2-己烯醛积累,增强抗病性	[47]
	<i>OsOXI1</i>	AGC 激酶;参与磷酸化 <i>OsPti1a</i> ,活性氧应答,增强抗病性	[40]
	<i>OsXb3</i>	泛素连接酶;参与 Xa21 结合蛋白并维持其稳定性,降解 <i>Xa21</i> 途径负调控因子	[34]
7 号	<i>OsWRKY45</i>	WRKY 类转录因子;参与由 SA 介导的苯并噻二唑诱导的抗病途径	[48]
	<i>OsDR8</i>	参与维生素 B1 的合成;通过 <i>OsDR8</i> 上游的 <i>PR</i> 基因参与白叶枯病抗性	[44]
	<i>OsGH3-8</i>	吲哚乙酸酰胺合成酶;参与抑制 IAA 合成,阻止细胞松弛,增强植物抗病性	[45]
8 号	<i>OsTGA2.1</i>	TGA 类转录因子;参与负调控水稻对白叶枯病菌抗性	[49]
	<i>OsWRKY62</i>	受水杨酸诱导,参与 <i>Xa21</i> 胞内激酶区域互作启动免疫应答反应	[36]
9 号	<i>OsMPK6</i>	丝裂原活化蛋白激酶;受病原菌诱导且负调控水稻抗病反应	[42]

NH1: NPR1 同源蛋白;NPR1:病程相关基因非表达子;OsPti1a:水稻免疫调节子;AGC 激酶:丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶;OsOxi1:AGC 蛋白激酶;WRKY:转录因子;SA:水杨酸;TGA:转录因子;IAA:吲哚乙酸。

3 水稻感病基因

水稻抗病性是由基因决定的一种生物学特性,

由寄主和病原菌共同形成^[50]。当病原菌无毒基因识别水稻抗病性基因时,会诱导植株产生抗病性。相反,当无毒基因识别感病基因时,则会导致植株感

病。

目前,水稻中的感病基因分为 2 类:一类是 *SWEET* 基因家族的第三亚族基因成员,包括: *OsSWEET11/OsXa13*、*OsSWEET12*、*OsSWEET13/OsXa25*、*OsSWEET14* 和 *OsSWEET15*;另一类是转录因子^[51-52]。*SWEET* 家族是一类参与蔗糖及单糖运输的糖转运蛋白,具有典型的 MtN3/saliva 跨膜结构域^[53]。据推测,水稻基因组中 *SWEET* 基因数量超过 21 个。在 *SWEET* 类基因中,病原菌 TALE 效应蛋白被分泌运输到寄主细胞后,能直接特异结合其启动子序列并调控 *SWEET* 的表达,促进蔗糖合成,并在维管束中积累,这些蔗糖为病原菌的生长和增殖提供了丰富的营养,最终使得水稻感病^[54]。例如:水稻白叶枯病菌 TALE 效应蛋白可识别 *Xa13* 的启动子区域,操控它的表达,进而使得水稻感病。相反,如果 *xal3* 的启动子发生了变异而无法被病原菌 TALE 效应蛋白所识别,则无法诱导它们表达,水稻表现抗病^[55-56]。因此,利用基因编辑技术对 *SWEET* 家族基因的启动子进行编辑修饰后,也可以创制广谱抗水稻白叶枯病的新品种^[51]。

4 水稻抗病性基因与白叶枯病菌无毒基因的互作机制

水稻与病原菌 *Xoo* 的互作机制符合 Flor^[57] 提出的基因-基因假说。当病原菌相对应的毒性基因 (*vir*) 或无毒基因 (*avr*) 被水稻抗病基因 (*R*) 感知识别时,能在侵染区域激发强烈的免疫反应,限制病原菌的生长、增殖和扩展,水稻表现为抗病^[58]。例如, *avrxa5-Osxa5*^[59]、*avrXa7-OsXa7*^[60]、*avrXa10-OsXa10*^[24]、*avrXa27-OsXa27*^[61]、*avrXa23-OsXa23*^[16]、*avrxa13-Osxa13*^[55]、*raxX-OsXa21*^[62]、*pthXo6-OsTFX1*^[63]、*pthXo7-OsTFIIAγ*^[64] 和 *pthXo8-OsHen1*^[65] 等 (表 3)。其中, *avrXa7-OsXa7*、*avrXa10-OsXa10* 及 *avrXa27-OsXa27* 研究的比较深入。

OsXa7 是一个显性抗病基因,对中国华南稻区携带 *AvrXa7* 的病原菌具有较高的抗性^[25]。水稻白叶枯病菌 *AvrXa7* 蛋白被 *OsXa7* 识别后,在侵染区域可快速触发免疫防御反应,最终阻断病原菌扩散^[60]。*OsXa10* 也是一个显性抗病基因,并受 *AvrXa10* 调控。激活的 *OsXa10* 参与钙离子泄露和程序性细胞死亡,诱导水稻产生过敏性反应^[27]。如果病原菌不携带 *AvrXa10*,则携带 *Xa10* 基因的株系

表现为感病。

OsXa27 也是一个显性抗病基因,对携带 III 型效应因子基因 *AvrXa27* 的病原菌表现为专一抗性^[66]。在抗病材料和感病材料中, *OsXa27* 的编码区域完全相同,二者在启动子区域有 10 个碱基的差异^[17]。*AvrXa27* 可诱导抗病材料中 *OsXa27* 的表达,而在感病材料中 *OsXa27* 则不表达。推测启动子区域的差异是造成二者差异的主要因素。在携带 *OsXa27* 的抗病材料中, *OsXa27* 识别病原菌的 *AvrXa27* 后,在维管束细胞中大量表达,最终将病原菌限制在侵染区域^[61]。相反,在携带 *OsXa27* 的感病材料中,由于病原菌无法成功诱导激活 *OsXa27* 的表达,最终使得寄主感病。

表 3 水稻抗病基因及其对应的病原菌无毒基因

Table 3 Rice resistance genes and their corresponding pathogen avirulence genes

抗病基因	类型	无毒基因	类型	参考文献
<i>OsXa1</i>	NBS-LRR	—	—	[22]
<i>OsXa3</i>	RLK	<i>avrXa3</i>	TALE	[67]
<i>Osxa5</i>	TFIIAγ 型转录因子	<i>avrxa5</i>	TALE	[59]
<i>OsXa10</i>	特异蛋白质	<i>avrXa10</i>	TALE	[24]
<i>Osxa13</i>	MtN3	<i>avrXa13</i>	TALE	[55]
<i>OsXa21</i>	LRR-STK	<i>raxX</i>	—	[62]
<i>OsXa23</i>	特异蛋白质	<i>avrXa23</i>	TALE	[16]
<i>OsXa25</i>	MtN3	—	—	[51]
<i>OsXa27</i>	2 个 α 螺旋结构域	<i>avrXa27</i>	TALE	[61]
<i>OsTFX1</i>	bZIP 型转录子	<i>pthXo6</i>	TALE	[63]
<i>OsTFIIAγ</i>	TFIIAγ 型转录因子	<i>pthXo7</i>	TALE	[64]
<i>OsHen1</i>	小 RNA 甲基转移酶	<i>pthXo8</i>	TALE	[65]
<i>OsXa7</i>	MtN3	<i>avrXa7</i>	TALE	[60]

—表示未见报道;TALE 表示效应蛋白。NBS-LRR:具核苷酸结合位的亮氨酸富集结构域;MtN3:莢藜苜蓿结蛋白 3;LRR-STK:亮氨酸-丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶结构域;bZIP:转录因子;TFIIAγ:转录因子;RLK:受体类蛋白激酶。

5 水稻对白叶枯病菌的主要防御机制

水稻与病原菌互作的过程中形成了许多防御体系,一般可分为诱导型防御体系和组成型防御体系^[68]。诱导型防御体系由获得性系统抗病性 (SAR) 和诱导性系统抗病性 (ISR) 组成,是水稻抵御病原菌侵染的第二类防御系统,是水稻的先天性免疫系统^[69]。组成型防御体系是水稻抵御病原菌侵染的第一道防线^[2],它主要由物理屏障 (结构抗

病性)和化学屏障(生化抗病性)组成,是水稻既有的抗病性。

在潜伏早期,物理屏障和化学屏障能在一定程度上阻止病原菌的侵入或扩增,且二者往往同时发挥作用^[70]。水稻物理屏障主要由气孔、细胞壁角质层及蜡质层等组成^[71]。气孔等入侵通道是 *Xoo* 进入植株体内重要的理化障碍,其数量的多寡也会影响品种的抗病性^[5]。水稻气孔的口径为 0.90 μm ,水孔的大小约是气孔的 2 倍^[72]。*Xoo* 的大小为 0.61 μm ×1.79 μm ,推测病原菌可能不通过气孔入侵水稻^[73]。除了水孔外,叶片形态也会间接影响病原菌的扩散^[74]。在抗病品种中,一般株型紧凑、叶片窄而挺直、开张角度小、叶片绒毛多^[75]。相反,感病品种生长茂盛,且叶片平展,叶片相互摩擦几率大,利于病原菌的传播扩散^[50]。生长素(IAA)和油菜素内脂(BR)均参与调控水稻叶片角度,BR 参与水稻对 *Xoo* 的抗性^[76-77]。有关 BR 能否通过调控叶片角度参与水稻白叶枯病菌的传播扩散有待进一步探索。水稻的化学屏障主要由酚类化合物或木质素等具有抗菌或抑菌活性的次生代谢物组成^[50]。在抗病品种中,植株体内的多元酚和糖类均高于感病品种,而有利于病原菌生长的谷氨酸和天冬氨酸的含量则比较低^[78]。

水稻的诱导性防御机制包括病原相关分子触发的免疫反应(PTI)和效应分子触发的免疫反应(ETI),是水稻主要的先天性免疫防御系统^[79]。PTI 是一种由病原菌相关分子模型(PAMPs)所激发的一类具有广谱性、持久性和稳定性的抗病反应,是一种低水平、非特异性、基础性的免疫反应^[80]。例如,OsFLS2 属于 LRR-RLK 结构蛋白,OsFLS2 识别病原菌的 Flg22 后,其胞内结构域可通过与 OsRac1 互作激活 PTI。相对于 PTI,ETI 促发的免疫反应更为快速、剧烈、专一化,是水稻与病原菌在协同进化中获得的特异性免疫反应^[81]。在病原菌侵染寄主后,由效应分子触发 ETI 的部位均表现为过敏性坏死(HR),进而限制病原菌的扩散和传播^[82]。ETI 能使寄主产生 SAR,也具有广谱抗性。例如,OsXa21 是位于细胞膜上的抗病蛋白质,它能特异性识别 *Xoo* 分泌的 RaxX 蛋白,继而激活水稻免疫反应^[15]。

6 展望

水稻与 *Xoo* 的互作十分复杂。病原菌入侵植

株,不但会引起寄主细胞和病原菌细胞结构的变化,也会诱导水稻内源防御系统的变化。目前,综合防控水稻白叶枯病的方法包括:培育抗病品种、化学防治和生物防治等主要措施。水稻白叶枯病抗性基因具有多样性,其介导的抗病机制没有明确的交叉现象。因此,深入解析抗病基因和抗病相关基因的作用机理,对于抗病品种的布局、轮换以及多基因聚合育种具有重要的生产指导意义。

水稻与 *Xoo* 是一种敌我的协同进化关系,符合“基因-基因”假说。在植物病理学家的共同努力下,对水稻白叶枯病抗性基因的作用机理已经进行了深入而系统的研究。若从病原菌与寄主互作的角度出发,以下 3 个科学问题尚待明确:第一,*Xoo* 哪些致病基因会被寄主诱导表达,与之对应的水稻诱导物是什么?第二,水稻哪些抗病性基因会被 *Xoo* 诱导表达,与之对应的无毒基因又分别是什么,它们的互作关系如何?第三,如何在水稻育种中统筹使用好抗病基因和抗病相关基因?因此,深入解析抗病基因与致病基因的互作分子机制,将为水稻白叶枯病的综合防控提供理论依据。

参考文献:

- [1] MANSFIELD J, GENIN S, MAGORI S, et al. Top 10 plant pathogenic bacteria in molecular plant pathology[J]. Molecular Plant Pathology, 2012, 13(6): 614-629.
- [2] 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.
- [3] 段永嘉. 关于我国水稻白叶枯病杂草传病研究的进展[J]. 云南农业大学学报, 1986, 1(1): 117-124.
- [4] 季伯衡,郭嘉骥,彭 钢,等. 水稻白叶枯病杂草带菌的检验[J]. 植物保护学报, 1984, 11(8): 169-173.
- [5] WHITE F F, YANG B. Host and pathogen factors controlling the rice-*Xanthomonas oryzae* interaction[J]. Plant Physiology, 2009, 150(4): 1677-1686.
- [6] 方中达. 水稻白叶枯病[M]. 南京:江苏科学技术出版社, 1961:35-48.
- [7] 岩 盆. 水稻白叶枯病的发生及防治[J]. 云南农业, 2014(3): 72-73.
- [8] 许志刚,刘凤权,沈秀萍,等. 水稻白叶枯病和条斑病的流行与预测(综述)[J]. 西南农业大学学报, 1998, 20(5): 567-572.
- [9] 陈生斗,胡伯海. 中国植物保护五十年[M]. 北京:中国农业出版社, 2003:472-558.
- [10] 陈功友,徐正银,杨阳阳,等. 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.
- [11] 王华弟,陈剑平,严成其,等. 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.
- [12] CHEN S, WANG C, YANG J, et al. Identification of the novel bacterial blight resistance gene *Xa46(t)* by mapping and expression analysis of the rice mutant H120[J]. Scientific Reports, 2020, 10(1): 12642.
- [13] 章琦, 赵炳宇, 赵开军, 等. 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.
- [14] 曾大力, 钱前. 水稻广谱抗白叶枯病基因——*Xa21* 基因被克隆[J]. 中国稻米, 1996(3): 39.
- [15] LUU D, JOE A, CHEN Y, et al. Biosynthesis and secretion of the microbial sulfated peptide RaxX and binding to the rice XA21 immune receptor[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2019, 116(17): 8525-8534.
- [16] WANG C, ZHANG X, FAN Y, et al. XA23 is an executor R protein and confers broad-spectrum disease resistance in rice[J]. Molecular Plant, 2015, 8(2): 290-302.
- [17] WU L, GOH M L, SREEKALA C, et al. XA27 depends on an amino-terminal signal-anchor-like sequence to localize to the apoplast for resistance to *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*[J]. Plant Physiology, 2008, 148(3): 1497-1509.
- [18] IYER-PASCUZZI A S, JIANG H, HUANG L, et al. Genetic and functional characterization of the rice bacterial blight disease resistance gene *xa5*[J]. Phytopathology, 2008, 98(3): 289-295.
- [19] CHU Z, FU B, YANG H, et al. Targeting *xa13*, a recessive gene for bacterial blight resistance in rice[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2006, 112: 455-461.
- [20] ROMER P, RECHT S, STRAUSS T, et al. Promoter elements of rice susceptibility genes are bound and activated by specific TAL effectors from the bacterial blight pathogen, *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*[J]. New Phytologist, 2010, 187: 1048-1057.
- [21] LIU Q, YUAN M, ZHOU Y, et al. A paralog of the MtN3/saliva family recessively confers race-specific resistance to *Xanthomonas oryzae* in rice[J]. Plant, Cell and Environment, 2011, 34(11): 1958-1969.
- [22] YOSHIMURA S, YAMANOUCHI U, KATAYOSE Y, et al. Expression of *Xa1*, a bacterial blight-resistance gene in rice, is induced by bacterial inoculation[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1998, 95(4): 1663-1668.
- [23] SUN X, CAO Y, YANG Z, et al. *Xa26*, a gene conferring resistance to *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* in rice, encodes an LRR receptor kinase-like protein[J]. The Plant Journal, 2004, 37(4): 517-527.
- [24] TIAN D, WANG J, ZENG X, et al. 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.
- [25] CHEN X, LIU P, MEI L, et al. *Xa7*, a new executor R gene that confers durable and broad-spectrum resistance to bacteria-blight disease in rice[J]. Plant Communications, 2021, 2(3): 100143.
- [26] THOMAS N C, OKSENBERG N, LIU F, et al. The rice XA21 ectodomain fused to the *Arabidopsis* EFR cytoplasmic domain confers resistance to *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*[J]. PeerJ, 2018, 6: e4456.
- [27] WANG J, TIAN D, GU K, et al. 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.
- [28] 袁斌. OsMPK6 双向调控水稻抗病反应[D]. 武汉: 华中农业大学, 2007.
- [29] PRASAD B D, CREISSEN G, LAMB C, et al. Overexpression of rice (*Oryza sativa* L.) *OsCDRI* leads to constitutive activation of defense responses in rice and *Arabidopsis*[J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2009, 22(12): 1635-1644.
- [30] SHIMONO M, KOGA H, AKAGI A, et al. Rice *WRKY45* plays important roles in fungal and bacterial disease resistance[J]. Molecular Plant Pathology, 2012, 13(1): 83-94.
- [31] PRASAD B D, CREISSEN G, LAMB C, et al. Heterologous expression and characterization of recombinant *OsCDRI*, a rice aspartic proteinase involved in disease resistance[J]. Protein Expression and Purification, 2010, 72(2): 169-174.
- [32] BART R S, CHERN M, VEGA-SANCHEZ M E, et al. Rice *Sn16*, a cinnamoyl-CoA reductase-like gene family member, is required for NH1-mediated immunity to *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*[J]. PLoS Genetics, 2010, 6(9): e1001123.
- [33] CHEN X, CHERN M, CANLAS P E, et al. An ATPase promotes autophosphorylation of the pattern recognition receptor XA21 and inhibits XA21-mediated immunity[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2010, 107(17): 8029-8034.
- [34] WANG Y S, PI L Y, CHEN X, et al. Rice XA21 binding protein 3 is a ubiquitin ligase required for full *Xa21*-mediated disease resistance[J]. The Plant Cell, 2006, 18(12): 3635-3646.
- [35] PARK C J, BART R, CHERN M, et al. Overexpression of the endoplasmic reticulum chaperone BiP3 regulates XA21-mediated innate immunity in rice[J]. PLoS One, 2010, 5(2): e9262.
- [36] PENG Y, BARTLEY L E, CHEN X, et al. *OsWRKY62* is a negative regulator of basal and *Xa21*-mediated defense against *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* in rice[J]. Molecular Plant, 2008, 1(3): 446-458.
- [37] XU C, HE C. The rice *OsLOL2* gene encodes a zinc finger protein involved in rice growth and disease resistance[J]. Molecular Genetics and Genomics, 2007, 278(1): 85-94.
- [38] QIAO Y, JIANG W, LEE J, et al. *SPL28* encodes a clathrin-associated adaptor protein complex 1, medium subunit micro 1 (AP1M1) and is responsible for spotted leaf and early senescence in rice (*Oryza sativa*) [J]. New Phytologist, 2010, 185: 258-274.

- [39] MATSUI H, MIYAO A, TAKAHASHI A, et al. Pdk1 kinase regulates basal disease resistance through the OsOx1l-OsPti1a phosphorylation cascade in rice[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2010, 51(12): 2082-2091.
- [40] MATSUI H, YAMAZAKI M, KISHI-KABOSHI M, et al. AGC kinase OsOx1l positively regulates basal resistance through suppression of OsPti1a-mediated negative regulation[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2010, 51(10): 1731-1744.
- [41] SHEN X, YUAN B, LIU H, et al. Opposite functions of a rice mitogen-activated protein kinase during the process of resistance against *Xanthomonas oryzae*[J]. *The Plant Journal*, 2010, 64(1): 86-99.
- [42] YUAN B, SHEN X, LI X, et al. Mitogen-activated protein kinase OsMPK6 negatively regulates rice disease resistance to bacterial pathogens[J]. *Planta*, 2007, 226(4): 953-960.
- [43] DELTEIL A, BLEIN M, FAIVRE-RAMPANT O, et al. Building a mutant resource for the study of disease resistance in rice reveals the pivotal role of several genes involved in defence[J]. *Molecular Plant Pathology*, 2012, 13(1): 72-82.
- [44] WANG G, DING X, YUAN M, et al. Dual function of rice *OsDR8* gene in disease resistance and thiamine accumulation[J]. *Plant Molecular Biology*, 2006, 60(3): 437-449.
- [45] DING X, CAO Y, HUANG L, et al. Activation of the indole-3-acetic acid-amido synthetase GH3-8 suppresses expansin expression and promotes salicylate- and jasmonate-independent basal immunity in rice[J]. *The Plant Cell*, 2008, 20(1): 228-240.
- [46] TONG X, QI J, ZHU X, et al. The rice hydroperoxide lyase Osh-PL3 functions in defense responses by modulating the oxylipin pathway[J]. *The Plant Journal*, 2012, 71(5): 763-775.
- [47] TU R, WANG H, LIU Q, et al. Characterization and genetic analysis of the *oshpl3* rice lesion mimic mutant showing spontaneous cell death and enhanced bacterial blight resistance[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2020, 154: 94-104.
- [48] TAO Z, LIU H, QIU D, et al. A pair of allelic WRKY genes play opposite roles in rice-bacteria interactions[J]. *Plant Physiology*, 2009, 151(2): 936-948.
- [49] FITZGERALD H A, CANLAS P E, CHERN M S, et al. Alteration of TGA factor activity in rice results in enhanced tolerance to *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*[J]. *The Plant Journal*, 2005, 43(3): 335-347.
- [50] 章 琦. 水稻白叶枯病抗性的遗传及改良[M]. 北京: 科学出版社, 2007: 4-8.
- [51] XU Z, XU X, GONG Q, et al. 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.
- [52] JIANG G H, XIA Z H, ZHOU Y L, et al. Testifying the rice bacterial blight resistance gene *xa5* by genetic complementation and further analyzing *xa5* (*Xa5*) in comparison with its homolog *TFIIAγ1*[J]. *Molecular Genetics and Genomics*, 2006, 275(4): 354-366.
- [53] 马 来. 水稻蔗糖转运蛋白 OsSWEET11 和 OsSWEET14 功能的研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2016.
- [54] OLIVA R, JI C, ATIENZA-GRANDE G, et al. Broad-spectrum resistance to bacterial blight in rice using genome editing[J]. *Nature Biotechnology*, 2019, 37(11): 1344-1350.
- [55] YUAN T, LI X, XIAO J, et al. Characterization of *Xanthomonas oryzae*-responsive *cis*-acting element in the promoter of rice race-specific susceptibility gene *Xa13*[J]. *Molecular Plant*, 2011, 4(2): 300-309.
- [56] ZHOU J, PENG Z, LONG J, et al. Gene targeting by the TAL effector PthXo2 reveals cryptic resistance gene for bacterial blight of rice[J]. *The Plant Journal*, 2015, 82(4): 632-643.
- [57] FLOR H H. Current status of gene-for-gene concept[J]. *The Annual Review of Phytopathology*, 1971, 9(1): 275-296.
- [58] 陈功友, 邹丽芳, 王邢平, 等. 水稻白叶枯病菌致病性分子遗传学基础[J]. *中国农业科学*, 2004, 37(9): 1301-1307.
- [59] DEHURY B, MAHARANA J, SAHOO B R, et al. Molecular recognition of avirulence protein (*avrxa5*) by eukaryotic transcription factor *xa5* of rice (*Oryza sativa* L.): insights from molecular dynamics simulations[J]. *The Journal of Molecular Modeling*, 2015, 57: 49-61.
- [60] JI Z Y, XIONG L, ZOU L F, et al. *AvrXa7-Xa7* mediated defense in rice can be suppressed by transcriptional activator-like effectors TAL6 and TAL11a from *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzicola* [J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2014, 27(9): 983-995.
- [61] GU K, TIAN D, QIU C, et al. Transcription activator-like type III effector *AvrXa27* depends on *OsTFIIAγ5* 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.
- [62] LUU D D, JOE A, CHEN Y, et al. Biosynthesis and secretion of the microbial sulfated peptide RaxX and binding to the rice XA21 immune receptor[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2019, 116(17): 8525-8534.
- [63] SUGIO A, YANG B, ZHU T, et al. Two type III effector genes of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* control the induction of the host genes *OsTFIIAγ1* and *OsTFXI* during bacterial blight of rice[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(25): 10720-10725.
- [64] MA W, ZOU L, ZHIYUAN J I, et al. *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* TALE proteins recruit *OsTFIIAγ1* to compensate for the absence of *OsTFIIAγ5* in bacterial blight in rice[J]. *Molecular Plant Pathology*, 2018, 19(10): 2248-2262.
- [65] HUI S, SHI Y, TIAN J, et al. TALE-carrying bacterial pathogens trap host nuclear import receptors for facilitation of infection of rice [J]. *Molecular Plant Pathology*, 2019, 20(4): 519-532.
- [66] TIAN D, YIN Z. Constitutive heterologous expression of *avrXa27* in rice containing the *R* gene *Xa27* confers enhanced resistance to

- compatible *Xanthomonas oryzae* strains [J]. Molecular Plant Pathology, 2009, 10(1): 29-39.
- [67] LI P, LONG J, HUANG Y, et al. *AvrXa3*: a novel member of *avrBs3* gene family from *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* has a dual function [J]. Progress in Natural Science, 2004, 14(9): 774-780.
- [68] 高明君,何祖华. 水稻免疫机制研究进展 [J]. 中国科学:生命科学, 2013, 43(12): 1016-1029.
- [69] CHOUDHARY D K, PRAKASH A, JOHRI B N. Induced systemic resistance (ISR) in plants: mechanism of action [J]. Indian Journal of Microbiology, 2007, 47(4): 289-297.
- [70] 宁东峰,梁永超. 硅调节植物抗病性的机理:进展与展望 [J]. 植物营养与肥料学报, 2014, 20(5): 1280-1287.
- [71] 王忠华,贾育林,夏英武. 植物抗病分子机制研究进展 [J]. 植物学通报, 2004, 21(5): 521-530.
- [72] 刘丽霞,程红卫,陈温福. 不同类型水稻剑叶气孔长、宽度与气孔密度的研究 [J]. 垦殖与稻作, 2001(2): 5-8.
- [73] CHEN X, SUN C, LABORDA P, et al. Melatonin treatment inhibits the growth of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* [J]. Frontiers in Microbiology, 2018, 9: 2280.
- [74] 侯小华,李友荣,魏子生,等. 湖南省水稻地方品种资源白叶枯病抗性评价 [J]. 湖南农业科学, 2001(4): 42-43.
- [75] 张端品,谢岳峰. 粳稻品种对白叶枯病的抗性遗传 [J]. 中国农业科学, 1982(5): 17-24.
- [76] NAKASHITA H, YASUDA M, NITTA T, et al. Brassinosteroid functions in a broad range of disease resistance in tobacco and rice [J]. The Plant Journal, 2003, 33(5): 887-898.
- [77] ZHANG S, WANG S, XU Y, et al. The auxin response factor, OsARF19, controls rice leaf angles through positively regulating *OsGH3-5* and *OsBRI1* [J]. Plant Cell and Environment, 2015, 38(4): 638-654.
- [78] SANA T R, FISCHER S, WOHLGEMUTH G, et al. Metabolomic and transcriptomic analysis of the rice response to the bacterial blight pathogen *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* [J]. Metabolomics, 2010, 6: 451-465.
- [79] CHEN X, RONALD P C. Innate immunity in rice [J]. Trends in Plant Science, 2011, 16(8): 451-459.
- [80] BIGEARD J, COLCOMBET J, HIRT H. Signaling mechanisms in pattern-triggered immunity (PTI) [J]. Molecular Plant, 2015, 8(4): 521-539.
- [81] JONES J D, DANGL J L. The plant immune system [J]. Nature, 2006, 444(7117): 323-329.
- [82] LAFLAMME B, DILLON M M, MARTEL A, et al. The pan-genome effector-triggered immunity landscape of a host-pathogen interaction [J]. Science, 2020, 367(6479): 763-768.

(责任编辑:王 妮)