

水稻白叶枯病致病性基因研究进展

刘文平¹, 吴 宪¹, 郭东梅², 王继春¹

(1. 吉林省农业科学院 植物保护研究所/农业部东北作物有害生物综合治理重点实验室, 吉林公主岭 136100; 2. 吉林省农业技术推广总站, 吉林 长春 130021)

摘要:稻黄单胞菌水稻致病变种 [*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* (Xoo)] 可引起水稻白叶枯病, 是水稻病害中最严重的病害之一, 其与水稻互作是基因对基因的关系。Xoo 基因组测序的完成极大推动了对 Xoo 基因功能的研究。为此, 该文对近几年来 Xoo 致病性基因的鉴定情况进行统计, 并就致病性基因的突变菌株对水稻接种情况和菌株自身变化进行了归纳, 较为详细阐述了当前对 Xoo 无毒基因的鉴定研究状况, 为水稻抗白叶枯病育种以及研究致病基因和致病机制提供理论基础。

关键词:稻黄单胞菌水稻致病变种; 水稻白叶枯病; 致病性; 无毒基因

中图分类号: S435.11 **文献标识码:** A **文章编号:** 1002-2767(2014)06-0140-05

水稻白叶枯病是由稻黄单胞菌水稻致病变种 [*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* (Xoo)] 引起的细菌性病害, 是水稻生产上最重要的病害之一。在北方发生偏轻, 在我国华东、华南和华中水稻产区较多见, 严重危害水稻的生产^[1]。Xoo 与水稻的相互作用为典型的基因对基因 (gene-for-gene) 关系, 并且其全基因组序列测定的完成, 使得 Xoo 成为植物病原细菌基因表达和调控途径研究的模式之一。

几十年来, 通过各国学者不懈地努力, 目前已在 Xoo 的各个方面及其不同层次上有了深入而透彻的认识。Xoo 对水稻的致病过程是多种成分参与的复杂的生物化学和生理代谢过程, 它包括了细菌的致病基因、无毒基因的表达以及多种分泌系统功能发挥^[2-3]。因此, 研究 Xoo 致病基因以及影响致病性发生变化的基因, 对于全面解析水稻-Xoo 互作机制、选择以及培育抗病品种都具有重要的科学意义。该文对 Xoo 的致病基因、无毒基因以及直接影响 Xoo 致病性 III 分泌系统的基因研究进展进行综述。

1 Xoo 致病基因的研究概况

1.1 Xoo 致病基因鉴定

植物在生长过程中常常受到病原细菌的侵染, 在抵御病原菌侵染的同时形成一种重要的抗病机制: 过敏反应 (hypersensitive reaction, HR), 发生不亲和反应导致病原菌侵入点周围植物细胞快速死亡而获得抗性; 而感病植物则和侵染细菌发生亲和反应, 最终病原细菌建立寄生并侵染致病^[4]。近几年来, 已克隆鉴定 Xoo 一些基因突变体菌株在接种水稻致病性发生减弱或缺失, 并通过互补回复致病性 (见表 1)。

表 1 已鉴定 Xoo 突变致病性减弱或缺失的基因

Table 1 Identified decreased and defect pathogenicity genes of Xoo mutants

基因 Genes	致病性 Pathogenicity
<i>Prc</i> ^[5]	缺失
<i>pilQ</i> ^[6]	缺失
<i>XadM</i> ^[7]	缺失
<i>XopZ</i> ^[8]	不变
<i>colR/colS</i> ^[9]	减弱
<i>aroC</i> ^[10]	减弱
<i>eglXoB</i> ^[11]	减弱
<i>CbsA</i> 和 <i>LipA</i> ^[12]	缺失
<i>phxA</i> ^[13]	缺失
<i>RpfXoo</i> ^[14]	减弱
<i>yebN</i> ^[15]	减弱

收稿日期: 2014-02-14
基金项目: 公益性行业 (农业) 科研专项经费资助项目 (2013 03015); 国家自然科学基金 (面上) 资助项目 (31371907)
第一作者简介: 刘文平 (1979-), 男, 云南省昆明市人, 硕士, 助理研究员, 从事水稻病害研究。E-mail: liuwp2000@163.com。
通讯作者: 王继春 (1972-), 男, 博士, 副研究员, 从事水稻病害与防治研究。E-mail: wangjichun@cjaas.com。

续表 1
Continuing Table 1

基因 Genes	致病性 Pathogenicity
<i>rsmA</i> ^[16]	缺失
<i>xrvA</i> ^[17]	减弱
<i>flgRRxoo</i> ^[18]	减弱
<i>xopXoo</i> ^[19]	减弱
<i>xopR</i> ^[20]	减弱
<i>tatB</i> 和 <i>tatC</i> ^[21-22]	减弱
<i>rpfCxoo</i> ^[23]	减弱

注:表中基因上角标为参考文献编号。下同。
Note: The angle on the genes in the table mean number of reference. The same below.

1.2 基因突变对致病性的影响

Xoo 能够分泌一些次生代谢产物,如平板上培养的菌株黏稠状物质是 *Xoo* 产生的黄色素等物质。*Xoo* 的黏附素在水稻的附着、侵入、致病性方面发挥着重要的作用。*pilQ* 基因的突变体不影响附着和侵入,接种结果表明,该突变体缺失致病性。突变体的生长速度与野生型一样,但其生物膜形成和运动性受影响^[6]。*XadM* 的产物是 *Xoo* 黏附素,该基因与 Rhs 家族蛋白相似,但它的功能主要是起粘附作用、参与生物膜形成和对水稻的致病性,其突变体对水稻缺失致病性^[24]。*Xoo* 在不同水稻品种上的致病性存在一定差异,在实验室培养的生物学特性上也存在一定差异,如菌落色素产量、胞外多糖产量等。这些代谢产物在致病过程中也发挥着作用,胞外多糖产量下降会导致 *Xoo* 致病能力下降,胞外多糖被认为是阻塞维管束系统、减少水分运输、造成叶片萎黄的基本因素。然而这些基因的缺失导致致病性减弱或不致病,也导致其它代谢产物的变化,其在致病过程中影响致病性、胞外多糖合成等方面也需要进一步的研究。

Xoo 某些基因在与水稻互作中起致病的作用,它的缺失能够使菌株对水稻不致病或致病性减弱。*Xoo* 的一些基因出现缺失不仅仅影响 *Xoo* 对水稻的致病性,也会影响自身的生理生化,如生长受到限制、酶量以及对一些离子的敏感等方面。*rpf* 突变体接菌水稻,引起水稻病斑长度明显减小,同时也影响病菌在寄主组织中的繁殖和扩展能力^[25]。从中国 *Xoo* 菌株 13751 克隆的 *rsmA*

基因突变体对水稻缺失致病性,接种蓖麻不产生非寄主抗性。与野生型比较,突变体的信号因子产生变少,胞外多糖、淀粉酶和胞外葡聚糖酶量减少;胞内的糖分大量积累,细菌聚集在一起,编码 *AvrBs3*/*PthA* 家族成员的 *rpfB*、*xrvA*、*glgA*、*eglXoB* 和 *XOO0175* (α -淀粉酶) 基因表达下调^[16]。*Xoo* 的毒力与蛋白酶活性呈正相关,与淀粉酶活性呈负相关,强致病力菌株的胞外多糖生成量均高于弱菌株,洗去和添加胞外多糖对病菌侵染有显著影响,胞外多糖可增加病菌附着力。

某些基因的突变不仅仅对致病性影响,与致病性相关的一些代谢产物量降低,自身生存也受到影响。植物和动物通过对能引起伤害物质感知,从而引起免疫反应。这种免疫反应可被入侵病原体抑制,*Xoo* III 型分泌系统效应子 *XopN*、*XopQ*、*XopX* 和 *XopZ* 能够抑制水稻的免疫反应,相应的突变体接种水稻缺失致病性^[26]。*colR/colS* (*XOO1806*) 突变体对水稻致病性减弱,并且诱导水稻产生防御反应,这表明 *colR/colS* 的功能是抑制水稻的免疫反应^[9]。这些基因使致病性发生变化的主要原因可能是与水稻中的某些基因发生相互作用,抑制了水稻的免疫反应,从而使得水稻感病。2006 年, Jones 等提出植物天然免疫系统,强毒性的 *Xoo* 能突破 PTI,识别诱导 PTI。水稻抗白叶枯病基因可介导 PTI 反应,使用 PTI 抗性将有利于培育抗性相对持久的品种^[27]。

2 *Xoo* 无毒基因

2.1 无毒基因特征

植物病原细菌一般拥有两套基因来调控它们与植物之间的互作,除 *hrp* 基因之外,另外一种是无毒基因 (avirulence gene, *avr* gene), *avr* 基因与植物 HR 以及致病性紧密相关。植物病原菌的无毒基因产物由 type-III 分泌系统 (TTSS) 分泌,直接或间接与宿主相应抗病基因产物相互作用,激发宿主的抗病反应^[28]。

目前已有 40 多个 *avr* 基因被克隆,其中大部分来源于 *Pseudomonas* 和 *Xanthomonas*。除了 *avrRxx/yopJ* 和 *avrBs3* 两个基因家族,大多数无毒基因之间很少甚至不相同。*avrBs3* 基因家族所有成员均来自黄单胞菌属 (*Xanthomonas*), *avrBs3* 基因是从 *X. campestris* pv. *vesicatoria* 中克隆到的该家族的第一个成员^[29]。*avr/pth* 家族成员的共同特点是大小约 3 kb,具有几乎同样的 3' 和 5' 端,中部为 102 bp 长的一段重复序列,

其后有亮氨酸拉链结构(LZ),3个核定位信号(NLS)和羧基端的酸性转录激活区(A D)。avr/pth 家族基因的主要区别在于102 bp 核苷酸编码的34个氨基酸的重复数及第12和13位氨基酸构成的可变区的变化,认为这些决定了病菌的毒性或无毒专化性^[30]。

2.2 无毒基因研究

Xoo 毒性变异的遗传学基础主要与毒性小种中的avrBs3/pthA(avr/pth)家族基因数量和种类有关。不同菌株包含不同数目的avrBs3/PthA 基因家族成员,根据全基因组序列信息,KACC10331、MAFF311018和PXO99^A菌株分别包含15、17和19个avrBs3/PthA 基因家族成员。近年来,已克隆的Xoo 的无毒基因及其对应水稻的抗病基因见表2。

表2 已克隆Xoo 的无毒基因及对应水稻基因
Table 2 Cloned avirulence genes of Xoo
and corresponding genes of rice

基因 Genes	菌株 Strain	对应水稻基因 Corresponding gene
avrXa3 ^[31]	JXOIII	Xa3
avrxa5 ^[32]	JXIII	Xa5
avrXa7 ^[33]	PXO86	Os11N3
avrXa10 ^[34]	PXO86	Xa10
avrXa21 ^[35]	PXO99 ^A	Xa21
avrXa23 ^[36]	PXO99 ^A	Xa23
avrXa27 ^[37]	PXO99 ^A	Xa27
arp3 ^[38]	PXO339	
PthXol ^[39]	PXO99 ^A	Xa13
PthXo6 ^[40]	PXO99 ^A	OsTFX1
PthXo7 ^[41]	PXO99 ^A	OsTFIIA _{y1}
Tal1c ^[42]	BAI3	Os11N3

水稻中不含有与avr 对应的抗病基因,则Xoo 表现为毒性,能够对水稻产生致病性,在水稻上主要表现为水稻成株期病斑的长短、病菌的生长能力和苗期的水浸症状等方面。若存在相应的抗病基因,导致产生HR。PXO99^A属于菲律宾6号小种,该菌株不具有无毒基因avrXa7、avrXa10和avrXa5,在许多水稻品种上表现为亲和性互作,如在包含Xa11、Xa4、Xa10、xa5的水稻品种上表现为感病^[43]。avrXa3、avrXa5、avrXa10和avrXa27 分别与水稻抗病基因Xa3^[31]、xa5^[33]、Xa10^[33]和Xa27^[37] 识别,启动抗

病反应。问题是Xoo 中存在许多的avr 基因,在与水稻互作中发生致病性作用是某一个基因还是几个基因起作用不得而知。在利用近等基因系水稻品种可测定相对应avr 基因所起的无毒功能,但无法确定其它avr 基因功能。当Xoo 中缺失或添加某个avr 基因进行毒性强弱测定时,其在症状学上的变化很难辨别和定量。

一般认为,Avr 蛋白的NLSs 或AAD 突变可能会使Avr 蛋白结构发生改变,从而丧失其与R 蛋白的互作能力^[47]。将avrXa27 的NLSs 基序用非共有序列取代、将C-末端激活结构域截短、缺失NLSs 基序或者敲除C-末端激活结构域,都会使AvrXa27 失去对Xa27 的抗病激活作用^[43]。无毒基因的C末端保守区NLS 和AAD 域决定毒性功能,重复序列决定其毒性的专化性;分析重复序列的数目和功能,可以进一步了解水稻与Xoo 的互作机制及其多样性。并且重复区数目的改变可以产生新的特异性,但其与R 基因产物相互作用的机制还需要进一步的研究。

3 讨论

Xoo 是水稻上重要的原核病原生物,也是模式植物病原细菌。在寄主植物抗病性的选择压力下,植物病原细菌往往通过基因内重组,赋予某些致病性效应分子新的功能^[44]。Xoo 对水稻的致病性取决于许多因素,包括Xoo 的致病基因、无毒基因和胞外分泌物质等方面,致病性相关基因的功能往往很复杂,个别缺失突变体只是消弱致病性。这表明在致病性方面可能由多个基因的产物加强Xoo 的毒力,Xoo 一些基因的缺失,不仅仅影响致病性,也会导致菌株自身代谢的变化,如影响生长和运输等方面;这些基因在菌株中是否也起着调控的作用,参与菌株自身生长繁殖过程,致病性的基因又是如何相互作用的,Xoo 与水稻的信号识别和防御等复杂过程还知之甚少,研究Xoo 与水稻之间的互作对于互作模型的建立、加强对互作机制的认识有重要意义。

不同病害流行在很大程度上取决于病菌的增殖能力和致病力的分化状况或致病型(小种)的组成情况。Xoo 全基因组测序加快了水稻-病原细菌互作的功能基因组学及对其分子机理的研究进程,为了解其水稻靶标及其Xoo 致病功能奠定了基础。由于长期大规模的种植单一抗源的品种势必会引起病原菌群体遗传结构的变化,产生能感染现有抗源的新小种,导致品种抗性丧失。此外,

水稻生产的快速发展,品种调运的频繁亦使病菌变异加速。目前,有关品种抗性及其致病力分化的研究备受关注,随着更多白叶枯病基因的克隆,水稻白叶枯病抗性系统是最有希望突破的领域。因此,明确我国当前白叶枯病菌的毒性变化及其致病型的分布,可为水稻育种提供最佳组合选择和抗病基因布署策略。

参考文献:

- [1] Yang Z, Sun X, Wang S, et al. Genetic and physical mapping of a new gene for bacterial blight resistance in rice[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2003, 106(8): 1467-1472.
- [2] Sun Q H, Hu J, Huang G X, et al. Type-II secretion pathway structural gene *xpsE*, xylanase and cellulase secretion and virulence in *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*[J]. Plant Pathology, 2005, 54(1): 15-21.
- [3] Nino-Liu D O, Ronald P C, Bogdanove A J. *Xanthomonas oryzae* pathovars: model pathogens of a model crop[J]. Molecular Plant Pathology, 2006, 7(5): 303-324.
- [4] 杨军, 尹启生, 宋纪真, 等. 植物病原细菌的 *hrp* 基因[J]. 遗传, 2005, 27(5): 852-858.
- [5] Deng C Y, Deng A H, Sun S T, et al. The periplasmic ADZ domain-containing protein Prc modulates full virulence, envelop stress responses and directly interacts with dipeptidyl peptidase of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* [J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2013, 27: 101-112.
- [6] Lim S H, So B H, Wang J C, et al. Functional analysis of *pilQ* gene in *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*, bacterial blight pathogen of rice[J]. Journal of Microbiology, 2008, 46(2): 214-220.
- [7] Pradhan B B, Ranjan M, Chatterjee S, XadM, a novel adhesin of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*, exhibits similarity to Rhs family proteins and is required for optimum attachment, biofilm formation and virulence[J]. Molecular Plant Microbe Interactions, 2012, 25(9): 1157-1170.
- [8] Song C, Yang B. Mutagenesis of 18 type III effectors reveals virulence function of *XopZ* (PXO99) in *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* [J]. Molecular Plant Microbe Interactions, 2010, 23(7): 893-902.
- [9] Subramoni S, Pandey A, Vishnu Priya M R, et al. The ColRS system of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* is required for virulence and growth in iron-limiting conditions [J]. Molecular Plant Pathology, 2012, 13(7): 690-703.
- [10] Song E S, Park Y J, Noh T H, et al. Functional analysis of the *aroC* gene encoding chorismate synthase from *Xanthomonas oryzae* pathovar *oryzae*[J]. Microbiological Research, 2012, 167(6): 326-331.
- [11] Hu J, Qian W, He C. The *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* *eglXoB* endoglucanase gene is required for virulence to rice [J]. Fems Microbiology Letters, 2007, 269(2): 273-279.
- [12] Jha G, Rajeshwari R, Sonti R V. Functional interplay between two *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* secretion systems in modulating virulence on rice[J]. Molecular Plant Microbe Interactions, 2007, 20(1): 31-40.
- [13] Chatterjee S, Sankaranarayanan R, Sonti R V. PhyA, a secreted protein of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*, is required for optimum virulence and growth on phytic acid as a sole phosphate source[J]. Molecular Plant Microbe Interactions, 2003, 16(11): 973-982.
- [14] 孙蕾, 吴茂森, 陈华民, 等. 水稻白叶枯病菌 *rpfxoo* 基因缺失突变体 DSF 信号产生和毒性表达[J]. 微生物学报, 2010, 50(6): 717-723.
- [15] Li C X, Tao J, Mao D Q, et al. A novel manganese efflux system, YebN, is required for virulence by *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*[J]. PLoS One, 2011, 6(7): e21983.
- [16] Zhu P L, Zhao S, Tang J L, et al. The *rsmA*-like gene *rsmA* (Xoo) of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* regulates bacterial virulence and production of diffusible signal factor[J]. Molecular Plant Pathology, 2011, 12(3): 227-237.
- [17] Jia X F, Zhi Z S, Cheng Jie Duan, et al. The *xrvA* gene of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*, encoding an H-NS-like protein, regulates virulence in rice[J]. Microbiology, 2009, 155(9): 3033-3044.
- [18] 武晓丽, 吴茂森, 陈华民, 等. 应答调节蛋白基因 *flgRRxoo* 对水稻白叶枯病菌毒性表达的调控作用鉴定[J]. 植物病理学报, 2010, 40(5): 456-462.
- [19] 杨娟, 许云鹤, 邹丽芳, 等. 白叶枯病菌 *xopXoo* 基因在致病性中的作用[J]. 中国水稻科学, 2007, 21(3): 242-246.
- [20] Zhao S, Mo W L, Wu F, et al. Identification of non-TAL effectors in *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* Chinese strain 13751 and analysis of their role in the bacterial virulence[J]. World Journal of Microbiology Biotechnology, 2013, 29(4): 733-744.
- [21] 沈晴, 张雁冰, 陈磊, 等. 水稻白叶枯病菌 *tatB* 基因的克隆及功能分析[J]. 南京农业大学学报, 2012, 35(3): 57-63.
- [22] Chen L, Hu B S, Qian G L, et al. Identification and molecular characterization of twin-arginine translocation system (Tat) in *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* strain PXO 99[J]. Archives of Microbiology, 2009, 191: 163-170.
- [23] Tang J L, Feng J X, Li Q Q. Cloning and characterization of the *rpfc* gene of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*: involvement in exopolysaccharide production and virulence to rice[J]. Molecular Plant Microbe Interactions, 1996, 9: 664-666.
- [24] Pradhan B B, Ranjan M, Chatterjee S, XadM, a novel adhesin of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*, exhibits similarity to Rhs family proteins and is required for optimum attachment, biofilm formation, and virulence[J]. Molecular Plant Microbe Interact, 2012, 25(9): 1157-1170.
- [25] 霍欢, 孙蕾, 田芳, 等. 水稻白叶枯病菌群体感应系统 T3SS 基因表达的调控作用分析[J]. 植物病理学报, 2012, 42(6): 620-625.
- [26] Dipanwita Sinha, Mahesh Kumar Gupta, Hitendra Kumar Patel, et al. Cell wall degrading enzyme induced rice innate immune responses are suppressed by the type 3 secretion

- system effectors xopN, XopQ, XopX and XopZ of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* [J]. PLoS One, 2013, 8(9):e75867.
- [27] 张帆,周永力.白叶枯病菌(*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*)与水稻抗病基因识别的分子机理[J].中国水稻科学,2013,27(3):305-311.
- [28] Vivian A,Arnold D. Bacterial effector genes and their role in host-pathogen interactions[J]. Journal of Plant Pathology, 2000,82:163-178.
- [29] Bonas U, Lahaye T. Plant disease resistance triggered by pathogen-derived molecules: refined models of specific recognition [J]. Current Opinion Microbiology, 2002, 5: 44-50.
- [30] 纪志远,杨娟,王寅鹏,等.水稻白叶枯病菌小种 C8 菌株无毒基因的分离及功能鉴别[J].水稻科学,2009,23(5):463-469.
- [31] Li P,Long J Y,Huang Y C,et al. AvrXa3: A novel member of *avrBs3* gene family from *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* has a dual function[J]. Progress in Natural Science, 2004,14:767-773.
- [32] Zou H,Zhao W,Zhang X,et al. Identification of an avirulence gene *avrxa5* from the rice pathogen *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*[J]. Science China Life Sciences, 2010, 53(12):1440-1449.
- [33] Hopkins C M, White F F, Choi S H, et al. Identification of a family of avirulence genes from *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*[J]. Molecular Plant Microbe Interactions, 1992, 5(6):451-459.
- [34] Boch J,Scholz H,Schornack S,et al. Breaking the code of DNA binding specificity of TAL type III effector[J]. Science, 2009,326:1509-1512.
- [35] Lee S W, Han S W, Bartley L E, et al. From the academy: Colloquium review. Unique characteristics of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* AvrXa21 and implications for plant innate immunity[J]. Proceedings of the National Academy Sciences of the USA, 2006,103(49):18395-18400.
- [36] Wang C L, Qin T F, Yu H M, et al. The broad bacterial blight resistance of rice line CBB23 is triggered by a novel TAL effector of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*[J]. Molecular Plant Pathology, 2014,15(4):333-341.
- [37] Gu K, Yang B, Tian D, et al. R gene expression induced by a type-III effector triggers disease resistance in rice[J]. Nature, 2005,435:1122-1125.
- [38] 梁斌,张鑫军,杨晨,等.水稻白叶枯病菌无毒新基因的克隆和序列分析[J].复旦学报:自然科学版,2005,44(4):534-539.
- [39] Yang B, White F F. Diverse members of the AvrBs3/PthA family of type III effectors are major virulence determinants in bacterial blight disease of rice[J]. Molecular Plant Microbe Interactions, 2004,17:1192-1200.
- [40] 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 *OsTFX1* during bacterial blight of rice[J]. Proceedings of the National Academy Sciences of the USA, 2007,104:10720-10725.
- [41] Kay S, Hahn S, Marois E, et al. A bacterial effector acts as a plant transcription factor and induces a cell size regulator[J]. Science, 2007,318:648-651.
- [42] Moscou M J, Bogdanove A J. A simple cipher governs DNA recognition by TAL effector[J]. Science, 2009,326:1501-1508.
- [43] 段瑞旭,张桂英,王春平,等.白叶枯病菌 *avrBs3/PthA* 家族基因的随机缺失突变体 PXO99Δavr 功能的研究[J].南京农业大学学报,2010,33(1):59-64.
- [44] 王涛,王长春,张维林,等.水稻与白叶枯病菌互作机制研究进展[J].生物技术通报,2012(5):1-8.
- [45] 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.

Research Progress of Pathogenetic Genes of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*

LIU Wen-ping¹, WU Xian, GUO Dong-mei², WANG Ji-chu¹

(1. Institute of Plant Protection, Jilin Academy of Agricultural Sciences/Key Laboratory of Integrated Pest Management on Crops in Northeast, Ministry of Agriculture, Gongzhuling, Jilin 136100; 2. Master Station of Agricultural Technology Extension of Jilin Province, Changchun, Jilin 130021)

Abstract: *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* (*Xoo*) causes bacterial leaf blight which is one of the most serious diseases in rice, and interacts with rice plants in a gene-for-gene manner. The genomic sequences of *Xoo* has been sequenced which is accelerated a thorough understanding of gene functions. Hereby, identification of pathogenetic genes of *Xoo* in recent years was summed up to analyze gene function. Mutant strains had been inoculated rice for identifying pathogenicity and variation of themselves were concluded. Moreover, a detailed review on the current knowledge of the identification of avirulence genes was made in order to provide a basis for breeding and studying pathogenetic genes and pathogenetic mechanism.

Key words: *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*; pathogenicity; avirulence gene