

细菌性条斑病非寄主抗性基因 *Rxo1* 在水稻中同源序列的表达和遗传定位分析

陈彩虹^{1,2} 谭明谱¹ 郑伟¹ 黄小嫚¹ 张端品¹ 林兴华^{1,*}

(¹华中农业大学作物遗传改良国家重点实验室,国家农作物分子育种中心,湖北武汉430070;²广西农业科学院水稻研究所,广西南宁530007;*通讯联系人,E-mail:xinghualin@mail.hzau.edu.cn)

Expression and Localization Analysis of Analogue for the Non Host Bacterial Leaf Streak Resistance Gene *Rxo1* in Rice

CHEN Cai hong^{1,2}, TAN Ming pu¹, ZHENG Wei¹, HUANG Xiao man¹, ZHANG Duan pin¹, LIN Xing hua^{1,*}

(¹National Key Laboratory of Crop Genetic Improvement, National Crop Molecular Breeding Center, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China;²Rice Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanning 530007, China;* Corresponding author, E-mail: xinghualin@mail.hzau.edu.cn)

Abstract : The main open reading frame (ORF) DNA sequence containing nucleotide binding site and leucine rich repeats (NBS LRR) domain of *Rxo1*, which was cloned from maize and found to be a non host gene conferring resistance to rice bacterial leaf streak (BLS), was used to Blast the Genbank, and 16 resistance gene analogues (RGAs) were obtained from rice genome. One of the RGAs, *RPR1*, which located on chromosome 11, was found to be related to BLS resistance because, firstly, primer pairs designed based on the *RPR1* sequence amplified target band only in the resistant genotypes, and secondly, the expression of *RPR1* could be induced by BLS pathogen inoculation, indicating that the gene analogues came from different species may have common functions. On the other hand, the long map distance (9 cM) between *RPR1* and *qBLSR11-1*, a major resistance QTL identified formerly, implied that *RPR1* might not be a key factor for BLS resistance in rice.

Key words : rice ; bacterial leaf streak ; non host resistance gene ; analogue ; expression ; localization

摘要 : 利用在玉米中克隆到的一个抗水稻细菌性条斑病的非寄主抗性基因 *Rxo1* 中含有 NBS LRR 结构的开放读码框(ORF)在水稻基因组中搜索到 16 个抗性基因同源序列,进一步研究发现,位于第 11 染色体上的同源序列基因 *RPR1* 与细菌性条斑病的抗性有一定关系。首先,以 *RPR1* 为模板设计的两对引物都只在供试的细菌性条斑病抗病品种中扩增出目标带,再者 RT-PCR 的结果表明 *RPR1* 的表达能被细菌性条斑病菌接种所诱导,说明来自不同物种的结构相似的抗性基因可以表达相同或相似的功能。但从对 *RPR1* 定位的结果看,*RPR1* 与之前定位的抗细菌性条斑病主效 QTL 之间尚有 9 cM 的图距,两者之间的连锁并不紧密,说明 *RPR1* 的表达并不能解释抗病品种 Dular 对细菌性条斑病的抗性,*RPR1* 并不是水稻表达细菌性条斑病抗性的关键因子。

关键词 : 水稻 ; 细菌性条斑病 ; 非寄主抗性基因 ; 同源序列 ; 表达 ; 定位

中图分类号 : Q943.2 ; S332.2 ; S511.034

文献标识码 : A

文章编号 : 1001-7216(2006)02-0131-06

Leister 等通过分析研究已克隆的植物抗病基因的结构特征,发现很大一部分的抗病基因都含有 NBS(nucleotide binding site)保守序列^[1]。同年,《美国科学院院刊》(Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, PNAS) 在同一期发表了两篇应用同源序列从大豆中克隆 R (resistance) 基因同源序列 (resistance gene analogues, RGA) 的报道^[2-3],从而引发了同源序列法 (homology based candidate gene method) 在植物抗病基因研究中的应用^[4-10]。随后的大量研究表明,植物抗病基因中存在多种类型的保守结构域。Hammond Kosack 和 Parker 通过分析已克隆的植物抗病基因结构,将植物抗病基因分为 8 类,其中,含有 NBS LRR (nucleotide binding site and leucine rich re

peats) 结构域的抗病基因是最主要的类型^[11]。植物基因组有大量的具 NBS LRR 结构的基因。在当前越来越多的植物基因组序列被揭示的情况下,根据抗病基因的保守结构研究它们在其他作物中的同源序列的结构和功能的同源序列法成为一种越来越重要的研究手段。

水稻细菌性条斑病是我国水稻的主要病害之一,也是我国目前水稻唯一的检疫性病害,其发生对水稻种子的生产和调运造成巨大损失。目前生产上没有防治细菌性条斑病的有效方法,选育和应用抗细菌性条斑病的水稻品种是最为经济有效的手

收稿日期 : 2005-08-01 ; 修改稿收到日期 : 2005-09-23。

基金项目 : 教育部回国人员启动基金资助项目。

第一作者简介 : 陈彩虹 (1965 -), 女, 研究员, 博士研究生。

段,但细菌性条斑病抗性遗传研究相对滞后。至目前尚未在水稻中定位到 1 个抗细菌性条斑病的主效抗性基因^[12-13]。

Rxo1 是从玉米自交系 B73 中克隆的 1 个使水稻细菌性条斑病菌产生过敏性坏死的非寄主抗性基因,该基因位于玉米第 6 染色体的短臂,是一个 NBS LRR 基因家族中具有水稻细菌性条斑病抗性功能的基因单元^[14]。克隆到的 *Rxo1* 全长 9.7 kb,具有保守的 NBS LRR 结构。本研究根据 *Rxo1* 中的保守序列,研究非寄主抗性基因 *Rxo1* 在水稻中的同源序列及与细菌性条斑病抗性的关系。

1 材料与方法

1.1 水稻材料

本研究筛选了 6 个抗细菌性条斑病亲本: Dular、DV85、IR26、扎昌龙、Java 14 和冬糯, 4 个感病亲本: IR24、巴利拉 (Balilla)、台北 309 和珍珠矮。为防止细菌性条斑病在田间的蔓延, 2003 - 2004 年间所有进行抗性鉴定的材料均在华中农业大学温室群盆栽种植。遗传作图采用以 Dular 为抗源供体亲本,分别与感病亲本 Balilla 和 IR24 配组杂交构建的两个 F₂ 分离群体,一个是 140 个单株组成的 Dular/Balilla 群体(以下简称 DB 群体),一个是 207 个单株组成的 Dular/IR24 群体(以下简称 DI 群体)。

1.2 细菌性条斑病抗性鉴定

采用湖北的细菌性条斑病强致病菌株 RH3-1 (*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzicola*) 进行病原菌接种鉴定。将保存的菌株接种在马铃薯斜面培养基上,活化 3~4 d (28℃),再扩大培养 2~3 d。接种时用蒸馏水将菌体洗下,配制成浓度为 3×10^8 个/mL (细菌群落总数)的菌悬液。采用针刺法于水稻孕穗期接种^[15-16]。每个单株接种 5 片完全展开的新叶,每个叶片在叶脉中部各针刺 1 个点。接种后 20 d 调查接种点的病斑长度,平均病斑长度超过 2.0 cm 的品种视为感病。表 1 为 10 个水稻抗(感)品种的抗性接种鉴定结果。

1.3 DNA 提取及 PCR 反应

叶片 DNA 提取采用 CTAB 法。根据 *Rxo1* 在水稻中 8 条染色体上的同源序列的保守区域设计 12 对引物,其中根据第 11 染色体上的同源序列 ABO19240 设计的两对引物 NBS11 和 NBS LRR11,序列如下:左引物 5'-CCACACCGAATTA TGTCACG-3',右引物 NBS11,5'-TGCCTAGCT CATCATTTCCA-3',右引物 NBS LRR11,5'-

TCAGCTGAGGGAAGCAATCT-3' (其他 PCR 产物无差异的引物序列省略)。PCR 扩增反应总体积为 20 μ L,含 50 ng DNA 模板,两种引物各 0.5 pmol/L, 2.5 mmol/L MgCl₂, 0.2 mmol/L dNTPs, 1 \times PCR 缓冲液和 1 U *Taq* DNA 酶。反应条件为 94℃ 下预变性 1 min,再进行 35 个循环(95℃ 下 45 s, 60℃ 下 45 s, 72℃ 下 90 s),最后 72℃ 下延伸 10 min。

1.4 DNA 测序及序列比较

PCR 产物在 1.0% 的琼脂糖凝胶上分离,并用 TaKaRa Biotech 公司的回收试剂盒回收,用 pMD 18-T 载体试剂盒克隆 PCR 产物,克隆后再用特异引物进行 PCR 验证,阳性克隆交上海博亚公司采用 M13 引物测序。序列的比较使用 Gene Codes 公司的 Sequencher 4.1 软件。

1.5 表达分析

对两个高抗细菌性条斑病品种 Dular 和 DV85 于孕穗期接种细菌性条斑病菌 RH3-1,取接种前和接种后 1、3、6、9 d 的叶片材料,用 Trizol Reagent (Invitrogen) 提取总 RNA。RT-PCR 以两步法进行^[17],在 DEPC 处理的 eppendorf 管中加入 4 μ g 总 RNA 和 500 ng oligo(dT)₁₅, 72℃ 下变性 5 min,置于冰上,加入 200 U M-MLV 反转录酶, 1 \times 第一链缓冲液和 1 mmol/L dNTPs,最后加 DEPC 水至 25 μ L,混合后在 42℃ 下保温 2 h,取 0.5 μ L 用于 PCR。

2 结果与分析

2.1 各供试水稻材料对细菌性条斑病的抗性

抗性鉴定结果表明(表 1),抗病水稻品种 Dular、DV85、IR26、扎昌龙、Java14、冬糯的平均病斑长度低于 2.0 cm,而感病水稻品种珍珠矮、IR24、巴利拉、台北 309 则超过 2.0 cm。

表 1 10 个水稻品种接种细菌性条斑病后的病斑长度

Table 1. Lesion length in ten rice varieties after BLS inoculation.

水稻品种	病斑长度
Rice variety	Lesion length/cm
Dular	0.19 ± 0.06
DV85	0.28 ± 0.11
IR26	0.63 ± 0.20
扎昌龙 Zachanglong	0.83 ± 0.28
Java 14	1.07 ± 0.26
冬糯 Dongnuo	0.67 ± 0.17
珍珠矮 Zhenzhu ai	2.26 ± 0.60
IR24	2.39 ± 0.74
巴利拉 Balilla	2.42 ± 0.41
台北 309 Taipei 309	2.19 ± 0.66

2.2 细菌性条斑病抗感品种间基于 RGA-*RPR1* 的 PCR 结果有差别

Rxo1 基因序列中最主要的一个开放读码框 (open reading frame, ORF), 是一个含有 NBS LRR 结构的基因片段, 可编码 905 个氨基酸。我们利用 *Rxo1* 中的这一 ORF 在 NCBI 中作 Blast, 在水稻中检测到 16 个氨基酸序列同源性较高的 RGAs, 这些 RGAs 分别来自水稻的第 1、2、4、6、7、8、10、11 染色体。从每条染色体选择 1 个 RGA, 以它们为模板设计引物, 在鉴定出的 10 个细菌性条斑病抗感品种中进行 PCR 扩增, 其结果是, 其他染色体上的引物在抗感品种中都能扩增出一致的目标带 (图略), 而在第 11 染色体上, 细菌性条斑病抗感品种之间表现不同的扩增效果 (图 1)。

以第 11 染色体上的 RGA ABO19240 为模板共设计了 1 个左引物, 2 个右引物, 构成两对引物, NBS11 覆盖 NBS 区段 (约 1.1 kb), NBS LRR11 覆盖 NBS LRR 主要区域 (约 2.1 kb), 对 6 个抗病材料、4 个感病材料的总 DNA 进行扩增, 两对引物均在 6 个抗病材料中扩增出目标带, 而在 4 个感病材料中则没有扩增出目标带。

进一步在网上查询, 发现来自第 11 染色体的两个高度同源的 RGAs ABO19240 和 ABO19186, 是 Sakamoto 等分别从籼稻品种 IR36 和粳稻品种爱知旭 (Aichiasahi) 中分离出来的具有 NBS LRR 结构域的抗病基因单元, 并定名为 *RPR1*。*RPR1* 的表达能被诱导系统获得性抗性 (systemic acquired resistance, SAR) 的化学激发子和包括稻瘟病和白叶枯病菌接种诱发^[18]。

为了了解我们利用 ABO19240 设计引物在 6 个细菌性条斑病抗源材料中所扩增的 PCR 产物与

RPR1 的异同, 将 6 个抗病品种的 PCR 产物回收测序, 结果 6 个材料在测定序列区 (2135 bp) 与 ABO19240 的核苷酸差异在 3~8 个, 核苷酸同一性达 99.4%~99.9%, 而相应的氨基酸差异为 0~3 个, 同一性达 99.6%~100%。而 Sakamoto 等提交的 ABO19240 和 ABO19186 两个同源序列在这一区域的核苷酸差异为 3 个, 相应的氨基酸差异为 1 个, 且这几个有差异的氨基酸都落在 NBS LRR 结构的保守区之外, 可能是由于品种间的遗传多样性造成的, 对 NBS LRR 的结构和作用都不会产生影响。因此可以认为, NBS11 和 NBS LRR11 两对引物所扩增的产物是 *RPR1* 基因的一部分。

2.3 *RPR1* 的表达受细菌性条斑病接种的诱导

为了检测 *RPR1* 是否表达细菌性条斑病抗性, 我们对 Dular 和 DV85 两个高抗品种在孕穗期接种细菌性条斑病菌, 于接种 0、1、3、6、9 d 取叶片提取 RNA 进行表达分析。RT-PCR 结果表明, *RPR1* 也能被细菌性条斑病菌诱导表达, 其中高抗材料 Dular 在接种后 3 d 就检测到表达, 而 DV85 则在接种后 6 d 才检测到表达。两对引物扩增的结果一致 (图 2)。该结果再次证实 *RPR1* 是一个诱导表达的基因, 且其表达除受到诱导系统获得性抗性 (SAR) 的化学激发子和包括稻瘟病和白叶枯病菌接种诱发外, 也受到细菌性条斑病菌接种的诱导; 同时, *RPR1* 的表达与细菌性条斑病有关这一结果又说明, *Rxo1* 和 *RPR1* 这两个来自不同物种但具有相似结构的抗性基因也表达了对同一种病原菌的抗性。

2.4 *RPR1* 定位于第 11 染色体短臂标记 RM441 与 RM3701 之间

根据 NBS11 引物在抗感材料中的扩增表现, 我

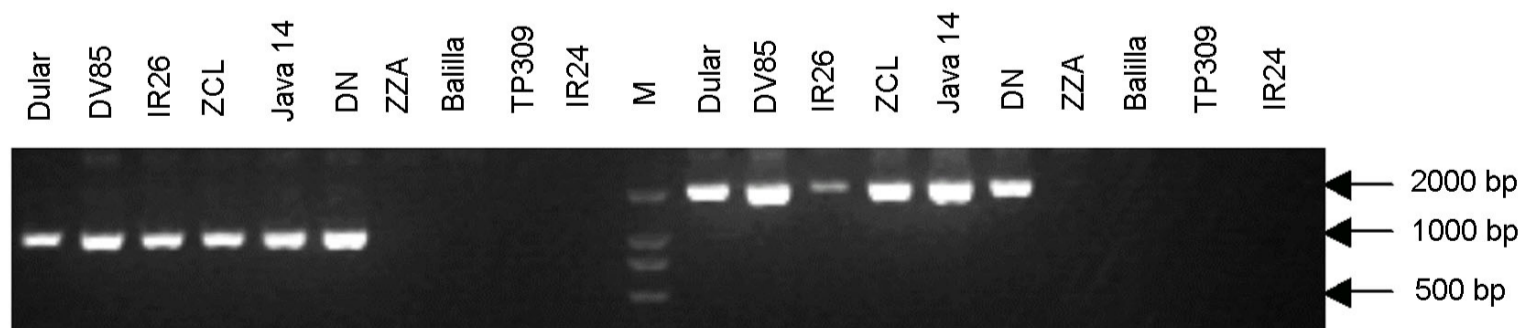


图 1 细菌性条斑病抗感品种间用 NBS11 和 NBS LRR11 两对引物的 PCR 扩增结果

Fig. 1. PCR results of genome DNA from resistant and susceptible genotypes with primers NBS11 and NBS LRR11.

泳道 M 为 DNA Marker, M 左边的 10 个泳道是用 NBS11 引物扩增的产物 (1.1 kb), 右边的 10 个泳道是用引物 NBS LRR11 扩增的产物 (2.1 kb), 两对引物都只在抗病品种中扩增出目标带。ZCL - 扎昌龙; DN - 冬糯; ZZA - 珍珠矮; TP309 - 台北 309。

The lanes on the left of M (marker ladder) were products (1.1 kb) amplified by primer NBS11 while the lanes on the right were 2.1 kb products by primer NBS LRR11. Expected bands appeared in the six resistant varieties but not in the four susceptible varieties. ZCL, Zachanglong; DN, Dongnuo; ZZA, Zhenzhu ai; TP309, Taipei 309.

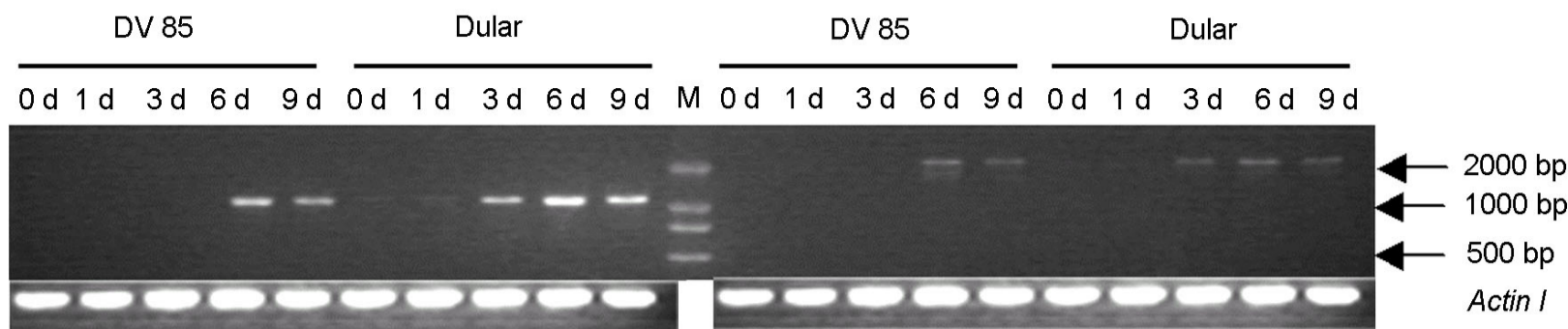


图 2 细菌性条斑病病原菌接种诱导下 RGA *RPR1* 在抗病品种 Dular 和 DV85 中的表达分析

Fig. 2. Expression analysis of the RGA *RPR1* in high resistant genotypes Dular and DV85 by RT-PCR.

M (Marker) 左边的 10 个泳道是用 NBS11 引物扩增的产物 (1.1 kb), 其右边的 10 个泳道是用引物 NBS LRR11 扩增的产物 (2.1 kb)。

Dular and DV85 were inoculated with *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzicola* strain RH3-1. RNA extracted from the leaves was used for RT-PCR. The expression of the RGA was examined at 0, 1, 3, 6 and 9 d after inoculation. The lanes on the left of M (marker ladder) were products (1.1 kb) amplified by primer NBS11 while the lanes on the right were 2.1 kb products by primer NBS LRR11.

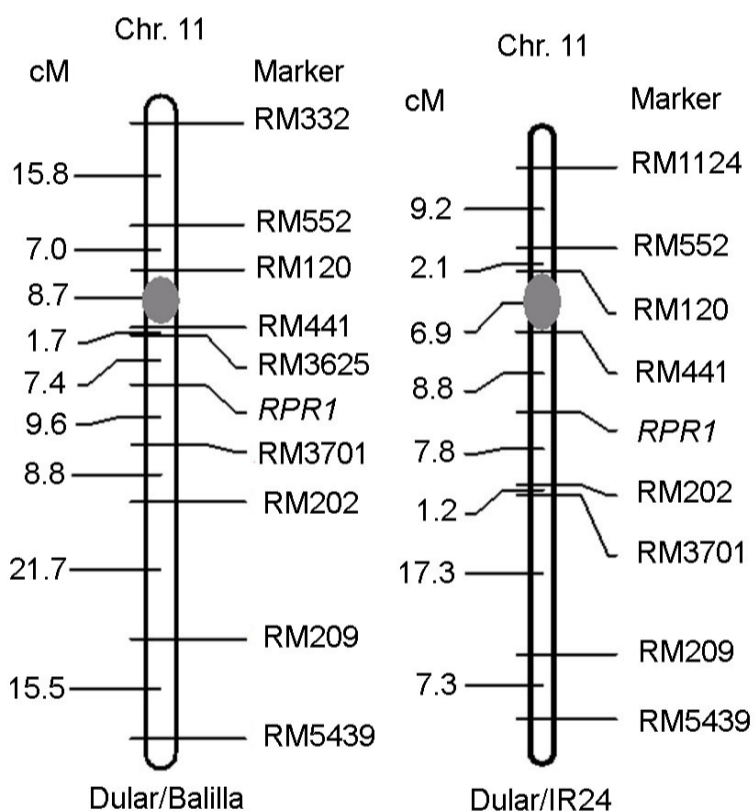


图 3 Dular/Balilla 和 Dular/IR24 群体在第 11 染色体部分区域的 SSR 连锁图谱

Fig. 3 SSR marker linkage map of partial section on chromosome 11 of Dular/Balilla and Dular/IR24 populations.

灰色椭圆表示 *qBLSR11-1* 所在位置。

Position of *qBLSR11-1* is indicated by a grey oval.

们视其为 *RPR1* 基因的一个显性标记, 对 DB 和 DI 随机群体作 PCR 扩增, DB 群体 140 个单株, 扩增出目标带的单株数为 103 株, 有无扩增带的单株比例为 2.78 : 1, DI 群体 214 个单株, 扩增出目标带的单株数为 159, 有无扩增带的单株比例为 2.89 : 1。卡方检验都符合 3 : 1 的分离比, 说明该标记符合 3 : 1 单基因分离模式。

利用这两个分离群体在第 11 染色体部分区域的 SSR 标记遗传图的信息, 我们顺利地

(*RPR1*) 整合到该遗传图上 (图 3) 图中结果显示用两个群体所定位的 NBS11 (*RPR1*) 标记的位置高度一致, 都处在标记 RM441 与 RM3701 之间, 这一结果与 Sakamoto 等的定位结果也基本吻合。他们利用 Asominori × IR24 的重组自交系群体将它定位在距 SSR 标记 RM120 约 3.8 cM 处。标记 RM120 和 *RPR1* (NBS11) 在两个不同来源的水稻遗传图上的相对位置是一致的。但是 *RPR1* 与我们之前利用 DB 和 DI 群体定位的抗细菌性条斑病主效 QTL (*qBLSR11-1*) (待发表资料) 之间都有约 9 cM 的图距, 两者之间的连锁不够紧密。可以理解为尽管 *RPR1* 在细菌性条斑病菌的诱导下能表达一定的细菌性条斑病抗性, 但并不能解释 Dular 的细菌性条斑病抗性, 图中所示的抗细菌性条斑病主效 QTL 可能是由尚未明确的微效多基因控制的, 也许 *RPR1* 是其中的因子之一。*RPR1* 与 *qBLSR11-1* 之间的关系有待进一步研究。

3 讨论

3.1 植物非寄主抗性基因的发展和利用为植物抗病性研究提供了新途径

通常, 我们所认识的植物的抗病性都具有品种和病原菌小种的专一性, 称之为寄主的抗性。但实际上, 每一种病原菌所能侵害的植物是有限的, 往往某一种特定的病原菌的寄主植物只是某一属种的植物, 而其他绝大多数属种的植物都可视为该病原菌的非寄主。除寄主植物外, 其他所有植物种类对某一特定病原微生物所表达的抗性即为植物的非寄主抗性。植物非寄主抗性是植物抗病性最普遍的一种形式, 且相对于小种专业化性的寄主抗性, 植物非寄主

抗性是广谱高效和持久性的^[19]。

植物非寄主抗性是一种十分复杂的遗传现象。关于植物非寄主抗性的遗传机制,目前有多种假说和模型,随着越来越多的非寄主抗性相关基因的分离克隆,研究人员发现,一些承担非寄主抗性和寄主专化性抗性的基因在结构和作用机理方面都有很多相似性,如两者都可能由超敏反应(hypersensitive response, HR)介导^[20]。Zhao等^[21]在玉米中定位了高抗水稻细菌性条斑病的主效基因位点 *Rxo1*。进一步的研究表明, *Rxo1* 是玉米第6染色体短臂上一个抗病基因家族中的一个基因单元,具有典型的NBS LRR结构。带有该基因的玉米品种在接种水稻细菌性条斑病菌后,表现典型的超敏反应。*Rxo1* 是一个抗水稻细菌性条斑病的非寄主抗性基因,也是到目前为止得到的第一个细菌性条斑病的主效抗性基因,其遗传符合显性单基因模式。最新的研究已从细菌性条斑病病原菌(*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzicola*)中分离出能与 *Rxo1* 互作的无毒基因 *aveRxo1*, 本实验室也正在进行 *Rxo1* 基因转化水稻的功能验证工作。

大量的证据表明,不同种植物抗病基因间序列有着很高的同源性。本研究利用 Scot H. Hulbert 博士友情提供的 *Rxo1* 的基因序列,在水稻中得到一个表达细菌性条斑病抗性的 RGA-*RPR1*。这一结果再一次证实,来自不同种植物而结构具有同源性的基因可以表达相同和相似的功能,非寄主抗性基因和寄主抗性基因之间可以存在结构和功能的相似性。越来越多植物非寄主抗性基因的发现、分离和克隆,为植物抗病性研究提供了新途径。

3.2 水稻第11染色体短臂上 RM120 附近可能存在着一个抗病基因家族

植物抗病基因成簇分布的现象十分普遍。已发现的最大的抗病基因位点 *DmB*, 它的24个成员分布在4 Mb的范围内^[22]; *Sw5* 是松散成簇的成员,分布在第9和12染色体上,分别抗真菌、病毒和线虫^[23]; *Pib* 家族也有4个成员^[24]。对测序完成的 *Arabidopsis* 基因组的分析发现,约有150个NBS LRR 抗病基因同源的序列,许多都是成簇分布的,其中46个呈单基因分布,近40个基因是复合位点,包含至少两个成员^[25]。抗病基因成簇分布形成的原因在进化方面有多种假说,从功能上说,成簇分布的抗病基因家族有利于协同作用,抵御更多病原菌的侵害。

本研究涉及的 *RPR1* 是一个具有NBS LRR结

构的抗病因子,本研究和前人的研究表明, *RPR1* 的表达受稻瘟病、白叶枯病、细菌性条斑病病原菌侵染以及化学抗菌剂的诱导,是一个与系统获得性抗性或广谱抗性有关的抗病因子, *RPR1* 定位于第11染色体短臂 RM120 的下游。我们之前定位的抗细菌性条斑病主效 QTL (*qBLSR 11 1*) 也位于第11染色体短臂,位置介于标记 RM120 - RM441 之间。被定位到这一区域的还有抗稻瘟病基因 *Pi a*^[26]。我们是根据 SSR 标记 RM120 来判断 *qBLSR 11 1*、*RPR1* 和 *Pi a* 处于紧密相连的区域的。可能这一区域也有一个成簇分布的抗病基因家族,这3个基因或 QTL 都属于这一抗病基因家族。我们用 *RPR1* 基因作 Blastn, 发现在第11染色体上有3个与 *RPR1* 基因高度同源($e=0$)的 BAC 克隆,分别是 OSJNBa0082N20、OSJNBa0044D15 和 OSJNBb0007H22。进一步搜索发现,在基于粳稻品种日本晴(Nipponbare)的物理图中,它们位于第11染色体短臂,都在34.8 cM处,3个克隆紧密相连,在这3个克隆的上游,还有两个紧密相连的 BAC 克隆,与 *RPR1* 基因部分同源,它们分别是 OSJNBa0052C16 和 OSJNBa0073N20, 都在33.4 cM处 (http://rice.tigr.org/tigr_scripts/e2k1/irgsp_orderedBAC.spl?db=osa1&chr=11)。这说明在第11染色体的短臂上确实存在成簇分布的具有NBS LRR结构的基因家族。至于 Nipponbare 中的这个基因家族与本研究涉及的 *qBLSR 11 1*、*RPR1* 和 *Pi a* 3个基因(QTL)所在的基因家族是不是重叠或相关的,仍有待探讨。

谢辞:感谢美国 Kansas State University 的 Scot H. Hulbert 博士提供 *Rxo1* 的序列信息;华中农业大学的成国英教授提供水稻细菌性条斑病菌株 RH3 1。

参考文献:

- [1] Leister D, Ballvora A, Salamini F, et al. A PCR based approach for isolating pathogen resistance genes from potato with potential for wide application in plants. *Nat Genet*, 1996, 14: 421-429.
- [2] Kanazin V, Marek L F, Shoemaker R. Resistance gene analogues are conserved and clustered in soybean. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1996, 93: 11746-11750.
- [3] Yu Y, Buss G R, Maroof M S. Isolation of a superfamily of candidate disease resistance genes in soybean based on a conserved nucleotide binding site. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1996, 93: 11751-11756.

- [4] Fenillet C, Schachermayr G, Keller B. Molecular cloning of a new receptor-like kinase gene encoded at the Lr10 disease resistance locus of wheat. *Plant J*, 1997, 11: 45-52.
- [5] Leister D, Kurth J, Laurie D A, et al. Rapid reorganization of resistance gene homologues in cereal genomes. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1998, 95: 370-375.
- [6] Meyers B C, Shen K A, Rohani P, et al. Receptor-like genes in the major resistance locus of lettuce are subject to divergent selection. *Plant Cell*, 1998, 11: 1833-1846.
- [7] Dodds P N, Lawrence G L, Ellis J G. Six amino acid changes confined to the leucine rich repeat - strand/ - turn motif determine the difference between the P and P2 rust resistance specificities in flax. *Plant Cell*, 2001, 13: 163-178.
- [8] 杨勤中, 杨佩文, 王勤, 等. 水稻抗病基因同源序列的克隆及测序分析. 中国水稻科学, 2001, 15(4): 241-247.
- [9] 樊叶杨, 吴建利, 庄杰云, 等. 应用候选基因定位水稻抗稻瘟病 QTL. 中国水稻科学, 2001, 15(4): 253-256.
- [10] Bendahmane A, Farnham G, Moffett P, et al. Constitutive gain of function mutants in a nucleotide binding site leucine rich repeat protein encoded at the Rx1 locus of potato. *Plant J*, 2002, 32: 195-204.
- [11] Hammond Kosack K E, Parker J E. Deciphering plant pathogen communication: fresh perspectives for molecular resistance breeding. *Curr Opin Biotech*, 2003, 14: 177-193.
- [12] 曾建敏, 林文雄. 水稻细菌性条斑病及其抗性研究进展. 分子植物育种, 2003, 1(2): 257-263.
- [13] Tang D, Wu W, Li W, et al. Mapping of QTLs conferring resistance to bacterial leaf streak in rice. *Theor Appl Genet*, 2000, 101: 286-291.
- [14] Zhao B Y, Ardales E, Brasslet E, et al. The Rxo1/Rba1 locus of maize controls resistance reactions to pathogenic and non host bacteria. *Theor Appl Genet*, 2004, 109: 71-79.
- [15] 刘友勋, 成国英, 涂立超, 等. 水稻细菌性条斑病菌致病型鉴别品种的筛选. 华中农业大学学报, 2004, 23(4): 403-405.
- [16] 郭亚辉, 许志刚, 胡白石, 等. 中国南方水稻条斑病菌的小种分化研究. 中国水稻科学, 2004, 18(1): 83-85.
- [17] Zhou B, Peng K, Chu Z, et al. The defense responsive genes showing enhanced and repressed expression after pathogen infection in rice (*Oryza sativa* L.). *Sci China: Ser C - Life Sci*, 2002, 45: 449-467.
- [18] Sakamoto K, Tada Y, Yokozeki Y, et al. Chemical induction of disease resistance in rice is correlated with the expression of a gene encoding a nucleotide binding site and leucine rich repeats. *Plant Mol Biol*, 1999, 40(5): 847-855.
- [19] Heath M C. Nonhost resistance and nonspecific plant defenses. *Curr Opin Plant Biol*, 2000, 3: 315-319.
- [20] Thordal Christensen H. Fresh insights into processes of non host resistance. *Curr Opin Plant Biol*, 2003, 6: 351-357.
- [21] Zhao B, Ardales E Y, Raymundo A, et al. The *avrRxo1* gene from the rice pathogen *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzicola* confers a nonhost defense reaction on maize with resistance gene *Rxo1*. *Mol Plant Microbe Interact*, 2004, 17: 771-780.
- [22] Meyers B C, Chin D B, Shen K A, et al. The major resistance gene cluster in lettuce is highly duplicated and spans several megabases. *Plant Cell*, 1998, 10: 1817-1832.
- [23] Brommonschenkel S H, Frary A, Tanksley S D. The broad spectrum tospovirus resistance gene *Sw 5* of tomato is a homolog of the root knot nematode resistance gene *Mi*. *Mol Plant Microbe Interact*, 2000, 13: 1130-1138.
- [24] Wang Z X, Yano M, Yamanouchi U, et al. The *Pib* gene for rice blast resistance belongs to the nucleotide binding and leucine rich repeat class of plant disease resistance genes. *Plant J*, 1999, 19: 55-64.
- [25] Dangl J L, Jones J D. Plant pathogens and integrated defence response to infection. *Nature*, 2001, 411: 826-833.
- [26] Causse M A, Fuiton T M, Cho Y E, et al. Saturated molecular map of the rice genome based on an interspecific backcross population. *Genetics*, 1994, 133: 1251-1274.