

# 水稻稻瘟病抗性基因的分子定位及克隆研究进展

杨勤忠<sup>1,2</sup>, 林菲<sup>1</sup>, 冯淑杰<sup>3</sup>, 王玲<sup>1</sup>, 潘庆华<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>华南农业大学资源环境学院植物抗病遗传学研究室, 广州 510642; <sup>2</sup>云南省农业科学院农业环境资源研究所, 昆明 650205;

<sup>3</sup>华南农业大学园艺学院植物保护研究室, 广州 510642)

**摘要:** 稻瘟病是全世界范围内影响水稻粮食生产的主要病害之一。培育和合理利用抗病品种是控制稻瘟病最经济、有效的措施。随着水稻 (*Oryza sativa*) 及稻瘟病菌 (*Magnaporthe oryzae*) 基因组测序的完成, 水稻-稻瘟病菌的互作已成为研究植物与真菌相互作用的模式系统。在过去的 50 多年中, 通过广泛的遗传分析, 已经鉴定了 84 个稻瘟病抗性基因及大量的数量抗性遗传位点 (quantitative trait locus)。其中, 8 个主效抗性基因及 1 个隐性部分抗性基因已被克隆。本文综述了迄今已鉴定及定位的稻瘟病抗性基因的研究情况, 根据基因的定位信息将这些基因整合到一张连锁图谱中; 对抗性基因簇以及簇内基因间的关系作了分析; 并进一步对后基因组时代抗性基因克隆策略的变化及其对策进行了探讨。

**关键词:** 水稻; 稻瘟病; 主效抗性基因; 分子定位; 分子克隆

## Recent Progress on Molecular Mapping and Cloning of Blast Resistance Genes in Rice (*Oryza sativa* L.)

YANG Qin-zhong<sup>1,2</sup>, LIN Fei<sup>1</sup>, FENG Shu-jie<sup>3</sup>, WANG Ling<sup>1</sup>, PAN Qing-hua<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>Laboratory of Plant Resistance and Genetics, College of Natural Resources and Environmental Sciences, South China Agricultural University, Guangzhou 510642; <sup>2</sup>Agricultural Environmental and Resources Research Institute, Yunnan Academy of Agricultural Sciences, Kunming 650205; <sup>3</sup>Laboratory of Plant Protection, College of Horticulture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642)

**Abstract:** Rice blast, caused by *Magnaporthe oryzae*, is one of the most destructive diseases of rice worldwide. Development and use of resistant cultivars is considered as the most economical, effective and environment-friendly method to control this disease. With the availability of genomic sequences of both *Oryza sativa* and *M. oryzae*, the rice pathosystem has become the model system for dissection of interactions of plant-pathogen. Over the past 50 years, eighty-four blast resistance genes and large amount of quantitative trait locus for resistance to the pathogen have been identified through genetic analysis. Of them, eight major blast resistance genes and one recessive gene controlling partial resistance in rice have been cloned. In this review, the recent progress on molecular mapping and cloning of blast resistance genes was summarized. All the resistance genes mentioned were integrated into a genetic linkage map by compiling the information of DNA markers linked to individual resistance gene. The possible allelism relationship between resistance genes in a cluster was further discussed. In addition, the strategy for resistance gene cloning in the post-genome era was also discussed.

**Key words:** *Oryza sativa*; *Magnaporthe oryzae*; resistance gene; molecular mapping; molecular cloning

## 0 引言

水稻 (*Oryza sativa*) 是世界上最重要的粮食作物

之一, 全球约一半以上的人口以稻米作为主食。由稻瘟病菌 (*Magnaporthe oryzae*; 无性态: *Pyricularia oryzae*)<sup>[1]</sup>引起的稻瘟病是水稻生产的主要限制因子之

收稿日期: 2008-05-28; 接受日期: 2008-07-11

基金项目: 国家“863”计划 (2006AA10A103)、国家“973”计划 (2006CB1002006)、农业部公益性行业科技专项 (200803008)、国家自然科学基金 (30570994)

作者简介: 杨勤忠 (1970—), 男, 云南昆明人, 副研究员, 在职博士研究生, 研究方向为水稻抗稻瘟病基因的遗传分析、定位及克隆。通信作者潘庆华 (1963—), 男, 广东兴宁人, 研究员, 博士, 研究方向为植物抗病遗传学。E-mail: panqh@scau.edu.cn

一,严重威胁着世界的粮食生产<sup>[2-3]</sup>。据统计,在 1975~1990 年的 16 年间,由稻瘟病引起的全球水稻产量损失高达 1.57 亿吨<sup>[4]</sup>。20 世纪 90 年代以来,中国稻瘟病的年发生面积均在 380 万  $\text{hm}^2$  以上,所造成的稻谷年损失达数亿公斤<sup>[5]</sup>。实践证明,培育和合理利用抗病品种是控制此病害最经济有效和对环境安全的手段<sup>[3,6]</sup>,而利用分子标记辅助选择(marker-assisted selection, MAS)技术将多个具有不同抗谱的稻瘟病抗性基因聚合到同一个品种中,是培育具有持久抗瘟性品种的有效措施之一<sup>[7]</sup>。

水稻与稻瘟病菌的相互作用符合经典的“基因对基因”学说<sup>[8-11]</sup>。由于水稻在农业生产中的重要性以及水稻<sup>[12-13]</sup>和稻瘟病菌<sup>[14]</sup>基因组测序的完成,这必将加速寄主抗病基因和病原菌无毒基因的分离、克隆以及它们之间相互作用等方面的分子机制研究<sup>[15-16]</sup>。另一方面,作为植物病理学研究的模式系统<sup>[15,17]</sup>,开展水稻与稻瘟病菌互作机理的研究将使人们更深刻地了解稻瘟病菌与水稻互作中“基因对基因”相互作用关系的实质,为控制与防治该病提供新的理论与途径<sup>[9,18]</sup>,继而对其它病害的研究与防治也将具有重要的指导意义<sup>[19]</sup>。

稻瘟病抗性可分为完全抗性(质量抗性或真抗性)和部分抗性(数量抗性或田间抗性)两种类型<sup>[20-22]</sup>。完全抗性是指寄主与病原菌之间的一种不亲和的互作方式,病原菌在寄主上不能继续繁殖;该抗性通常由单个主效抗性基因控制。而部分抗性是指寄主与病原菌以一种亲和方式互作,但其能减弱病原菌的侵染程度;通常认为部分抗性是由多基因控制的抗性<sup>[21-22]</sup>。由于主效基因控制的完全抗性易于操作,因而在实际的育种计划中得到了广泛的应用。然而,由于稻瘟病菌的高度变异性和不稳定性,致使新育成的具有单一抗性基因的抗性品种在推广种植几年后就成为感病品种,这已经成为水稻生产可持续发展的严重障碍<sup>[3,23-24]</sup>。

本文综述了水稻稻瘟病抗性基因的定位及克隆研究的最新进展,并利用各个基因的连锁信息,将已定位的稻瘟病抗性基因整合到同一张遗传连锁图谱中。进一步地,对抗性基因簇内基因之间的关系以及后基因组时代抗性基因克隆策略的变化及其对策进行了探讨。

## 1 已定位的稻瘟病抗性基因

水稻稻瘟病抗性遗传研究始于 20 世纪 20 年代,Sasaki<sup>[25]</sup>首先报道了稻瘟病菌对水稻品种的致病性存

在差异,并通过杂交后代的遗传分析发现水稻对稻瘟病的抗性符合孟德尔的遗传规律。Yamasaki 和 Kiyosawa<sup>[26]</sup>通过对爱知旭(Aichi Asahi)、石狩白毛(Ishikari Shiroke)、关东 51(Kanto 51)等 3 个品种的抗性遗传分析,在这 3 个品种中分别鉴定并首次命名了 3 个稻瘟病抗性基因 *Pia*、*Pii*、*Pik*。迄今,通过广泛的遗传分析,已鉴定了 84 个稻瘟病抗性基因。随着分子标记技术的发展,其中绝大部分的基因通过微卫星(simple sequence repeats, SSR)标记、随机扩增片段长度多态性(random amplified polymorphic DNA, RAPD)标记、限制性片段长度多态性(restriction fragment length polymorphism, RFLP)标记、酶切扩增多态性序列(cleaved amplified polymorphic sequence, CAPS)标记、序列标签位点(sequence-tagged site, STS)标记、扩增片段长度多态性(amplification fragment length polymorphism, AFLP)标记、单核苷酸多态性(single nucleotide polymorphism, SNP)标记、插入/缺失(insertion/deletion, InDel)等分子标记技术,已被定位到水稻的不同染色体上。本文通过整合各个稻瘟病抗性基因的定位信息,比较不同基因定位中所使用的标记在基因组上的位置,以 Harushima 等<sup>[27]</sup>和 Chen 等<sup>[28]</sup>发表的遗传图谱为基本图谱,将已定位的稻瘟病抗性基因整合到同一张连锁图谱上(图 1)。同时,为便于检索、引用,将与基因紧密连锁的标记信息、抗性供体品种以及所使用的作图群体等信息列于表 1。有趣的是,除第 3 染色体外,在其余 11 条染色体上均有稻瘟病抗性基因的分布。

目前定位的 84 个稻瘟病抗性基因中,*pi21*、*Pi34*、*Pi35*、*Pb1*、*Pif*、*Pikur1*、*Pikur2*、*Pi-se1* 属于单基因控制的部分抗性基因,其余的 76 个均为主效抗性基因。在 84 个基因中,70 个基因采用分子标记进行了染色体定位,5 个基因通过与已知基因的等位性测定确定了其染色体位置,其余的基因则通过同工酶标记或农艺性状标记进行了定位(表)。

## 2 稻瘟病抗性基因的成簇分布及簇内基因间的关系

植物的抗性基因在基因组中具有两种不同的分布模式:一种是抗性基因位于单一的基因座,但具有编码不同抗性专化性的等位基因。如,亚麻的锈病抗性位点 *L*,具有 12 个不同抗性专化性的等位基因<sup>[29]</sup>。另一种类型是抗性基因成簇分布于特定的染色体区域,

表 已定位的稻瘟病抗性基因

Table Summary of rice blast resistance genes identified

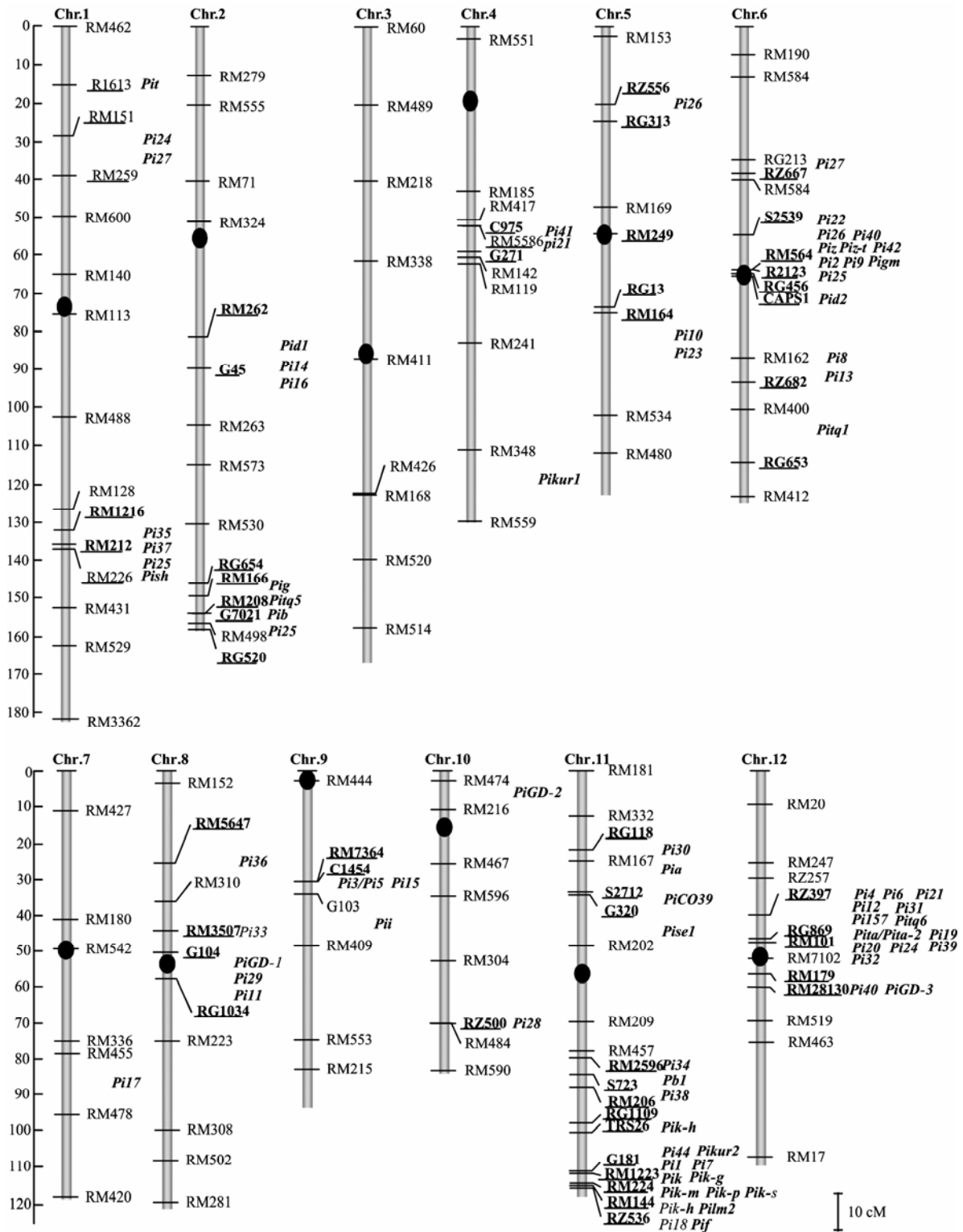
基因 Gene	染色体 Chromosome	供体亲本 Donor	作图群体 Population	标记类型 Marker type	连锁状况 Linkage status	参考文献 Reference
<i>Pi1</i>	11	LAC23	F <sub>2</sub>	RFLP	RZ536-Npb181	7, 49
<i>Pi2(Piz<sup>5</sup>)<sup>a</sup></i>	6	5173	NILs; F <sub>2</sub>	RFLP; SSR; RAPD	RG64-R2123; 与 PB8、3R 和 12L 紧密连锁 Closely linked to PB8, 3R and 12L	35, 44
<i>Pi3</i>	9	Pai-Kan-Tao	F <sub>2</sub>	Allelism test	与 <i>Pi5</i> 相同 Identical to <i>Pi5</i>	50, 75
<i>Pi4</i>	12	Tetep	NILs	RFLP;	RG457-RG869	49, 56
<i>Pi5</i>	9	Moroberekan	F <sub>2</sub> ; F <sub>3</sub> ; F <sub>4</sub>	RFLP	C1415-S04G03	75
<i>Pi6</i>	12	Apura	DHLs	RFLP	RG457-RG869	49
<i>Pi7</i>	11	Moroberekan	RILs; F <sub>2,3</sub>	RFLPs, CAPS	S12886 (0 cM) <sup>c</sup>	21, 118
<i>Pi8</i>	6	Kasalath	F <sub>2</sub>	Isozyme Marker	与 <i>Amp-3</i> 连锁 Linked to <i>Amp-3</i>	119
<i>Pi9<sup>d</sup></i>	6	Oryza minuta	F <sub>2</sub>	RFLPs; SCAR	RG64-RG2123; pB8 (0 cM)	35, 43
<i>Pi10</i>	5	Tongil	RILs	RFLP; RAPD	PH18-PF6	58
<i>Pi11(Pizh)</i>	8	窄叶青 Zhaiyeqing	DHLs	RFLP; RAPD	BP127 (14.9 cM)	74
<i>Pi12(Pih)</i>	12	红脚占 Hongjiaozhan	F <sub>2</sub>	RFLP	RG869 (5.1 cM)	57
<i>Pi13</i>	6	魔王谷 Maowangu	F <sub>3</sub>	Isozyme Marker	与 <i>Amp-3</i> 连锁 Linked to <i>Amp-3</i>	120
<i>Pi14</i>	2	魔王谷 Maowangu	F <sub>3</sub>	Isozyme Marker	与 <i>Amp-1</i> 连锁 Linked to <i>Amp-1</i>	120
<i>Pi15</i>	9	GA25	F <sub>2</sub>	SSR, CAPS	CRG3 (0 cM); CRG4 (0 cM)	77
<i>Pi16</i>	2	Aus373	F <sub>2</sub>	Isozyme Marker	与 <i>Amp-1</i> 连锁 Linked to <i>Amp-1</i>	121
<i>Pi17</i>	7	DJ123	F <sub>2</sub>	Isozyme Marker	与 <i>Est9</i> 连锁 Linked to <i>Est9</i>	122
<i>Pi18</i>	11	Suweon 365	F <sub>2</sub>	RFLP	RZ536 (5.4 cM)	36
<i>Pi19</i>	12	Aichi Asahi	F <sub>2</sub>	Allelism test	与 <i>Pita</i> 基因等位或紧密连锁 Closely linked or allelic to <i>Pita</i>	61
<i>Pi20</i>	12	IR24	RILs	RFLP	XNpb88-XNpb402; 与 <i>Pita</i> 基因紧密连锁 Closely linked to <i>Pita</i>	59
<i>pi21<sup>a</sup></i>	4	Owarihatamochi	F <sub>4</sub>	RFLP	G271-G317	112
<i>Pi21</i>	12	Suweon 365	F <sub>2</sub>	RFLP; SSR	与 RG869 连锁 Linked to RG869	36, 123
<i>Pi22</i>	6	Suweon 365	F <sub>2</sub>	RFLP; SSR	与 RG213 连锁, 可能与 <i>Pi2</i> 等位 Linked to RG213; possibly allelic to <i>Pi2</i>	36, 123
<i>Pi23</i>	5	Suweon 365	F <sub>2</sub>	RFLP; SSR	RM164 (19.4 cM); RM249 (23.9 cM)	123
<i>Pi24</i>	1	Azucena	DHLs	RFLP; RAPD; Isozyme	K5	60
<i>Pi24</i>	12	Zhong 156 (中 156)	RILs	RFLP; RAPD; RGA	RGA <sub>3620</sub> (0 cM); RG241A (0 cM)	37
<i>Pi25</i>	1	云系 2 号 Yunxi 2	F <sub>2</sub>	RFLP; SSR	OSR3 (5.8 cM)	65
<i>Pi25</i>	2	IR64	DHLs	RFLP; RAPD; Isozyme	RG520	60
<i>Pi25</i>	6	谷梅 2 号 Gumei 2	RILs	RFLP; RAPD; RGA	A <sub>7550</sub> -RGA <sub>470</sub>	37
<i>Pi26</i>	5	Azucena	DHLs	RFLP; RAPD; Isozyme	RG313	60
<i>Pi26</i>	6	谷梅 2 号 Gumei 2	RILs	RFLP; SSR	K7-R2123; 与 <i>Pi25</i> 基因紧密连锁 K7-R2123; Closely linked to <i>Pi25</i>	38
<i>Pi27</i>	1	Q14	F <sub>2</sub>	SSR	RM259-RM151	124
<i>Pi27</i>	6	IR64	DHLs	RFLP; RAPD; Isozyme	Est-2	60
<i>Pi28</i>	10	IR64	DHLs	RFLP; RAPD; Isozyme	RZ500, RGA-IR86; 可能与 <i>Pi11</i> 基因相同 RZ500, RGA-IR86; possibly identical to <i>Pi11</i>	60
<i>Pi29</i>	8	Azucena	DHLs	RFLP; RAPD; Isozyme	RZ617	60
<i>Pi30</i>	11	IR64	DHLs	RFLP; RAPD; Isozyme	OpZ11-f; 可能与 <i>Pia</i> 基因相同 OpZ11-f; possibly identical to <i>Pia</i>	60
<i>Pi31</i>	12	IR64	DHLs	RFLP; RAPD; Isozyme	O10-800; 可能与 <i>Pita</i> 基因相同 O10-800; possibly identical to <i>Pita</i>	60
<i>Pi32</i>	12	IR64	DHLs	RFLP; RAPD; Isozyme	AF6; 可能与 <i>Pi12</i> 基因相同 AF6; possibly identical to <i>Pi12</i>	60
<i>Pi33</i>	8	IR64; Bala	DHLs	RFLP; SSR	RM3507 (0 cM)	125
<i>Pi34<sup>b</sup></i>	11	Chubu 32	F <sub>2</sub>	SSR	RM1596 (0 cM)	71
<i>Pi35<sup>b</sup></i>	1	Hokkai 188	F <sub>3</sub>	SSR	RM1216-RM1003	66

续表 Continued table

基因 Gene	染色体 Chromosome	供体亲本 Donor	作图群体 Population	标记类型 Marker type	连锁状况 Linkage status	参考文献 Reference
<i>Pi36</i> <sup>a</sup>	8	Q61	F <sub>2</sub>	SSR; CAPS	CRG3 (0 cM), CRG4 (0 cM); CRG2-RM5647	85, 126
<i>Pi37</i> <sup>a</sup>	1	Q1333	F <sub>2</sub>	SSR; CAPS	RM212 (0 cM)	67, 84
<i>Pi38</i>	11	Tadukan	F <sub>2</sub>	SSR; AFLP	RM21-RM206	73
<i>Pi39</i>	12	Q15	F <sub>2</sub>	SSR; CAPS	39M7 (0 cM), 39M12 (0 cM); RM27933-39M22	62
<i>Pi40</i>	6	<i>O. australiensis</i>	F <sub>2</sub>	SSR; STS	S2539-RM3330	39
<i>Pi41</i>	12	93-11	F <sub>2</sub>	SSR; STS	RM28130 (0 cM)	64
<i>Pi41</i>	4	GL33	BC <sub>3</sub> F <sub>2</sub>	SSR	RM5586-6679	127
<i>Pi42</i>	6	28-占 28 zhan	RILs	SSR; CAPS		40
<i>Pi44</i>	11	Moroberekan	F <sub>2</sub>	RFLP; STS; AFLP	AF <sub>349</sub> (3.3 cM); CDO520-AF <sub>349</sub>	51
<i>Pi157</i>	12	Moroberekan	RILs	RFLP	RG341-RG9	58
<i>Pia</i>	11	Aichi Asahi	DHLs	RFLP	OpZ11-f, RGA-IR14, RM120	60, 128
<i>Pib</i> <sup>a</sup>	2	Tohoku IL9	BC <sub>2</sub> F <sub>3</sub>	RFLP	G7010 (0 cM); G7021 (0 cM)	69, 80
<i>PiCO39</i>	11	CO39	F <sub>2</sub>	RFLP; SSR	G320 (0 cM); RPR1-S2172	129
<i>Pid1</i>	2	地谷 Digu	F <sub>2</sub>	RFLP; SSR	G1314A (1.2 cM); SPO01 (0 cM)	130
<i>Pid2</i> <sup>a</sup>	6	地谷 Digu	F <sub>2</sub>	RFLP; SSR; CAPS	RM3-RM527; SPO03 (0 cM), dCAPS1 (0 cM)	82, 130
<i>Pij</i> <sup>b</sup>	11	St. No.1	F <sub>2</sub>	allelism test	与 <i>Pik</i> 基因以 15% 的重组值发生连锁 15% to <i>Pik</i>	53, 94
<i>Pig</i>	2	广长占 Guangchangzhan	F <sub>2</sub> ; BC <sub>1</sub> F <sub>1</sub>	SSR	RM166-RM208	70
<i>PiGD-1</i>	8	三黄占 2 号 Sanhuangzhan 2	RILs	RFLP; SSR; RGA	RG1034 (11.3 cM)	63
<i>PiGD-2</i>	10	三黄占 2 号 Sanhuangzhan 2	RILs	RFLP; SSR; RGA	R16-R14B	63
<i>PiGD-3</i>	12	三黄占 2 号 Sanhuangzhan 2	RILs	RFLP; SSR; RGA	RM179 (4.8 cM)	63
<i>Pigm</i>	6	谷梅 4 号 Gumei 4	F <sub>2</sub> ; BC <sub>1</sub> F <sub>1</sub>	SSR; CAPS	C5483-C0428; 与 <i>Pi2</i> 基因等位或紧密连锁 C5483-C0428; Allelic or closely linked to <i>Pi2</i>	41
<i>Pii</i>	9	Fujisaka 5	F <sub>2</sub> ; F <sub>3</sub>	Allelism test	与 <i>Pi3</i> 基因紧密连锁 Closely linked to <i>Pi3</i>	48
<i>Pik</i>	11	Kanto 51	F <sub>2</sub>	InDel	k2167 (0 cM)	42
<i>Pik-g</i>	11	GA20	F <sub>2</sub>	Allelism test	与 <i>Pik</i> 基因等位 Allelic to <i>Pik</i>	131
<i>Pik-h</i>	11	Tetep	F <sub>2</sub>	SSR; STS	TRS26-TRS33	109
<i>Pik-h</i>	11	Lemont	F <sub>2</sub>	SSR	RM224 (0 cM)	45
<i>Pik-m</i>	11	Tsuyuake	F <sub>2</sub>	InDel; SSR	k2167 (0 cM), K33 (0 cM)	42, 46
<i>Pik-p</i>	11	K60	F <sub>2</sub>	InDel	k3957 (0 cM)	42
<i>Pik-s</i>	11	Bengal; M201	F <sub>2</sub>	SSR	RM224 (0 cM)	45
<i>Pikur1</i> <sup>b</sup>	4	Kuroka				54, 94
<i>Pikur2</i> <sup>b</sup>	11	Kuroka	F <sub>2</sub>	Mophorlogical trait marker	与 <i>la</i> 基因以 14% 的重组值发生连锁 14% to <i>la</i> (lazy growth habit)	54, 94
<i>Pilm2</i>	11	Lemont	RILs	RFLP	RZ536x	52
<i>Pise1</i> <sup>b</sup>	11	sensho	F <sub>2</sub>	Morphorlogical trait marker	与 <i>la</i> 基因以 9.5% 的重组值发生连锁 9.5% to <i>la</i>	115, 132
<i>Pish</i>	1	Akihikari	F <sub>2</sub>	SSR	RM212-OSR3	68
<i>Pit</i>	1	K59	F <sub>2</sub>	RFLP; SNP; InDel	R1613 (0 cM), t256 (0 cM)	42, 133
<i>Pita</i> <sup>a</sup>	12	Yashiromochi	F <sub>2</sub>	RFLP; RAPD; SNP; InDel	ta3 (0 cM)	42, 55, 81
<i>Pita-2</i>	12	PiNo.4	F <sub>2</sub>	RFLP; RAPD; SNP; InDel	ta3 (0 cM)	42, 55
<i>Pitq1</i>	6	特青 Teqing	RILs	RFLP	RG653	52
<i>Pitq5</i>	2	特青 Teqing	RILs	RFLP	RZ446b	52
<i>Pitq6</i>	12	特青 Teqing	RILs	RFLP	G1468a, 与 RG869 和 RZ397 紧密连锁 G1468a, closely linked to RG869 and RZ397	52
<i>Piz</i>	6	Fukunishiki	F <sub>2</sub>	RFLP; RAPD; SNP; InDel	z56592 (0 cM)	42
<i>Piz-r</i> <sup>a</sup>	6	Toride 1	F <sub>2</sub>	RFLP; RAPD; SNP; InDel	zt56591 (0 cM)	42, 44
<i>Pbl</i> <sup>b</sup>	11	Modan	F <sub>2</sub>	RFLP	S732 (1.2 cM)	72

a: 已克隆的基因; b: 部分抗性基因; c: 遗传距离

a: The blast resistance gene, which was cloned; b: Partial resistance gene; c: Genetic distance



标尺代表遗传距离 (centiMorgan, cM)<sup>[27-28]</sup>, 抗性基因位置的通过 SSR 及 RFLP 等连锁标记的序列锚定在遗传图谱上的相对位置<sup>[12]</sup>。下划线的标记代表与抗性基因紧密连锁的标记  
 The scale at the left indicates genetic distance (centiMorgan, cM)<sup>[27-28]</sup>; The resistance genes, which were anchored on linkage map by compiling information of DNA markers linked to individual resistance genes<sup>[12]</sup>. Underlined DNA markers, which were closely linked to the corresponding resistance genes

图 整合的稻瘟病抗性基因连锁图谱

Fig. Integrated linkage map of blast resistance genes of rice

共同组成紧密连锁的复合抗性基因座。如亚麻的 *M* 位点由 7 个抗性基因组成<sup>[30]</sup>、拟南芥的 *RPPI* 位点由 3 个紧密连锁的基因组成<sup>[31]</sup>。经典遗传学及分子遗传学的分析表明,植物的抗病基因具有成簇地分布于染色体特定区域的倾向<sup>[32-34]</sup>。

在已定位的 84 个稻瘟病抗性基因中,超过半数的基因以基因簇的形式分布于水稻的不同染色体区域。其中,最大的 3 个基因簇分别位于水稻的第 6、11 和 12 染色体上(图)。

在第 6 染色体上,至少 10 个抗性基因(*Pi2*、*Pi9*、*Pi22*、*Pi25*、*Pi26*、*Pi40*、*Pi42*、*Pigm*、*Piz* 和 *Piz-t*)成簇分布于短臂近着丝粒附近<sup>[35-42]</sup>。在该基因簇中,*Pi2*、*Pi9* 和 *Piz-t* 已被克隆<sup>[43-44]</sup>。Deng 等<sup>[41]</sup>将来源于水稻品种谷梅 4 号的抗性基因 *Pigm* 定位到与上述 3 个已克隆的基因相同的 BAC 克隆 AP005659 上。同样地,Zhu 等<sup>[40]</sup>从籼稻品种 28 占中鉴定到的 *Pi42* 基因也被定位到该 BAC 克隆上。在该基因簇中,其它基因定位的区域比较大,但均覆盖了 *Pi2*、*Pi9*、*Piz-t/Piz*、*Pigm* 和 *Pi42* 所在的区域,表明它们之间紧密连锁或者是等位基因。

在第 11 染色体上,目前至少定位了 21 个抗性基因,其中 13 个基因成簇分布于 *Pik* 位点附近(图)。Kiyosawa 及其同事先后在 *Pik* 位点上鉴定了 5 个等位基因,*Pik*、*Pik-h*、*Pik-m*、*Pik-p* 和 *Pik-s*<sup>[24]</sup>。*Pik* 位点上的这些基因已先后被进行了精细定位<sup>[42,45-46]</sup>。Pan 等<sup>[47]</sup>利用等位性测定在品种 GA20 中又在该位点鉴定到了一个等位基因 *Pik-g* (t)。Inukai 等<sup>[48]</sup>通过等位性测定的研究表明,*Pil* 与 *Pik* 位点紧密连锁,但不是等位基因。Yu 等<sup>[49]</sup>利用 RFLP 标记,在品种 LAC23 中定位了 *Pil* 基因。Wang 等<sup>[22]</sup>利用 RFLP 标记,在品种 Moroberekan 中定位了 *Pi7*。而 *Pil* 与 *Pi7* 紧密连锁或等位<sup>[50]</sup>。Chen 等<sup>[51]</sup>利用 AFLP 标记,进一步在品种 Moroberekan 中定位了 *Pi44*(t),该基因被定位于 *Pil* 基因所在的区域<sup>[49]</sup>。Tabien 等<sup>[52]</sup>在 Lemont 中鉴定并定位了与 RFLP 标记 RZ536 紧密连锁的 *Pi-lm2* 基因,而 Fjellstrom 等<sup>[45]</sup>研究发现 Lemont 中持有 *Pik-h* (*Pik* 位点的等位基因)基因,并将其进行了分子定位。由于二者的研究均使用了相同的抗源品种(Lemont),并使用了相同的稻瘟病菌株(IG-1 和 IB-54)进行作图群体的接种鉴定,加之 2 个基因均定位于相同的染色体区域,这似乎表明 *Pi-lm2* 基因可能就是 *Pik-h* 基因。Ahn 等<sup>[36]</sup>利用 RFLP 和 SSR 标记,在品种 Suweon 365 中定位了与 RFLP 标记 RZ536 连锁的 *Pi18*。此外,

日本的研究者在早期的研究中发现,*Pif* 基因与 *Pik* 基因以 15% 的重组值产生连锁<sup>[53]</sup>;而 *Pikur2* 基因与位于第 11 染色体长臂上的农艺性状标记基因 *la* (lazy growth habit) 以 14% 的重组值产生连锁<sup>[54]</sup>。以上这些基因在第 11 染色体的长臂上构成了一个大的抗性基因簇。

在第 12 染色体上,目前至少已定位了 16 个抗性基因,其中 14 个基因在着丝粒附近构成了一个大的抗性基因簇(图)。Rybka 等<sup>[55]</sup>通过 RFLP 标记,在品种 K1 和 PiNo.4 中分别定位了 *Pita* 和 *Pita-2*。Yu 等<sup>[56]</sup>利用 RFLP 标记,在品种 Tetep 中定位了 *Pi4*。其后,Inukai 等<sup>[48]</sup>通过等位性及抗谱测定表明,该基因可能与 *Pita* 是同一基因。Yu 等<sup>[49]</sup>利用 RFLP 标记,在品种 Apura 中定位了与 *Pi4* 处于相同染色体位置的 *Pi6*。Zheng 等<sup>[57]</sup>利用 RFLP 标记,在品种红脚占中定位了 *Pi12*(t)。Naqiv 等<sup>[58]</sup>利用 RFLP 标记,在品种 Moroberekan 中定位了 *Pi157*(t)。在品种 IR24 中,Imbe 等<sup>[59]</sup>利用 RFLP 标记,定位了 *Pi20*(t),该基因与 *Pita* 紧密连锁。Zhuang 等<sup>[37]</sup>利用 RAPD 标记,在品种 Zhong156 中定位了 *Pi24*(t)。Tabien 等<sup>[52]</sup>利用 RFLP 标记,在 Teqing 中定位了 *Pitq6*。Ahn 等<sup>[36]</sup>利用 RFLP 和 SSR 标记,在品种 Suweon 365 中定位了 *Pi21*(t)。Sallaud 等<sup>[60]</sup>利用 RFLP 和 RGA 标记,在品种 IR64 中分别定位了 *Pi31*(t)和 *Pi32*(t)。Hayashi 等<sup>[61]</sup>利用等位性测定方法,从 Aichi Asahi 中鉴定到一个与 *Pita* 紧密连锁的基因 *Pi19*。Liu 等<sup>[62]</sup>从云南地地方品种 Q15 中鉴定了 *Pi39* 基因,依据日本晴基因组的物理位置,推断该基因与 *Pita* 紧密连锁。另外,在第 12 染色体的长臂上,Liu 等<sup>[63]</sup>利用 RFLP、SSR 等标记,在品种 Sanhuangzhan 2 中定位了 *PiGD-3* 基因;Yang 等<sup>[64]</sup>利用 SSR、STS 等标记,在已测序的籼稻品种 93-11 中定位了 *Pi41* 基因,该基因位于 *PiGD-3* 基因所在的区域(图)。但是,由于用于 *Pi41* 基因作图群体鉴定用的稻瘟病菌株 CHL743 对 Sanhuangzhan 2 致病而对 *Pi41* 基因表现为无毒,因此可将 2 个基因区别开。这 2 个基因可能紧密连锁或等位。

除了上述 3 个比较大的基因簇外,在其它染色体上还分布着一些小的基因簇(图)。在第 1 染色体的长臂上,由 4 个抗病基因 *Pi25*(t)<sup>[65]</sup>、*Pi35*<sup>[66]</sup>、*Pi37*<sup>[67]</sup> 和 *Pish*<sup>[68]</sup>组成一个基因簇,这 4 个基因均位于 RM1216 和 RM226 之间(图)。在第 2 染色体上定位的 7 个抗性基因中,4 个基因以 *Pib* 位点为中心组成了一个抗病基因簇。Miyamoto 等<sup>[69]</sup>利用 RFLP 标记,在品种

BL1 中定位了 *Pib*。在 *Pib* 所在的区域, Tabien 等<sup>[52]</sup> 利用 RFLP 标记, 在品种 Teqing 中定位了 *Pitq5(t)*。由于 Teqing 持有 *Pib* 基因<sup>[45]</sup>, 并且其所用的菌株与鉴定 *Pitq5(t)* 时所用的菌株相同, 因此, *Pitq5(t)* 和 *Pib* 可能是同一个基因。Zhou 等<sup>[70]</sup> 从 Guangchangzhan 中利用 SSR 标记定位了 *Pig* 基因; Sallaund 等<sup>[60]</sup> 利用 RFLP 和 RGA 标记, 在品种 IR64 中定位了位于 *Pib* 附近的 *Pi25(t)*。在第 11 染色体的长臂上, 部分抗性基因 *Pi34* 被定位到约 54 kb 的区域, 该基因与 SSR 标记 RM2596 共分离<sup>[71]</sup>; 另一个部分抗性基因 *Pb1* 与 RM2596 附近的 RFLP 标记 S723 紧密连锁<sup>[72]</sup>; 主效抗性基因 *Pi38* 定位于 2 个 SSR 标记 RM21 与 RM206 之间, 该区域覆盖了 *Pi34* 和 *Pb1* 基因所在的区域<sup>[73]</sup>, 表明该基因与这 2 个部分抗性基因紧密连锁或等位。在第 8 染色体上, *PiGD-1*<sup>[63]</sup>、*Pi11*<sup>[74]</sup> 和 *Pi29*<sup>[60]</sup> 在着丝粒附近组成了一个紧密连锁的基因簇。在第 9 染色体上, 定位了 4 个抗性基因。Jeon 等<sup>[75]</sup> 利用 RFLP 标记, 对品种 Moroberekan 中的 *Pi5(t)* 基因进行了精细定位, 并发现 *Pi5(t)* 基因与 *Pi3(t)* 基因可能是同一个基因<sup>[50,75]</sup>。Pan 等<sup>[76]</sup> 利用 RAPD 标记和 STS 标记, 在品种 GA25 中定位了 *Pi15*; Lin 等<sup>[77]</sup> 利用 CAPS 标记进一步将该基因进行了精细定位。与 *Pii* 基因连锁的 *Pi15* 基因<sup>[76]</sup> 所在的区域与 *Pi5* 基因所在的区域在物理位置上出现部分达载, 表明这 2 个基因连锁非常紧密<sup>[75,77]</sup>。

综上所述, 尽管已经鉴定及定位了 84 个稻瘟病抗性基因, 但是, 由于大量的基因只是被粗略地定位于特定的基因簇内, 而且使用的作图群体和鉴定菌株不同, 加之基因的成簇分布增加了基因间等位性测定的难度, 因此, 基因之间的等位性关系以及抗谱差异尚不明确, 由此很难判断基因之间的异同。一个合理的判断是, 实际鉴定到的基因数量可能并没有命名的那么多。实际上, 在进行基因间的等位性测定时, 由于连锁非常紧密, 基因间极低的重组率可能使得不同的抗性基因被误判为等位基因。因此, 经典遗传学上定义的等位基因可能代表了 2 个在分子水平上连锁非常紧密的基因<sup>[78]</sup>。例如, 前面所述的拟南芥的 *RPP1* 位点由 3 个紧密连锁的基因组成<sup>[31]</sup>; 在水稻的第 6 染色体上, *Pi9* 位点的基因簇也有类似的情况(下述)<sup>[79]</sup>。因此, 通过基因的精细作图、克隆以及基因间抗谱的测定将有助于进一步澄清基因簇内各个基因之间的关系。

### 3 已克隆的稻瘟病抗性基因

迄今, 通过图位克隆法已从水稻中成功地分离、克隆了 9 个稻瘟病抗性基因, 即 *Pib*、*Pita*、*Pi2*、*Pi9*、*Piz-t*、*Pid2*、*pi21*、*Pi36* 和 *Pi37*<sup>[43-44,80-85]</sup>。*Pib* 是第一个被克隆的稻瘟病抗性基因, 该基因的表达模式受温度、光照等环境条件的改变以及水杨酸、茉莉酸、乙烯等化学物质的处理所调节, 而不受稻瘟病菌的接种所诱导<sup>[80,86]</sup>。从基因所编码的蛋白结构来看, *Pib* 与 *Pita*、*Pi2*、*Pi9*、*Piz-t*、*Pi36* 和 *Pi37* 等 7 个基因均编码具有核苷酸结合位点(nucleotide-binding site, NBS)-富含亮氨酸重复(leucine-rich repeats, LRR)保守结构域的蛋白, 而 *Pid2* 基因编码 B-Lectin-激酶(B-Lectin-PK), 定位于细胞质膜上, 是一类新的蛋白<sup>[82]</sup>。在这些基因中, 单个氨基酸的突变造成了抗病基因 *Pita*、*Pi36* 以及 *Pid2* 的抗性功能丧失<sup>[81-82,84]</sup>。通过酵母双杂交及体外结合实验证明, 抗性蛋白 *Pita* 与稻瘟病菌的无毒蛋白 *Avr-Pita* 直接发生互作。进一步在水稻中瞬时表达无毒基因 *Avr-Pita* 时, 产生了依赖于 *Pita* 基因的抗性应答。这些结果首次揭示出真菌病害中寄主抗性基因与相对应的无毒基因在寄主体内直接发生互作的分子机制<sup>[11]</sup>。位于第 6 染色体短臂亚着丝粒区域的 *Pi2*、*Pi9* 和 *Piz-t* 构成了一个复合的抗性基因座, 8 个氨基酸的差异造成了等位基因 *Pi2* 与 *Piz-t* 抗性专化性的差异<sup>[43-44]</sup>。水稻品种间单元型比较分析表明, 在该位点上, 单元型间旁系同源基因(paralogs)的序列歧化显著, 而直系同源基因(orthologs)间在序列及基因大小上具有极高的相似性, 表明在演化过程中直系同源基因的关系被很好地保留了下来, 这可能有利的在演化过程中维持抗性基因的稳定性<sup>[79]</sup>。从单元型间比较分析看, 在分子水平上 *Piz-t* 和 *Pi2* 具有直系同源基因关系, 它们应是真正的等位基因, 而 *Pi9* 与它们则属于旁系同源基因, 是与 *Piz-t* 和 *Pi2* 连锁非常紧密的基因<sup>[79]</sup>。*Pi37* 基因位于第 1 条染色体上由 4 个 NBS-LRR 基因构成的基因簇内, 功能性的 *Pi37-3* 与非功能的旁系同源基因 *Pi37-4* 具有高度的同源性(99.8%), 位于 NBS 域的 2 个氨基酸的替换造成了 *Pi37* 基因抗性功能的丧失<sup>[85]</sup>。

此外, 隐性的部分抗性基因 *pi21* 编码一类全新的蛋白, 在该蛋白的 N 端具有重金属结合域(heavy metal associated domain), C 端具有富含脯氨酸域(proline-rich region)。推测 *pi21* 基因与其它的小种专化抗性基因在抗病信号传导途径上不同, 该基因可

能参与了寄主的基础抗性<sup>[83]</sup>。

## 4 NBS-LRR 基因在水稻基因组上的分布

自 1992 年从玉米中成功地分离到第一个抗玉米圆斑病的抗性基因 *Hm1* 以来, 迄今, 已从拟南芥、玉米、水稻、番茄等植物中成功地克隆了 70 多个抗真菌、细菌、病毒、线虫等的抗性基因<sup>[87]</sup>。依据这些基因所编码的蛋白结构, 至少可以将这些基因分为 5 种不同的类型<sup>[88-89]</sup>。其中, 编码 NBS-LRR 结构的基因是其中最多的一类, 约占已克隆基因的 70%<sup>[87]</sup>。进一步地, 根据其蛋白 N 端是否具有与果蝇的 Toll 或哺乳动物的白细胞介素-1 受体 (Toll/interleukin-I receptor domain, TIR) 具有同源性, 可将 NBS-LRR 蛋白分为 2 个亚类, 即 TIR-NBS-LRR 和 non-TIR-NBS-LRR 类<sup>[89-91]</sup>。在 non-TIR-NBS-LRR 类蛋白的 N 端虽不含有 TIR 结构域, 但却常常由一个卷曲超螺旋结构域 (coiled-coil domain, CC domain) 取代 TIR, 构成所谓的 CC-NBS-LRR 蛋白; 有时又将其称为亮氨酸拉链结构域 (leucine zipper, LZ)<sup>[88, 91]</sup>。迄今, NBS-LRR 类基因仅发现其在植物的抗病方面具有功能。在拟南芥基因组中, 共鉴定到 149 个编码 NBS-LRR 的基因, 其中 94 个属于 TIR-NBS-LRR 基因, 55 个属于 CC-NBS-LRR 基因。在这些基因中, 40 个以单基因座 (singleton) 的形式存在, 其余的 109 个基因组成了 43 个基因簇, 分布于拟南芥染色体的不同区域上<sup>[91]</sup>。

水稻基因组测序的完成, 使得人们能够从全基因组的角度来进一步开展 NBS-LRR 类抗性基因在水稻基因组中的构成及演化等方面的研究。根据已测序的日本晴 (粳稻品种) 及 93-11 (籼稻品种) 的基因组序列, 几个研究组采用生物信息学的方法对水稻基因组中 NBS-LRR 基因的组成及演化进行了分析研究<sup>[92-96]</sup>。这些研究表明, 在水稻基因组中, 大约含有 500 个编码 NBS-LRR 的基因, 与拟南芥中编码的基因相比, 水稻所含的 NBS-LRR 基因数远远多于拟南芥。而且, 在水稻中未发现编码 TIR-NBS-LRR 的基因。Monosi 等<sup>[94]</sup>通过全基因组分析, 在日本晴中共鉴定到 493 个 NBS-LRR 基因, 其中 101 个为假基因。通过检索全长 cDNA 文库, 共鉴定到 130 条编码典型 NBS-LRR 基因的序列, 而其中 20% 的 cDNA 序列编码假基因, 这表明在水稻中大部分的 NBS-LRR 基因 (包括假基因) 被转录。Yang 等<sup>[95-96]</sup>比较分析了日本

晴和 93-11 品种中 NBS-LRR 基因的构成, 在这 2 个品种中分别鉴定到 464 和 483 个基因, 其中在日本晴中包含 216 个单基因家族及 93 个多基因家族 (含有 248 个基因), 在 93-11 中包含 231 个单基因家族及 96 个多基因家族 (含有 252 个基因)。并在这 2 个基因组中鉴定到 105 个存在/缺失 (present/absent, PA) 的基因, 即在一个品种中存在, 而在另一品种中缺失的类型。其中, 日本晴含有 43 个, 93-11 含有 62 个。季军等<sup>[97]</sup>对日本晴的基因组作了进一步的分析, 发现在日本晴中包含 457 个完整的 NBS-LRR 基因, 其中 CC-NBS-LRR 的基因有 141 个, NBS-LRR (没有明显的 TIR 或 CC 结构) 的基因有 326 个。在这些基因中, 134 个以单基因座的形式存在, 而其余的 323 个基因则形成 92 个基因簇分布于水稻的不同染色体区域。

Monosi 等<sup>[94]</sup>将基因组中编码 NBS-LRR 的基因与已鉴定的稻瘟病及白叶枯病抗性基因整合到一张遗传连锁图谱上, 结果发现, 绝大部分的抗性基因与基因组的 NBS-LRR 基因共处相同或相似的遗传位置。由此说明这些 NBS-LRR 基因可能是部分已定位在该区域的抗性基因的候选基因。以日本晴的序列作为参考序列, 采用基于 PCR 技术的抗病同源基因克隆方法或电子图位克隆法 (map-based cloning *in silico*) 成功地克隆了 *Pid2*、*Pi36* 和 *Pi37* 基因<sup>[82, 84-85]</sup>。这进一步证实了上述的推论。

## 5 水稻基因组测序对抗病基因克隆的影响

基因的分离、克隆可通过 2 种不同的克隆策略来实现, 即反向遗传学 (reverse genetics) 途径和正向遗传学 (forward genetics) 途径<sup>[98]</sup>。在反向遗传学研究中, 基因所影响的表型并不清楚, 但可通过遗传转化来研究该基因的功能以及所引起的可能的表型变异。另一方面, 转座子标签 (transposon-tagging) 或 RNA 干涉 (RNA interference, RNAi)<sup>[99]</sup>等可引起表型的变异, 从而可确定基因的功能。早期研究的几个抗病基因就是通过转座子标签技术克隆的, 如玉米的 *Hm1*<sup>[100]</sup>、亚麻的抗锈病的 L6 及 M 基因<sup>[30, 101]</sup>。在正向遗传学研究中, 首先利用大量的分子标记对控制特定表型或突变体表型的基因进行遗传作图, 该连锁图谱的构建将用于后面的基因分离克隆。利用正向遗传学途径分离、克隆基因也就是所谓的图位克隆 (map-based cloning)<sup>[102-103]</sup>。目前已克隆的抗性基因



中, 大多数的基因便是采用该策略获得的。

在水稻中, 大量的稻瘟病抗性基因被定位之后, 世界上许多实验室正采用正向遗传学的途径致力于这些基因的精细定位及其分离克隆等方面的研究。采用传统的图位克隆方法, 已从水稻中分离、克隆了 *Pib*、*Pita*、*Pi2*、*Pi9* 和 *Piz-t* 等 5 个稻瘟病抗性基因<sup>[43-44,80-81]</sup>。随着水稻基因组序列测定的完成, 分子标记技术以及生物信息学研究的发展, 为稻瘟病抗性基因的定位与克隆开辟了新的途径<sup>[12-13,24]</sup>。IRGSP 所释放的日本晴基因组序列如同一张固定的物理图谱骨架 (<http://rgp.dna.affrc.go.jp>), 不仅为在特定的基因组区域有效地开发分子标记进行目标基因的精细定位提供了保障, 而且还为精细定位后对目标区域所含的候选基因的预测提供了可能。以日本晴及 93-11 的基因组序列作为参考序列, 快速地完成目标基因的精细定位、电子物理作图及候选基因的预测, 并采用基于 PCR 技术的电子图位克隆法正逐步地替代通过构建抗性供体亲本的基因组大片段插入 BAC (bacterial artificial chromosome) 或 TAC (transformation-competent artificial chromosome) 文库, 然后通过染色体步移实现基因的精细定位、测序确定候选基因, 并最终通过遗传互补实验完成基因的分离克隆的传统的图位克隆法<sup>[43-44,80-85]</sup>。采用此方法, 已成功从水稻中克隆了 *Pi36*、*Pi37* 和 *Pid2* 等 3 个稻瘟病抗性基因<sup>[82,84-85]</sup>。

然而, 在利用参考序列进行电子图位克隆的同时, 我们也应当注意到, 某些基因, 特别是对于快速演化的抗病基因来说, 在其它品种中可能缺乏其等位基因<sup>[104]</sup>, 例如, 已克隆的小麦抗锈病基因 *Lr10* 在许多小麦品种中就缺乏该基因的等位基因<sup>[105]</sup>, 拟南芥的 *RPM1* 基因也是一个典型的 PA 基因<sup>[106]</sup>。NBS-LRR 基因在日本晴及 93-11 品种中的组成及分布也进一步揭示出 PA 基因的大量存在<sup>[96,107]</sup>。因此, 对于在测序品种中无等位基因的目标基因, 若采用以日本晴或 93-11 的序列作为参考序列、利用基于 PCR 技术的电子图位克隆法将最终无法分离到靶标基因。在这种情况下, 也许采用传统的图位克隆法来完成目标抗性基因的克隆是最可行的办法。

## 6 结论与展望

分子生物学的发展, 极大地推进了稻瘟病抗性遗传研究的进程, 而大量定位的稻瘟病抗性基因为采用 MAS 技术开展抗性育种奠定了基础。水稻基因组测序的完成, 进一步加快了抗病基因的定位、克隆及其演

化机制的研究<sup>[79,94-96,107-108]</sup>。在不久的将来, 会有更多已经完成精细定位的稻瘟病抗性基因被分离、克隆<sup>[41,46,62,73,109]</sup>。越来越多的稻瘟病抗性基因与无毒基因的克隆将有助于揭开抗病信号传导途径, 以及水稻-稻瘟病菌协同进化的分子机制, 为开发新的防治策略提供理论依据<sup>[110-111]</sup>。

另一方面, 随着稻瘟病抗病性遗传研究的深入, 不仅是主效抗性的研究, 部分抗性的研究也越来越成为关注的热点。自 Wang 等<sup>[22]</sup>采用 RFLP 标记在持久抗瘟品种非洲陆稻品种 Moroberekan 中定位了 10 个控制部分抗性的 QTL 位点以来, 已经利用分子标记定位了大量的 QTL 位点<sup>[66,73,112-115]</sup>。然而, 目前对主效抗性基因与部分抗性基因之间是否共享同样的基因结构及信号传导途径等诸多问题还不清楚。已克隆的隐性部分抗性基因 *pi21* 的研究表明, 该基因具有与已克隆的抗性基因完全不同的基因结构<sup>[83]</sup>; 精细定位的部分抗性基因 *Pi34* 的候选基因预测也未发现具有与已知抗性基因结构的候选基因存在, 表明该基因也是一个具有全新结构的基因<sup>[71]</sup>。此外, Li 等<sup>[116]</sup>研究白叶枯病主效抗性基因 *Xa4* 时发现, 失效的 *Xa4* 基因充当隐性的 QTL 位点, 提供对毒性菌株的部分抗性, 表明在有些情况下主效抗性基因和 QTL 位点可能是同一个基因。*Xa21D* 属于抗白叶枯病基因 *Xa21* 家族的一个成员, 仅具有 LRR 结构域的 *Xa21D* 基因与 *Xa21* 具有相同的抗谱, 但仅表现为部分抗性; 功能及演化分析表明, 与主效抗性基因类似的部分抗性基因 *Xa21D* 的 LRR 结构域同样地决定着病原菌小种的专化抗性<sup>[117]</sup>。同样地, 在拟南芥抗霜霉病 (*Peronospora parasitica*) 的 *RPP1* 复合抗性基因座上, 具有 TIR-NBS-LRR 结构的 *RPP1-WSB* 基因对特定的病菌小种仅表现出部分抗性<sup>[31]</sup>, 表明一些部分抗性基因可能与主效抗性基因共享相同的基因结构。Talukder 等<sup>[113]</sup>通过对不同菌株的测定试验表明, 绝大部分的 QTL 位点是小种专化性的, 此结果进一步支持了部分抗性基因提供的抗性是失效的主效抗性基因的残余效应的观点<sup>[116]</sup>。虽然已克隆的部分抗性基因 *pi21* 具有全新的基因结构, 并推测可能参与了寄主的基础抗性<sup>[83]</sup>, 但是, 是否部分抗性基因与主效抗性基因在基因的结构以及抗病信号传导途径等方面均存在本质上的差异, 这些问题还有待于开展更广泛的遗传研究及克隆更多的基因来加以阐述。

## References

- [1] Couch B C, Hohn L M. A multilocus gene genealogy concordant with

- host preference indicates segregation of a new species, *Magnaporthe oryzae*, from *M. grisea*. *Mycologia*, 2002, 94: 683-693.
- [2] Ou S H. *Rice Diseases* (2nd ed). Commonwealth Mycological Institute, Kew, 1985: 109-201.
- [3] Zeigler R S, Tohme J, Nelson J, Levy M, Correa F. Linking blast population analysis to resistance breeding: A proposed strategy for durable resistance. In Zeigler RS, Leong SA, Teng PS (eds) *Rice Blast Disease*. CAB International and IRRI, Wallingford, United Kindom, 1994: 16-26.
- [4] Baker B, Zambryski P, Staskawicz B, Dinesh-Kumar S P. Signaling in plant-microbe interactions. *Science*, 1997, 276: 726-733.
- [5] Shen M G, Lin J Y. The economic impact of rice blast disease in China. In: Zeigler R S, Leong S A, Teng P S. *Rice Blast Disease*. England, UK, CAB international, 1994: 321-331.
- [6] Fomba S N, Taylor D R. Rice blast in West Africa: its nature and control. In: Zeigler R S, Leong S A, Teng P S. *Rice Blast Disease*. CAB International and IRRI, Wallingford, UK, 1994: 343-355.
- [7] Hittalmani S, Parco A, Mew T V, Zeigler R S, Huang N. Fine mapping and DNA marker-assisted pyramiding of the three major genes for blast resistance in rice. *Theoretical and Applied Genetics*, 2000, 100: 1121-1128.
- [8] Flor H H. Current status of the gene-for-gene concept. *Annual Review of Phytopathology*, 1971, 9: 275-296.
- [9] Valent B, Chumley F G. Molecular genetics of the rice blast fungus, *Magnaporthe grisea*. *Annual Review of Phytopathology*, 1991, 29: 443-467.
- [10] Silué D, Nottoghem J L, Tharreau D. Evidence of a gene-for-gene relationship in the *Oryza sativa*-*Magnaporthe grisea* pathosystem. *Phytopathology*, 1992, 82: 577-580.
- [11] Jia Y, McAdams S A, Bryan G T, Hershey H P, Valent B. Direct interaction of resistance gene and avirulence gene products confers rice blast resistance. *The EMBO Journal*, 2000, 19: 4004-4014.
- [12] International Rice Genome Sequencing Project (IRGSP). The map-based sequence of the rice genome. *Nature*, 2005, 436: 793-800.
- [13] Yu J, Hu S, Wang J, Wong GK, Li S, Liu B, Deng Y, Dai L, Zhou Y, Zhang X, Cao M, Liu J, Sun J, Tang J, Chen Y, Huang X, Lin W, Ye C, Tong W, Cong L, Geng J, Han Y, Li L, Li W, Hu G, Huang X, Li W, Li J, Liu Z, Li L, Liu J, Qi Q, Liu J, Li L, Li T, Wang X, Lu H, Wu T, Zhu M, Ni P, Han H, Dong W, Ren X, Feng X, Cui P, Li X, Wang H, Xu X, Zhai W, Xu Z, Zhang J, He S, Zhang J, Xu J, Zhang K, Zheng X, Dong J, Zeng W, Tao L, Ye J, Tan J, Ren X, Chen X, He J, Liu D, Tian W, Tian C, Xia H, Bao Q, Li G, Gao H, Cao T, Wang J, Zhao W, Li P, Chen W, Wang X, Zhang Y, Hu J, Wang J, Liu S, Yang J, Zhang G, Xiong Y, Li Z, Mao L, Zhou C, Zhu Z, Chen R, Hao B, Zheng W, Chen S, Guo W, Li G, Liu S, Tao M, Wang J, Zhu L, Yuan L, Yang H. A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. ssp. *indica*). *Science*, 2002, 296: 79-92.
- [14] Dean R A, Talbot N J, Ebbole D J, Farman M L, Mitchell T K, Orbach M J, Thon M, Kulkarni R, Xu J R, Pan H, Read N K, Lee Y H, Carbone I, Brown D, Oh Y Y, Donofrio N, Jeong J S, Soanes D M, Djonovic S, Kolomiets E, Rehmeier C, Li W, Harding M, Kim S, Lebrun M H, Bohnert H, Coughlan S, Butler J, Calvo S, Ma L J, Nicol R, Purcell S, Nusbaum C, Galagan J E, Birren B W. The genome sequence of the rice blast fungus *Magnaporthe grisea*. *Nature*, 2005, 434: 980-86.
- [15] Ebbole D J. *Magnaporthe* as a model for understanding host-pathogen interactions. *Annual Review of Phytopathology*, 2007, 45: 437-456.
- [16] Xu Y B, McCouch S R, Zhang Q F. How can we use genomics to improve cereals with rice as a reference genome? *Plant Molecular Biology*, 2005, 59: 7-26.
- [17] Valent B. Rice blast as a model system for plant pathology. *Phytopathology*, 1990, 80: 33-36.
- [18] De Wit P J G M. Molecular characterization of gene for gene systems in plant-fungus interactions and the application of avirulence genes in control of plant pathogens. *Annual Review of Phytopathology*, 1992, 30: 391-418.
- [19] Sweigard J A, Carroll A M, Kang S, Farrall L, Chumley F G, Valent B. Identification, cloning, and characterization of *PWL2*, a gene for host species specificity in the rice blast fungus. *The Plant Cell*, 1995, 7: 1221-1233.
- [20] Ezuka A. Field resistance of rice varieties to rice blast disease. *Review of Plant Protection Research*, 1972, 5: 1-21.
- [21] Bonman J M, Mackill D J. Durable resistance to rice blast disease. *Oryza*, 1988, 25: 103-110.
- [22] Wang G L, Mackill D J, Bonman M, McCouch S R, Champoux M C, Nelson R J. RFLP mapping of genes conferring complete and partial resistance to blast in a durably resistant rice cultivar. *Genetics*, 1994, 136: 1421-1434.
- [23] Ou S H. Pathogen variability and host resistance in rice blast disease. *Annual Review of Phytopathology*, 1980, 18: 167-187.
- [24] Kiyosawa S. Breakdown of blast resistance in rice in relation to general strategies of resistance gene deployment to prolong effectiveness of disease resistance in plants. In: Leonard K J, Fry W E. *Plant Disease Epidemiology*. McGraw-Hill, New York, 1989: 251-283.
- [25] Sasaki R. Existence of strains in rice blast fungus. *Japanese Journal*

- of *Plant Protection*, 1922, 9: 631-644.
- [26] Yamasaki Y, Kiyosawa S. Studies on inheritance of resistance of rice varieties to blast, 1. Inheritance of resistance of Japanese varieties to several strains of the fungus. *Bulletin of the National Institute of Agricultural Science*, 1966, 14: 39-69.
- [27] Harushima Y, Yano M, Shomura A, Sato M, Shimano T, Kuboki Y, Yamamoto T, Lin S Y, Antonio B A, parco A, Kajiya H, Huang N, Yamamoto K, Nagamura Y, Kurata N, Khush G S, Sasaki T. A high-density rice genetic linkage map with 2275 markers using a single F<sub>2</sub> population. *Genetics*, 1998, 148: 479-494.
- [28] Chen M, Presting G, Barbazuk W B, Goicoechea J L, Blackmon B, Fang G, kim H, Frisch D, Yu Y, Sun S, Higingbottom S, Phimphilai J, Phimphilai D, Thurmond S, Gaudette B, Li P, Liu J, Hatfield J, Main D, Farrar K, Henderson C, Barnett L, Costa R, Williams B, Walser S, Atkins M, Hall C, Budiman M A, Tomkins J P, Luo M, Bancroft I, Salse J, Regad F, Mohapatra T, Singh N K, Tyagi A K, Soderlund C, Dean R A, Wing R A. An integrated physical and genetic map of the rice genome. *The Plant Cell*, 2002, 14: 537-545.
- [29] Ellis J G, Lawrence G J, Dodds P N. Further analysis of gene-for-gene disease resistance specificity in flax. *Molecular Plant Pathology*, 2007, 8: 103-109.
- [30] Anderson P A, Lawrence G J, Morrish B C, Ayliffe M A, Finnegan E J, Ellis J G. Inactivation of the flax rust resistance gene *M* associated with loss of a repeated unit within the leucine-rice repeat coding region. *The Plant Cell*, 1997, 9: 641-651.
- [31] Botella M A, Parker J E, Frost L N, Bittner-Eddy P D, Beynon J L, Daniels M J, Holub E B, Jones J D G. Three genes of the *Arabidopsis RPP1* complex resistance locus recognize distinct *Peronospora parasitica* avirulence determinants. *The Plant Cell*, 1998, 10: 1847-1860.
- [32] Islam M R, Shepherd K W. Present status of genetics of rust resistance in flax. *Euphytica*, 1991, 55: 255-267.
- [33] Ellis J G, Lawrence G J, Finnegan E J, Anderson P A. Contrasting complexity of two rust resistance loci in flax. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 1995, 92: 4185-4188.
- [34] Yang Z, Sun X, Wang S, Zhang Q. Genetic and physical mapping of a new gene for bacterial blight resistance in rice. *Theoretical and Applied Genetics*, 2003, 106: 1467-1472.
- [35] Liu G, Lu G, Zeng L, Wang G L. Two broad-spectrum blast resistance genes *Pi9(t)* and *Pi2(t)*, are physically linked on rice chromosome 6. *Molecular Genetics and Genomics*, 2002, 267: 472-480.
- [36] Ahn S N, Kim Y K, Hong H C, Han S S, Kwon S J, Choi H C, Moon H P, McCouch S R. Molecular mapping of a new gene for resistance to rice blast (*Pyricularia grisea* Sacc.). *Euphytica*, 2000, 116: 17-22.
- [37] Zhuang J Y, Ma W B, Wu J L, Chai R Y, Lu J, Fan Y Y, Jin M Z, Leung H, Zheng K L. Mapping of leaf and neck blast resistance genes with resistance gene analog, RAPD and RFLP in rice. *Euphytica*, 2002, 128: 363-370.
- [38] Wu J L, Fan Y Y, Li D B, Zheng K L, Leung H, Zhuang J Y. Genetic control of rice blast resistance in the durably resistant cultivar Gumei 2 against multiple isolates. *Theoretical and Applied Genetics*, 2005, 111: 50-56.
- [39] Jeung J U, Kim B R, Cho Y C, Han S S, Moon H P, Lee Y T, Jena K K. A novel gene, *Pi40(t)*, linked to the DNA markers derived from NBS-LRR motifs confers broad spectrum of blast resistance in rice. *Theoretical and Applied Genetics*, 2007, 115: 1163-1177.
- [40] Zhu X, Chen S, Yang J, Zhou S, Wang L, Zheng L, Pan Q. A new member of the blast resistance gene family *Pi2/Pi9* was identified in the *indica* rice cultivar 28-zhan. The 4<sup>th</sup> International Rice Blast Conference, Abstract, Oct. 9-14, Changsha, Hunan, China. 2007: 124.
- [41] Deng Y, Zhu X, Shen Y, He Z. Genetic characterization and fine mapping of the blast resistance locus *Pigm(t)* tightly linked to *Pi2* and *Pi9* in a broad-spectrum resistant Chinese variety. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 113: 705-713.
- [42] Hayashi K, Yoshida H, Ashikawa I. Development of PCR-based allele-specific and InDel marker sets for nine rice blast resistance genes. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 113: 251-260.
- [43] Qu S, Liu G, Zhou B, Bellizzi M, Zeng L, Dai L, Han B, Wang G L. The broad-spectrum blast resistance gene *Pi9* encodes a nucleotide-binding site-leucine-rich repeat protein and is a member of a multigene family in rice. *Genetics*, 2006, 172: 1901-1914.
- [44] Zhou B, Qu S, Liu G, Dolan M, Sakai H, Lu G, Bellizzi M, Wang G L. The eight amino-acid differences within three leucine-rich repeats between *Pi2* and *Piz-t* resistance proteins determine the resistance specificity to *Magnaporthe grisea*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2006, 19: 1216-1228.
- [45] Fjellstrom R, Conaway-Bormans C A, McClung A M, Marchetti M A, Shank A R, Park W D. Development of DNA markers suitable for marker assisted selection of three *Pi* genes conferring resistance to multiple *Pyricularia grisea* pathotypes. *Crop Science*, 2004, 44: 1790-1798.
- [46] Li L Y, Wang L, Jing J X, Li Z Q, Lin F, Huang L F, Pan Q H. The *Pik<sup>m</sup>* gene, conferring stable resistance to isolates of *Magnaporthe oryzae*, was finely mapped in a crossover-cold region on rice chromosome 11. *Molecular Breeding*, 2007, 20: 179-188.
- [47] Pan Q, Wang L, Tanisaka T, Ikehashi H. Allelism of rice blast

- resistance genes in two Chinese rice cultivars, and identification of two new resistance genes. *Plant Pathology*, 1998, 47: 165-170.
- [48] Inukai T, Nelson R J, Zeigler R S, Sarkarung S, Mackill D J, Bonman J M, Takamura I, Kinoshita T. Allelism of blast resistance genes in near-isogenic lines of rice. *Phytopathology*, 1994, 84: 1278-1283.
- [49] Yu Z H, Mackill D J, Bonman J M, McCouch S R, Guiderdoni E, Notteghem J L, Tanksley S D. Molecular mapping of genes for resistance to rice blast (*Pyricularia grisea* Sacc. ). *Theoretical and Applied Genetics*, 1996, 93: 859-863.
- [50] Inukai T, Zeigler R S, Sarkarung S, Dung M B, Kinoshita T, Nelson R J. Development of pre-isogenic lines for rice blast-resistance by marker-aided selection from a recombinant inbred population. *Theoretical and Applied Genetics*, 1996, 93: 560-567.
- [51] Chen D H, Vina M D, Inukai T, Mackill D J, Ronald P C, Nelson R J. Molecular mapping of the blast resistance gene, *Pi44(t)*, in a line derived from a durably resistant rice cultivar. *Theoretical and Applied Genetics*, 1999, 98: 1046-1053.
- [52] Tabien R E, Li Z, Paterson A H, Marchetti M A, Stansel J W, Pinson S R M. Mapping of four major rice blast resistance genes from 'Lemont' and 'Teqing' and evaluation of their combinatorial effect for field resistance. *Theoretical and Applied Genetics*, 2000, 101: 1215-1225.
- [53] Shinoda H, Toriyama K, Yunoki T, Ezuka A, Sakurai Y. Studies on the varietal resistance of rice to blast, 6. Linkage relationship of blast resistance genes. *Bulletin of the Chugoku Agricultural Experiment Station*, 1971, 20: 1-25.
- [54] Goto I. Genetic studies on resistance of rice plant to blast fungus (VII). Blast resistance genes of Kuroka. *Annals of Phytopathological Society of Japan*, 1988, 54: 460-465.
- [55] Rybka K, Miyamoto M, Ando I, Saito A, Kawasaki S. High resolution mapping of the *indica*-derived rice resistance genes II. *Pita*<sup>2</sup> and *Pita* and a consideration of their origin. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 1997, 10: 517-524.
- [56] Yu Z H, Mackill D J, Bonman J M, Tanksley S D. Tagging genes for blast resistance in rice via linkage to RFLP markers. *Theoretical and Applied Genetics*, 1991, 81: 471-476.
- [57] Zheng K L, Zhuang J Y, Lu J, Qian H R, Lin H X. Identification of DNA markers tightly linked to blast resistance genes in rice. In Khush G S. *Rice Genetics III*. IRRI, Manila, The Philippines, 1996: 565-569.
- [58] Naqvi N I, Chattoo B B. Molecular genetic analysis and sequence characterized amplified region-assisted selection of blast resistance in rice. In Khush G S. *Rice Genetics III*. IRRI, Manila, The Philippines, 1996: 570-576.
- [59] Imbe T, Oba S, Yanoria M J T, Tsunematsu H. A new gene for blast resistance in rice cultivar, IR24. *Rice Genetics Newsletter*, 1997, 14: 60.
- [60] Sallaud C, Lorieux M, Roumen E, Tharreau D, Berruyer R, Svestasrani P, Garsmeur O, Ghesquiere A, Notteghem J L. Identification of five new blast resistance genes in the highly blast-resistant rice variety IR64 using a QTL mapping strategy. *Theoretical and Applied Genetics*, 2003, 106: 794-803.
- [61] Hayashi N, Ando I, Imbe T. Identification of a new resistance gene to a Chinese blast fungus isolate in the Japanese rice cultivar Aichi Asahi. *Phytopathology*, 1998, 88: 822-827.
- [62] Liu X Q, Yang Q Z, Lin F, Hua L X, Wang C T, Wang L, Pan Q H. Identification and fine mapping of *Pi39*, a major gene conferring the broad-spectrum resistance to *Magnaporthe oryzae*. *Molecular Genetics and Genomics*, 2007, 278: 403-410.
- [63] Liu B, Zhang S H, Zhu X Y, Yang Q Y, Wu S Z, Mei M T, Mauleon R, Leach J, Mew T, Leung H. Candidate defense genes as predictors of quantitative blast resistance in rice. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2004, 17: 1146-1152.
- [64] Yang Q, Lin F, Wang L, Pan Q. Identification and mapping of *Pi41*, a major gene conferring resistance to rice blast in the *indica* reference cultivar 93-11. *Theoretical and Applied Genetics*, 2009, 118: 1027-1034.
- [65] Yang Q, Saito K, Yang P, Wang Q, Sunohara Y, Zheng F, Ye C, Li J, Kato A. Molecular mapping of a new blast resistance gene *Pi25(t)* possessed in a *japonica* rice cultivar, *Oryza sativa* L. cv. Yunxi 2. In: Proceedings of General Meeting Rice Blast in Kunming of China. 2001: 49-55.
- [66] Nguyen T T T, Koizumi S, La T N, Zenbayashi K S, Ashizawa T, yasuda N, Imazaki I, Miyasaka A. *Pi35(t)*, a new gene conferring partial resistance to leaf blast in the rice cultivar Hokkai 188. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 113: 697-704.
- [67] Chen S, Wang L, Que Z Q, Pan R, Pan Q. Genetic and physical mapping of *Pi37(t)*, a new gene conferring resistance to rice blast in the famous cultivar St. No. 1. *Theoretical and Applied Genetics*, 2005, 111: 1563-1570.
- [68] Araki E, Yanoria M J T, Ebron L A, Mercado-Escueta D, Takai T, Fukuta Y. Mapping of a rice blast resistance gene *Pish*. *Breeding Research* (Suppl. 2), 2003, 5: 333. (in Japanese)
- [69] Miyamoto M, Ando I, Rybka K, Kodama O, Kawasaki S. High resolution mapping of the *indica*-derived rice blast resistance genes. I. *Pi-b*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 1996, 9: 6-13.
- [70] Zhou J H, Wang J L, Xu J C, Lei C L, Ling Z Z. Identification and mapping of a rice blast resistance gene *Pi-g(t)* in the cultivar Guangchangzhan. *Plant Pathology*, 2004, 53: 191-196.

- [71] Zenbayashi-Sawata K, Fukuoka S, Katagiri S, Fujisawa M, Matsumoto T, Ashizawa T, Koizumi S. Genetic and physical mapping of the partial resistance gene, *Pi34*, to blast in rice. *Phytopathology*, 2007, 97: 598-602.
- [72] Fujii K, Hayano-Saito Y, Saito K, Sugiura N, Hayashi N, Tsuji T, Izawa T, Iwasaki M. Identification of a RFLP marker tightly linked to the panicle blast resistance gene *Pb1*, in rice. *Breeding Science*, 2000, 50: 183-188.
- [73] Gowda M, Roy-Barman S, Chattoo B B. Molecular mapping of a novel blast resistance gene *Pi38* in rice using SSLP and AFLP markers. *Plant Breeding*, 2006, 125: 596-599.
- [74] Zhu L H, Chen Y, Xu Y B, Xu J C, Cai H W, Ling Z H. Construction of a molecular map of rice and gene mapping using a double haploid population of a cross between *indica* and *japonica* varieties. *Rice Genetics Newsletter*, 1993, 10: 132.
- [75] Jeon J S, Chen D, Yi G H, Wang G L, Ronald P C. Genetic and physical mapping of *Pi5(t)*, a locus associated with broad-spectrum resistance to rice blast. *Molecular Genetics and Genomics*, 2003, 269: 280-289.
- [76] Pan Q H, Hu Z D, Takatoshi T, Wang L. Fine mapping of the blast resistance gene *Pi15*, linked to *Pii*, on rice chromosome 9. *Acta Botanica Sinica*, 2003, 45: 871-877.
- [77] Lin F, Liu Y, Wang L, Liu X, Pan Q. A high-resolution map of the rice blast resistance gene *Pi15* constructed by sequence-ready markers. *Plant Breeding*, 2007, 126: 287-290.
- [78] Srichumpa P, Brunner S, Keller B, Yahiaoui N. Allelic series of four powdery mildew resistance genes at the *Pm3* locus in hexaploid bread wheat. *Plant Physiology*, 2005, 139: 885-895.
- [79] Zhou B, Dolan M, Sakai H, Wang G L. The genomic dynamics and evolutionary mechanism of the *Pi2/9* locus in rice. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2007, 20: 63-71.
- [80] Wang Z X, Yano M, Yamanouchi U, Iwamoto M, Monna L, Hayasaka H, Katayose Y, Sasaki T. The *Pib* gene for rice blast resistance belongs to the nucleotide binding and leucine-rich repeat class of plant disease resistance genes. *The Plant Journal*, 1999, 19: 55-64.
- [81] Bryan G T, Wu K S, Farrall L, Jia Y L, Hershey H P, McAdams S A, Faulk K N, Donaldson G K, Tarchini R, Valent B. A single amino acid difference distinguishes resistant and susceptible alleles of the rice blast resistance gene *Pi-ta*. *The Plant Cell*, 2000, 12: 2033-2045.
- [82] Chen X W, Shang J J, Chen D X, Lei C L, Zou Y, Zhai W X, Liu G Z, Xu J C, Ling Z Z, Cao G, Ma B T, Wang Y P, Zhao X F, Li S G, Zhu L H. A B-lectin receptor kinase gene conferring rice blast resistance. *The Plant Journal*, 2006, 46: 794-804.
- [83] Fukuoka S, Saka N, Koga H, Shimizu T, Ebana K, Takahashi A, Hirochika H, Yano M, Okuno K. Molecular cloning and gene pyramiding of QTLs controlling field resistance to blast in rice. The 4<sup>th</sup> International Rice Blast Conference, Abstract, Oct. 9-14, Changsha, Hunan, China. 2007: 32.
- [84] Lin F, Chen S, Que Z, Wang L, Liu X, Pan Q. The blast resistance gene *Pi37* encodes a nucleotide binding site-leucine rich protein and is a member of a resistance gene cluster on rice chromosome 1. *Genetics*, 2007, 177: 1871-1880.
- [85] Liu X Q, Lin F, Wang L, Pan Q H. The *in silico* map-based cloning of *Pi36*, a rice CC-NBS-LRR gene which confers race-specific resistance to the blast fungus. *Genetics*, 2007, 176: 2541-2549.
- [86] Wang Z X, yamanouchi U, Katayose Y, Sasaki T, Yano M. Expression of the *Pib* rice-blast-resistance gene family is up-regulated by environmental conditions favouring infection and by chemical signals that trigger secondary plant defences. *Plant Molecular Biology*, 2001, 47: 653-661.
- [87] Liu J, Liu X, Dai L, Wang G. Recent progress in elucidating the structure, function and evolution of disease resistance genes in plants. *Journal of Genetics and Genomics*, 2007, 34: 765-776.
- [88] Hulbert S H, Webb C A, Smith S M, Sun Q. Resistance gene complexes: evolution and utilization. *Annual of Review Phytopathology*, 2001, 39: 285-312.
- [89] Martin G B, Bogdanove A J, Sessa G. Understanding the functions of plant disease resistance proteins. *Annual Review of Plant Biology*, 2003, 54: 23-61.
- [90] Pan Q, Liu Y S, Budai-Hadrian O, Sela M, Carmel-Goren L, Zamir D, Fluhr R. Comparative genetics of nucleotide binding site-leucine rich repeat resistance gene homologues in the genomes of two dicotyledons: tomato and *Arabidopsis*. *Genetics*, 2000, 155: 309-322.
- [91] Meyers B, Kozik A, Griego A, Kuang H, Michelmore R W. Genome-wide analysis of NBS-LRR-encoding genes in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 2003, 15: 809-834.
- [92] Bai J, Pennill L A, Ning J, Lee S W, Ramalingam J, Webb C A, Zhao B Y, Sun Q, Nelson J C, Leach J E, Hulbert S H. Diversity in nucleotide binding site-leucine-rich repeat genes in cereals. *Genome Research*, 2002, 12: 1871-1884.
- [93] Zhou T, Wang Y, Chen J Q, Araki H, Jing Z, Jiang K, Shen J, Tian D. Genome-wide identification of NBS genes in *japonica* rice reveals significant expansion of divergent non-TIR NBS-LRR genes. *Molecular Genetics and Genomics*, 2004, 271: 402-415.
- [94] Monosi B, Wisser R J, Pennill L, Hulbert S H. Full-genome analysis of resistance gene homologues in rice. *Theoretical and Applied*

- Genetics*, 2004, 109: 1434-1447.
- [95] Yang S, Feng Z, Zhang X, Jiang K, Jin X, Hang Y, Chen J Q, Tian D. Genome-wide investigation on the genetic variations of rice disease resistance genes. *Plant Molecular Biology*, 2006, 62: 181-193.
- [96] Yang S, Gu T T, Pan C, Feng Z, Ding J, Hang Y, Cheng J Q, Tian D. Genetic variation of NBS-LRR class resistance genes in rice lines. *Theoretical and Applied Genetics*, 2008, 116: 165-177.
- [97] 季 军, 杨四海, 田大成. 水稻基因组中抗病基因正选择方式及基因转换的研究. *中国农业科学*, 2007, 40: 1856-1863.
- Ji J, Yang S H, Tian D C. Patterns of positive selection and gene conversion in the complete disease resistance genes of rice. *Scientia Agricultura Sinica*, 2007, 40: 1856-1863. (in Chinese)
- [98] Takahashi J S, Pinto L H, Vitaterna M H. Forward and reverse genetic approaches to behavior in the mouse. *Science*, 1994, 264: 1724-1733.
- [99] Matzke M A, Matzke A J, Pruss G J, Vance V B. RNA-based silencing strategies in plants. *Current Opinion in Genetics and Development*, 2001, 11: 221-227.
- [100] Johal G S, Briggs S P. Reductase activity encoded by the *HMI* disease resistance gene in maize. *Science*, 1992, 258: 985-987.
- [101] Lawrence G J, Finnegan E J, Ayliffe M A, Ellis J G. The *L6* gene for flax rust resistance is related to the *Arabidopsis* bacterial resistance gene *RPS2* and the tobacco viral resistance gene *N*. *The Plant Cell*, 1995, 7: 1195-1206.
- [102] Coulson A, Sulston J, Brenner S, Karn J. Toward a physical map of the genome of the nematode *Caenorhabditis elegans*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 1986, 83: 7821-7825.
- [103] Peters J L, Cnudde F, Gerats T. Forward genetics and map-based cloning approaches. *Trends in Plant Science*, 2003, 8: 484-491.
- [104] Stein N, Graner A. Map-based gene isolation in cereal genomes. In *Cereal Genomics*. Edited by Gupta P K and Varshney R K, Kluwer Academic Publishers, 2004: 331-360.
- [105] Feuillet C, Travella S, Stein N, Albar L, Nublát A, Keller B. Map-based isolation of the leaf rust disease resistance gene *Lr10* from the hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) genome. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 2003, 100: 15253-15258.
- [106] Grant M R, Godiard L, Straube E, Ashfield T, Lewald J, Sattler A, Innes R W, Dangi J L. Structure of the *Arabidopsis* *RPM1* gene enabling dual specificity disease resistance. *Science*, 1995, 269: 843-846.
- [107] Ding J, Araki H, Wang Q, Zhang P, Yang S, Chen J Q, Tian D. Highly asymmetric rice genomes. *BMC Genomics*, 2007, 8: 154.
- [109] Sharma T R, Madhav M S, Singh B K, Shanker P, Jana T K, Dalal V, pandit A, Singh A, Gaikwad K, Upreti H C, Singh N K. High-resolution mapping, cloning and molecular characterization of the *Pi-k<sup>h</sup>* gene of rice, which confers resistance to *Magnaporthe grisea*. *Molecular Genetics and Genomics*, 2005, 274: 569-578.
- [110] Hammond-Kosack K E, Jones J D G. Plant disease resistance genes. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1997, 48: 575-607.
- [111] Friedman A R, Baker B J. The evolution of resistance genes in multi-protein plant resistance systems. *Current Opinion in Genetics and Development*, 2007, 17: 493-499.
- [112] Fukuoka S, Okuno K. QTL analysis and mapping of *pi21*, a recessive gene for field resistance to rice blast in Japanese upland rice. *Theoretical and Applied Genetics*, 2001, 103: 185-190.
- [113] Talukder Z I, Tharreau D, Price A H. Quantitative trait loci analysis suggests that partial resistance to rice blast is mostly determined by race-specific interactions. *New Phytologist*, 2004, 162: 197-209.
- [114] Xu J, Wang J, Ling Z, Zhu L. Analysis of rice blast resistance genes by QTL mapping. *Chinese Science Bulletin*, 2004, 49: 337-342.
- [115] Wisser R J, Sun Q, Hulbert S H, Kresovich S, Nelson R J. Identification and characterization of regions of the rice genome associated with broad-spectrum, quantitative disease resistance. *Genetics*, 2005, 169: 2277-2293.
- [116] Li Z K, Luo L J, Mei H W, Paterson A H, Zhao X H, Zhong D B, Wang Y P, Yu X Q, Zhu L, Tabien R, Stansel J W, Ying C S. A "defeated" rice resistance gene acts as a QTL against a virulent strain of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*. *Molecular Genetics and Genomics*, 1999, 261: 58-63.
- [117] Wang G L, Ruan D L, Song W Y, Sideris S, Chen L L, Pi L Y, Zhang S, Zhang Z, Fauquet C, Gaut B S, Whalen M C, Ronald P C. *Xa21D* encodes a receptor-like molecule with a leucine-rich repeat domain that determines race-specific recognition and is subject to adaptive evolution. *The Plant Cell*, 1998, 10: 765-779.
- [118] Campbell M A, Chen D, Ronald P C. Development of co-dominant amplified polymorphic sequence markers in rice that flank the *Magnaporthe grisea* resistance gene *Pi7(t)* in recombinant inbred line 29. *Phytopathology*, 2004, 94: 302-307.
- [119] Pan Q, Wang L, Ikehashi H, Tanisaka T. Identification of a new blast resistance gene in the *indica* rice cultivar Kasalath using Japanese differential cultivars and isozyme markers. *Phytopathology*, 1996, 86: 1071-1075.
- [120] Pan Q H, Wang L, Ikehashi H, Yamagata H, Tanisaka T. Identification of two new genes conferring resistance to rice blast in the Chinese native cultivar 'Maowangu'. *Plant Breeding*, 1998, 117: 27-31.
- [121] Pan Q H, Wang L, Tanisaka T. A new blast resistance gene identified

- in the Indian native rice cultivar Aus373 through allelism and linkage tests. *Plant Pathology*, 1999, 48: 288-293.
- [122] Rice Genetics Cooperative B. Report of the committee on gene symbolization, nomenclature and linkage groups. *Rice Genetics Newsletter*, 1996, 13: 12-26.
- [123] Ahn S N, Kim Y K, Hong H C, Han S S, Choi H C, Moon H P, McCouch S R. Molecular mapping of genes for resistance to Korean isolates of rice blast. In harmonizing agricultural productivity and conservation of biodiversity breeding and ecology. Proceed. 8<sup>th</sup> SABRAO Congress and Annual Meeting of Korean Breeding Society, 1997: 435-436.
- [124] Zhu M L, Wang L, Pan Q H. Identification and characterization of a new blast resistance gene located on rice chromosome 1 through linkage and differential analyses. *Phytopathology*, 2004, 94: 515-519.
- [125] Ballini E, Berruyer R, Morel J B, Lebrun M H, Notteghem J L, Tharreau D. Modern elite rice varieties of 'Green Revolution' have retained a large introgression from wild rice around the *Pi33* rice blast resistance locus. *New Phytologist*, 2007, 175: 340-350.
- [126] Liu X Q, Wang L, Chen S, Lin F, Pan Q H. Genetic and physical mapping of *Pi36(t)*, a novel rice blast resistance gene located on rice chromosome 8. *Molecular Genetics and Genomics*, 2005, 274: 394-401.
- [127] Cho Y C, Kwon S W, Jeong J U, Roh J H, Oh M K, Choi I B, Jeon J S, Choi I S, Jena K, Kim Y G, Kwak T S, Yang S J, Lee Y T. Analysis of resistance genes to blast in known Korean germplasm including weedy and land race rice. The 4<sup>th</sup> International Rice Blast Conference, Abstract, Oct. 9-14, Changsha, Hunan, China. 2007: 126.
- [128] Causse M A, Fulton T M, Cho Y G, Ahn S N, Chunwongse J, Wu K, Xiao J, Yu Z, Ronald P C, Harrington S E, Second G, McCouch S R, Tanksley S D. Saturated molecular map of the rice genome based on an interspecific backcross population. *Genetics*, 1994, 138: 1251-1274.
- [129] Chauhan R S, Farman M L, Zhang H B, Leong S A. Genetic and physical mapping of a new blast resistance locus, *Pi-CO39(t)*, that corresponds to the avirulence gene *AVRI-CO39* of *Magnaporthe grisea*. *Molecular Genetics and Genomics*, 2002, 267: 603-612.
- [130] Chen X W, Li S G, Xu J C, Zhai W X, Ling Z Z, Ma B T, Wang Y P, Wang W M, Cao G, Ma Y Q, Shang J J, Zhao X F, Zhou K D, Zhu L H. Identification of two blast resistance genes in a rice variety, Digu. *Journal of Phytopathology*, 2004, 152: 77-85.
- [108] The Rice Chromosomes 11 and 12 Sequencing Consortia. The sequence of rice chromosomes 11 and 12, rich in disease resistance genes and recent gene duplications. *BMC Biology*, 2005, 3: 20.
- [131] Pan Q, Wang L, Tanisaka T, Ikehashi H. Allelism of rice blast resistance genes in two Chinese rice cultivars, and identification of two new resistance genes. *Plant Pathology*, 1998, 47: 165-170.
- [132] Goto I, Ahmed A B. Genetic studies on resistance of rice plant to blast fungus. VI. Additive effect of blast resistance genes of Sensho under natural infection. *Bulletin of the Yamagata University. Agriculture Science*, 1984, 9: 273-283.
- [133] Kaji R, Ogawa T, Nishimura M. RFLP mapping of a blast resistance gene, *Pit*, in rice. *Breeding Science (Suppl. 1)*, 1997, 47: 37.

(责任编辑 毕京翠)