

## 한국 및 일본 균주에 대한 벼흰잎마름병 저항성 근동질 유전자 계통의 반응

김보라\* · 양철우\*\* · 김현길\* · 한진수\* · 이은정\* · 최재을\*<sup>†</sup>

\*충남대학교 농업생명과학대학 식물자원학부, \*\*충북농업기술원

### Reaction of Near-Isogenic Lines with Resistance to Bacterial Blight to Korean and Japanese isolates of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*

Bo-Ra Kim\*, Cheol-Woo Yang\*\*, Xuan-Ji Jin\*, Jin-Soo Han\*, Eun-Jeong Lee\*, and Jae-Eul Choi\*<sup>†</sup>

\*Division of Plant Sciences & Resources, Chungnam National University, Daejeon 305-764, Korea

\*\*Agricultural Research and Extension Services, Chungbuk 363-883, Korea

**ABSTRACT** To develop durable and stable breeding strategies for the control of rice bacterial blight (BB) disease, the near-isogenic lines (NILs) with diverse resistance genes to BB isolates were evaluated in plant at three different growth stages using four Korean (K<sub>1</sub>, K<sub>2</sub>, K<sub>3</sub>, K<sub>3a</sub>) and three Japanese isolates (I, II, III). The resistance of the NILs to seven BB isolates tended to increase with plant aging. At the seedling stage, the NILs with single resistance genes were mostly resistant to K<sub>1</sub> race but they showed partial or no resistance to other isolates. A NILs (IRBB5) possessing *xa5* had full resistance to the four Korean isolates, illustrating that it is a useful source to give enhancement to Korean breeding program. At the maximum tillering stage, resistance of NILs to K<sub>2</sub>, K<sub>3</sub>, I and II isolates considerably increased while resistance to K<sub>1</sub>, K<sub>3a</sub> and III were similar to those of seedling stage. NILs with resistance gene of *Xa4*, *xa5* and *Xa7* proved to be the most stable to BB isolates at the maximum tillering stage. At the heading stage, most resistance genes of NILs were effective against BB isolates, and *xa5* showed the consistent resistance to all the BB isolates including K<sub>3a</sub> and III isolates, demonstrating that resistance genes of *Xa4*, *xa5* and *Xa7* can be used either alone or combined to enhance resistance to BB disease in Korea.

**Keywords** : bacterial blight (BB), resistance genes, growth stage, *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*

*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* (*Xoo*)에 의해 발생하는 벼흰잎마름병은 벼의 주요 병해의 하나로서 본 병에 감염된 포장은 20~30%에서 최고 80%에 이르는 수확의 손실을 초래한다(Ou, 1985). 또한, 벼흰잎마름병균은 도관부에서 세균이 증식되어 발생하기 때문에 약제방제 효율이 매우 낮으며, 경종적 방제가 곤란하므로 본 병의 방제를 위해서는 저항성 품종의 재배가 가장 효과적인 것으로 알려지고 있다.

벼흰잎마름병 저항성 유전자 탐색은 일본과 IRRI(The International Rice Research Institute)를 중심으로 이루어지고 있으며, 연구자들에 의하여 *Xa1*에서 *xa28*로 명명되어졌다(Rao *et al.*, 2002; Lee *et al.*, 2003). 그 중 *Xa1*, *Xa21*, *Xa26* 등의 유전자는 이미 클로닝 되었으며, *Xa21*의 경우 형질전환체가 육성되었다(Yoshimura *et al.*, 1998; Wang *et al.*, 1996; Lyer & McCouch, 2004; Sun *et al.*, 2004).

일본에서는 벼흰잎마름병 균주 I~VII를 이용하여 저항성 유전자의 탐색 및 연관분석에 관한 연구가 오래전부터 이루어졌다(Ezuka *et al.*, 1974; Yoshimura *et al.*, 1983; Ogawa, 1987; Ogawa *et al.*, 1991; Noda & Ohuchi, 1989; Yamamoto & Ogawa, 1990; Khush *et al.*, 1990). 우리나라 경우는 Yun *et al.*(1985)에 의해 벼흰잎마름병의 새로운 판별품종으로 국내 육성품종인 밀양 23호, 청청벼, 풍산벼, 한강찰벼, 밀양 42호를 선발하고 균형을 K<sub>1</sub>, K<sub>2</sub>, K<sub>3</sub>, K<sub>4</sub>, K<sub>5</sub>로 분류되었으며, 이러한 체계로 국내 육성품종, 일본 및 IRRI 판별품종에 대한 저항성 검정 연구가 이루어졌다. Choi *et al.*(2003)은 우리나라에서 1987~1989 및 1994~1996년 사이 전국에서 수집된 병원균으로 벼흰잎마름병 저항성 유전

<sup>†</sup>Corresponding author: (Phone) +82-42-821-5729

(E-mail) choije@cnu.ac.kr <Received February 23, 2006>

자들의 내구저항성 정도를 분석한 결과, *xa5*와 *Xa7* 유전자를 보유한 계통들은 수집된 균주 모두에 대해 저항성을 보인 반면, *Xa1*, *Xa3*, *Xa4*, *xa8*, *Xa14* 및 *Xa21*은 병원성 균계의 분포가 상대적으로 높아 우리나라에서는 안정 지속성이 낮을 것으로 보고되었다. Heu *et al.*(2005)에 의하면 *Xa10*, *xa13*, *Xa21* 등은 국내에서 저항성으로서의 작용을 못하였고, *xa5*와 *Xa7*는 고도의 저항성을 보였다고 하였다. 그러나 단일 진성 저항성 유전자를 갖는 품종저항성은 병원균의 변이 및 새로운 레이스 출현 등으로 저항성이 무너지기 쉬운 단점이 있어(Bai *et al.*, 2000; Vera Cruz *et al.*, 2000), 일본을 포함한 아시아 지역에서 벼흰잎마름병균 집단 구조 변이 등의 연구가 활발하게 이루어지고 있다.

최근에는 우리나라에서도 주요 유전자원이나 몇몇 품종에 대한 저항성 유전분석이나 연관분석에 관한 연구가 보고되었으나(Kang, 1995; Shin *et al.*, 1995; Park *et al.*, 1998; Choi *et al.*, 2003), 국내 판별품종의 유전적 배경과 반응으로 미루어 보아 판별품종의 재선정이 요망되고 있으며, 저항성 유전자의 분석이나 저항성 검정용 국내 벼흰잎마름병의 대표 균주도 결정되지 않았다. 따라서 국내의 저항성 유전자의 반응은 일본을 포함한 아시아에서 보고된 연구결과와의 비교 검토에 많은 어려움이 있을 뿐만 아니라, 국내 저항성 유전자원에 대한 유전자 동정도 어려운 실정이다. 이러한 문제점을 해결하기 위해서는 국내에서 이용되고 있는 저항성 유전자를 갖고 있는 판별품종을 선정하고, 판별품종의 반응에 따라 대표균주를 선발하여 국외에서 보고된 저항성 유전자원의 활용을 극대화하는 것이 중요하다.

주요 병해충에 대한 다양한 저항성 유전자를 갖는 근동질 유전자 계통은 새로운 저항성 유전자를 동정하는데 이용할 수 있을 뿐만 아니라 병해충의 레이스나 생태형을 동정하는데 매우 유용하다. 또한, 근동질 유전자 계통들은 재배품종이나 유전자원의 벼흰잎마름병 반응에 따른 품종군 유별이나 유전자수의 간접 추정에 이용될 수 있고 저항성품종 육성을 위한 모본으로도 활용될 수 있다. 또한 저항성 유전자의 평가를 위한 적절한 생육시기 결정은 육종전략에 있어 중요한 요소 중의 하나이다.

본 연구는 한국 균주와 일본의 대표 균주를 이용하여 벼흰잎마름병에 지속적이며 안정적인 저항성 유전자원을 선발하기 위하여 벼흰잎마름병 근동질 유전자 계통의 생육시기별 저항성 검정을 실시하였다.

## 재료 및 방법

### 공시품종 및 재배법

벼흰잎마름병 저항성 유전자를 보유한 근동질 유전자 계통(near-isogenic line)은 IRRI로부터 분양받아 사용하였으며 교배조합 및 세대 등은 Table 1과 같다. 벼흰잎마름병 판별품종인 동진벼, 섬진벼, 풍산벼, 삼강벼, 한강찰벼, 밀양 42호, 근동질 유전자 계통의 반복친으로 사용한 밀양 23호, Toyonishiki, IR24는 농촌진흥청 작물과학원으로부터 분양받아 증식하여 사용하였다.

검정용 벼종자를 48시간 침지하여 발아시킨 다음 2005년 6월에 시판되고 있는 수도용 상토를 넣은 포트(지름 5.5 cm)에 구당 4~5립씩 파종하여 온실에서 재배하였다.

### 사용균주

본 실험에 사용된 균주는 호남농업시험장 식물환경과 병리실에서 HB02045(K<sub>1</sub>), HB01014(K<sub>2</sub>), HB04012(K<sub>3</sub>), HB01009(K<sub>3a</sub>)를 분양받았다. 일본 대표 균주는 T7174(RaceI), T7147(RaceII), T7133(RaceIII)을 일본의 농업생물자원연구소 유전자은행에서 분양 받았다. 분양 받은 균주는 글리세린 10% 용액에 병원균을 현탁시킨 후, -80°C에 보관하며 필요시 증식하여 사용하였다.

### 접종 및 조사방법

접종을 위한 균주 증식은 감자 반합성 고체배지(PSA medium : 감자 300 g 추출액, NaH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>·2H<sub>2</sub>O 2 g, Ca(NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub>·4H<sub>2</sub>O 0.5 g, Peptone 5 g, Sucrose 15 g, Agar 15 g, 증류수 1 l, pH 7.0)를 사용하여 27°C의 항온기에서 3일간 배양하였다(Wakimoto, 1960). 배양된 균은 멸균수를 가하여 10<sup>8</sup> cell/ml 농도로 희석한 다음 접종원으로 사용하였다. 병원균 접종은 2005년 8월 각 주의 상위 5~6엽을 2 cm 정도 잘라낸 다음, 탈지면에 접종원을 적시어 절엽 부위에 묻혀 접종하였다. 병반조사는 접종 14일 후에 각 주마다 접종부위별 병반의 길이를 조사하여 평균하였으며 저항성 정도는 표준품종의 병반장에 따라 저항성(R), 중도저항성(MR), 감수성(S)으로 평가하였다(Kang, 1995).

## 결과 및 고찰

### 국내 판별품종에 대한 반응

한국 및 일본의 벼흰잎마름병균주에 대한 국내 판별품종

**Table 1.** Near-isogenic lines for resistance to bacterial blight of rice developed in 1987 under Japan-IRRI collaboration.

NILs	R-gene	Generation	Cross
IRBB1	<i>Xa1(Xa12)</i>	BC <sub>4</sub> F <sub>4</sub>	IR24*5/Kogyoku
IRBB101	<i>Xa1(Xa12)</i>	BC <sub>4</sub> F <sub>4</sub>	Toyonishiki*5/Kogyoku
IRBB201	<i>Xa1(Xa12)</i>	BC <sub>4</sub> F <sub>4</sub>	Milyang23*5/Kogyoku
IRBB2	<i>Xa2</i>	BC <sub>4</sub> F <sub>5</sub>	IR24*5/Te-tep
IRBB3	<i>Xa3</i>	BC <sub>4</sub> F <sub>6</sub>	IR24*5/Chugoku 45
IRBB103J	<i>Xa3</i>	BC <sub>4</sub> F <sub>6</sub>	Toyonishiki*5/Java 14
IRBB103Z	<i>Xa3</i>	BC <sub>4</sub> F <sub>6</sub>	Toyonishiki*5/Zenith
IRBB203	<i>Xa3</i>	BC <sub>4</sub> F <sub>6</sub>	Milyang 23*5/Chugoku 45
IRBB203J	<i>Xa3</i>	BC <sub>4</sub> F <sub>6</sub>	Milyang 23*5/Java 14
IRBB203Z	<i>Xa3</i>	BC <sub>4</sub> F <sub>6</sub>	Milyang 23*5/Zenith
IRBB4	<i>Xa4</i>	BC <sub>4</sub> F <sub>6</sub>	IR24*5/IR20
IRBB104	<i>Xa4</i>	BC <sub>4</sub> F <sub>6</sub>	Toyonishiki*5/IR20
IRBB204	<i>Xa4</i>	BC <sub>4</sub> F <sub>6</sub>	Milyang23*5/IR20
IRBB5	<i>xa5</i>	BC <sub>4</sub> F <sub>5</sub>	IR24*5/IR1545-339
IRBB105	<i>xa5</i>	BC <sub>4</sub> F <sub>4</sub>	Toyonishiki*5/IR1545-339
IRBB205	<i>xa5</i>	BC <sub>4</sub> F <sub>5</sub>	Milyang 23*5/IR1545-339
IRBB7	<i>Xa7</i>	BC <sub>4</sub> F <sub>7</sub>	IR24*5/DV85
IRBB107	<i>Xa7</i>	BC <sub>4</sub> F <sub>4</sub>	Toyonishiki*5/DV85
IRBB207	<i>Xa7</i>	BC <sub>4</sub> F <sub>5</sub>	Milyang 23*5/DV85
IRBB8	<i>xa8</i>	BC <sub>4</sub> F <sub>5</sub>	IR24*5/PI231129
IRBB108	<i>xa8</i>	BC <sub>4</sub> F <sub>5</sub>	Toyonishiki*5/PI231129
IRBB208	<i>xa8</i>	BC <sub>4</sub> F <sub>5</sub>	Milyang 23*5/PI231129
IRBB10	<i>Xa10</i>	BC <sub>4</sub> F <sub>6</sub>	IR24*5/CAS209
IRBB110	<i>Xa10</i>	BC <sub>4</sub> F <sub>5</sub>	Toyonishiki*5/CAS209
IRBB210	<i>Xa10</i>	BC <sub>4</sub> F <sub>6</sub>	Milyang 23*5/CAS209
IRBB11	<i>Xa11</i>	BC <sub>4</sub> F <sub>4</sub>	IR24*5/IR8
IRBB111	<i>Xa11</i>	BC <sub>4</sub> F <sub>4</sub>	Toyonishiki*5/IR8
IRBB211	<i>Xa11</i>	BC <sub>4</sub> F <sub>4</sub>	Milyang 23*5/IR8
IRBB13	<i>xa13</i>	-	-
IRBB21	<i>Xa21</i>	-	-

의 저항성 반응을 생육시기별로 조사한 결과는 Table 2와 같다. 한국의 K<sub>1</sub>, K<sub>2</sub>, K<sub>3</sub> 균주 및 일본의 RaceI, II, III 균주에 대한 유묘기 판별품종의 반응은 대부분이 일치하였다. 그러나 한국 균주에 대한 풍산벼, 삼강벼, 밀양 42호 등의 반응은 중도 저항성이었으나 일본 균주에는 저항성으로 나타났다. 국내 균주에 대한 반응이 일본 균주에 비하여 중도 저항성으로 판정된 품종이 많은 것은 1980년대까지 우리나라에서 풍산벼, 백양벼, 삼강벼 한강찰벼 등 통일계 품종의 재배와 관련이 있을 것으로 생각된다.

한국의 K<sub>1</sub>, K<sub>2</sub>와 일본의 RaceI, II 균주에 대한 최고분얼기의 판정결과는 거의 유사하였으나 풍산벼와 삼강벼는 K<sub>3</sub> 균주에서는 저항성, RaceIII균주에서는 감수성으로 반응하는 차이가 있었다. K<sub>3a</sub>균주에 대한 반응은 풍산벼에서 감수성으로 판정된 것을 제외하면 K<sub>1</sub>, K<sub>2</sub>, K<sub>3</sub>와 동일하게 반응을 하였다. 출수기의 판별품종의 반응은 최고분얼기의 반응과 대부분이 일치하였으나, RaceIII균주에 대한 삼강벼의 반응이 저항성으로 판정되어 차이가 있었다.

**Table 2.** Reaction of differential varieties to Korean and Japanese isolates of bacterial blight during rice growth stage.

Growth stage	Variety	Korean races				Japanese races		
		K <sub>1</sub>	K <sub>2</sub>	K <sub>3</sub>	K <sub>3a</sub>	I	II	III
Seedling stage								
	Dongjinbyeo	S <sup>†</sup>	S	S	S	S	S	S
	Milyang 23	S	S	S	S	S	S	S
	Toyonishiki	S	S	S	S	S	S	S
	IR24	S	S	S	S	S	S	S
	Seomjinbeyo	R	S	S	S	R	S	S
	Pungsanbyeo	R	MR	S	MR	R	R	S
	Samgangbyeo	R	MR	S	MR	R	R	S
	Hangang-chalbyeo	R	R	MR	R	R	R	MR
	Milyang 42	R	MR	MR	R	R	R	MR
Maximum tillering stage								
	Dongjinbyeo	S	S	S	S	S	S	S
	Milyang 23	S	S	S	S	S	S	S
	Toyonishiki	S	S	S	S	S	S	S
	IR24	S	S	S	S	R	S	S
	Seomjinbeyo	R	S	S	S	R	S	S
	Pungsanbyeo	R	R	R	S	R	R	S
	Samgangbyeo	R	R	R	R	R	MR	S
	Hangang-chalbyeo	R	MR	R	R	R	R	R
	Milyang 42	R	R	R	R	R	R	R
Heading stage								
	Dongjinbyeo	S	S	S	S	S	S	S
	Milyang 23	S	S	S	S	S	S	S
	Toyonishiki	S	S	S	S	S	S	S
	IR24	S	S	S	S	S	S	S
	Seomjinbeyo	R	S	S	S	R	S	S
	Pungsanbyeo	R	R	R	S	R	R	S
	Samgangbyeo	R	R	R	R	R	R	R
	Hangang-chalbyeo	R	MR	R	R	R	R	R
	Milyang 42	R	R	R	R	R	R	R

<sup>†</sup>R : resistant, MR : moderately resistant, S : susceptible

### 유묘기 NILs의 저항성 반응

유묘기 근동질 유전자 계통의 벼흰잎마름병 균주에 대한 반응은 Table 3과 같다. 단일 진성저항성 유전자를 갖는 근동질 유전자 계통 중에서 IRBB208과 IRBB21 계통을 제외하고는 모두 K<sub>1</sub>균주에 대하여 저항성으로 반응하였다. K<sub>2</sub>균주는 IRBB2, IRBB103Z, IRBB5, IRBB211 계통, K<sub>3</sub>균주는 IRBB103Z, IRBB4, IRBB104, IRBB204, IRBB5, IRBB21

계통과 저항성 또는 중도 저항성으로 반응하였고, 나머지 계통은 모두 감수성으로 반응하였다. K<sub>3a</sub>균주는 IRBB203Z, IRBB4, IRBB104, IRBB204, IRBB5, IRBB105, IRBB205, IRBB7, IRBB107, IRBB207, IRBB8, IRBB108, IRBB21 계통과 저항성 또는 중도 저항성으로 반응하였고, 나머지 계통은 모두 감수성으로 반응하였다.

일본 RaceI균주는 IRBB1, IRBB101, IRBB201, IRBB2,

**Table 3.** Reaction of near-isogenic lines containing a single resistance gene to seven isolates of bacterial blight pathogen at the seedling stage.

NILs	Resistance gene	Korean races				Japanese races		
		K <sub>1</sub>	K <sub>2</sub>	K <sub>3</sub>	K <sub>3a</sub>	I	II	III
IRBB1	<i>Xa1</i>	R <sup>†</sup>	S	S	S	R	S	S
IRBB101	<i>Xa1</i>	MR	S	S	S	MR	S	S
IRBB201	<i>Xa1</i>	R	S	S	S	MR	S	S
IRBB2	<i>Xa2</i>	R	R	S	S	R	R	S
IRBB3	<i>Xa3</i>	MR	S	S	S	S	S	S
IRBB103J	<i>Xa3</i>	R	S	S	S	S	S	S
IRBB103Z	<i>Xa3</i>	R	MR	MR	S	R	MR	S
IRBB203	<i>Xa3</i>	MR	S	S	S	S	S	S
IRBB203J	<i>Xa3</i>	R	S	S	S	S	S	MR
IRBB203Z	<i>Xa3</i>	R	S	S	MR	S	MR	S
IRBB4	<i>Xa4</i>	R	S	R	R	MR	R	S
IRBB104	<i>Xa4</i>	R	S	MR	R	S	R	S
IRBB204	<i>Xa4</i>	R	S	R	R	R	R	S
IRBB5	<i>xa5</i>	R	R	R	R	S	R	S
IRBB105	<i>xa5</i>	R	S	S	MR	S	MR	MR
IRBB205	<i>xa5</i>	R	S	S	R	MR	R	MR
IRBB7	<i>Xa7</i>	R	S	S	MR	MR	MR	S
IRBB107	<i>Xa7</i>	R	S	S	R	S	S	S
IRBB207	<i>Xa7</i>	R	S	S	R	S	S	S
IRBB8	<i>xa8</i>	R	S	S	MR	S	S	S
IRBB108	<i>xa8</i>	MR	S	S	R	S	S	S
IRBB208	<i>xa8</i>	S	S	S	S	S	S	S
IRBB10	<i>Xa10</i>	MR	S	S	S	S	S	S
IRBB110	<i>Xa10</i>	R	S	S	S	S	S	S
IRBB210	<i>Xa10</i>	R	S	S	S	S	S	S
IRBB11	<i>Xa11</i>	R	S	S	S	S	S	S
IRBB111	<i>Xa11</i>	R	S	S	S	S	MR	S
IRBB211	<i>Xa11</i>	R	MR	S	S	S	R	S
IRBB13	<i>xa13</i>	MR	S	S	S	S	MR	S
IRBB21	<i>Xa21</i>	S	S	MR	R	MR	S	S

<sup>†</sup>R : resistant, MR : moderately resistant, S : susceptible

IRBB103Z, IRBB4, IRBB204, IRBB205, IRBB7, IRBB21 계통은 저항성 또는 중도 저항성으로 반응하였고, RaceII균주는 IRBB2, IRBB103Z, IRBB203Z, IRBB4, IRBB104, IRBB204, IRBB5, IRBB105, IRBB205, IRBB7, IRBB111, IRBB211, IRBB13 계통과 저항성 또는 중도 저항성으로 반응하였으며, RaceIII균주는 IRBB203J, IRBB105, IRBB205 계통과 저항성 또는 중도 저항성으로 반응하였으며, 나머지 계통은 각 균주에 감수성으로 반응하였다.

2개 이상의 저항성 유전자를 갖는 근동질 유전자 계통 중에서 *xa13*과 *Xa21* 유전자가 집적된 IRBB55계통을 제외한

계통은 모두 한국 균주에 저항성으로 반응하였고, *Xa4*와 *Xa21* 유전자가 집적된 IRBB53, *xa13*과 *Xa21* 유전자가 집적된 IRBB55계통을 제외한 나머지는 일본 균주와 저항성으로 반응하여 유전자 집적효과가 나타났다(Table 4).

#### 최고분얼기 NILs의 저항성 반응

최고분얼기의 근동질 유전자 계통의 벼흰잎마름병 균주에 대한 반응은 Table 5와 같다. 단일 진성저항성 유전자를 갖는 근동질 유전자 계통 중에서 IRBB13, IRBB21 계통을 제외한 모든 계통은 K<sub>1</sub>균주에 모두 저항성 또는 중도 저항

**Table 4.** Reaction of near-isogenic lines containing gene combinations to seven isolates of bacterial blight pathogen at the seedling stage.

NILs	Resistance gene	Korean races				Japanese races		
		K <sub>1</sub>	K <sub>2</sub>	K <sub>3</sub>	K <sub>3a</sub>	I	II	III
IRBB50	<i>Xa4</i> and <i>xa5</i>	R <sup>†</sup>	R	R	R	R	R	R
IRBB52	<i>Xa4</i> and <i>xa13</i>	R	R	R	R	R	R	R
IRBB53	<i>Xa4</i> and <i>Xa21</i>	R	R	R	R	S	R	MR
IRBB55	<i>xa13</i> and <i>Xa21</i>	MR	S	MR	R	R	S	S
IRBB56	<i>Xa4</i> , <i>xa5</i> and <i>xa13</i>	R	R	R	R	R	R	R
IRBB57	<i>Xa4</i> , <i>xa13</i> and <i>Xa21</i>	R	R	R	R	R	R	R
IRBB58	<i>xa5</i> , <i>xa13</i> and <i>Xa21</i>	R	R	R	R	R	R	R
IRBB60	<i>Xa4</i> , <i>xa5</i> , <i>xa13</i> and <i>Xa21</i>	R	R	R	R	R	R	R

<sup>†</sup>R : resistant, MR : moderately resistant, S : susceptible

**Table 5.** Reaction of near-isogenic lines containing a single resistance gene to seven isolates of bacterial blight pathogen at the maximum tillering stage.

NILs	Resistance gene	Korean races				Japanese races		
		K <sub>1</sub>	K <sub>2</sub>	K <sub>3</sub>	K <sub>3a</sub>	I	II	III
IRBB1	<i>Xa1</i>	R <sup>†</sup>	S	S	S	R	S	S
IRBB101	<i>Xa1</i>	R	S	S	S	R	S	S
IRBB201	<i>Xa1</i>	R	R	S	S	R	S	S
IRBB2	<i>Xa2</i>	R	R	S	S	R	R	S
IRBB3	<i>Xa3</i>	R	R	MR	S	MR	MR	MR
IRBB103J	<i>Xa3</i>	R	MR	MR	S	R	R	MR
IRBB103Z	<i>Xa3</i>	R	MR	MR	R	R	MR	MR
IRBB203	<i>Xa3</i>	R	R	MR	S	MR	MR	MR
IRBB203J	<i>Xa3</i>	MR	MR	MR	MR	MR	MR	MR
IRBB203Z	<i>Xa3</i>	R	R	MR	MR	R	R	R
IRBB4	<i>Xa4</i>	R	MR	MR	MR	MR	MR	S
IRBB104	<i>Xa4</i>	MR	MR	MR	MR	R	MR	MR
IRBB204	<i>Xa4</i>	R	R	R	MR	MR	MR	S
IRBB5	<i>xa5</i>	R	R	MR	R	MR	R	R
IRBB105	<i>xa5</i>	R	R	MR	R	MR	MR	MR
IRBB205	<i>xa5</i>	R	R	R	R	MR	R	R
IRBB7	<i>Xa7</i>	MR	R	R	R	R	R	MR
IRBB107	<i>Xa7</i>	R	MR	R	R	R	R	R
IRBB207	<i>Xa7</i>	R	R	R	R	R	R	R
IRBB8	<i>xa8</i>	MR	R	MR	R	MR	R	S
IRBB108	<i>xa8</i>	MR	S	MR	S	MR	S	S
IRBB208	<i>xa8</i>	R	S	MR	S	S	MR	S
IRBB10	<i>Xa10</i>	MR	R	MR	S	S	S	S
IRBB110	<i>Xa10</i>	MR	S	MR	S	MR	S	S
IRBB210	<i>Xa10</i>	MR	S	R	S	S	S	S
IRBB11	<i>Xa11</i>	R	S	MR	S	S	S	S
IRBB111	<i>Xa11</i>	MR	MR	MR	MR	S	MR	S
IBBB211	<i>Xa11</i>	R	R	R	S	S	MR	MR
IRBB13	<i>xa13</i>	S	S	MR	S	S	S	R
IRBB21	<i>Xa21</i>	S	R	R	R	R	S	S

<sup>†</sup>R : resistant, MR : moderately resistant, S : susceptible

성으로 반응하였다. IRBB1, IRBB101, IRBB108, IRBB208, IRBB110, IRBB210, IRBB11, IRBB13 계통은 K<sub>2</sub>균주에 대하여 감수성으로 반응하였고, 그 밖의 계통은 모두 저항성 또는 중도 저항성으로 판정되었다. IRBB1, IRBB101, IRBB201, IRBB2 계통은 K<sub>3</sub>균주와 감수성으로 반응하였고, 나머지 계통에서 모두 저항성 또는 중도 저항성으로 반응하였다. IRBB1, IRBB101, IRBB201, IRBB2, IRBB3, IRBB103J, IRBB203, IRBB108, IRBB208, IRBB10, IRBB110, IRBB210, IRBB11, IRBB211, IRBB13 계통은 K<sub>3a</sub>균주와 감수성으로 반응하였고, 그 밖의 계통은 모두 저항성 또는 중도 저항성으로 반응하였다.

일본 RaceI균주는 IRBB208, IRBB10, IRBB210, IRBB11, IRBB111, IRBB211, IRBB13 계통에서 감수성으로 반응하였고, 나머지 계통은 모두 저항성 또는 중도 저항성으로 판정되었다. RaceII균주는 IRBB1, IRBB101, IRBB201, IRBB108, IRBB10, IRBB110, IRBB210, IRBB11, IRBB13, IRBB21 계통과 감수성으로 반응하였으며, 그 밖의 계통은 모두 저항성 또는 중도 저항성으로 반응하였다. RaceIII균주는 IRBB1, IRBB101, IRBB201, IRBB2, IRBB4, IRBB204, IRBB8, IRBB108, IRBB208, IRBB10, IRBB110, IRBB210, IRBB11, IRBB111, IRBB21 계통과 감수성으로 반응하였고, 그 밖의 계통은 모두 저항성으로 반응하였다.

2개 이상의 진성 저항성 유전자를 갖는 근동질 계통들은 K<sub>1</sub>, K<sub>2</sub>, K<sub>3</sub>, K<sub>3a</sub> 균주에 모두 저항 또는 중도저항성으로 반응하였다. 일본의 RaceI, II, III 균주와의 반응에서는 *xa13* 과 *Xa21* 유전자가 집적된 IRBB55 계통을 제외하고는 모두 저항성으로 판정되었다(Table 6).

**출수기 NILs의 저항성 반응**

출수기 근동질 유전자 계통의 벼흰잎마름병 균주에 대한 반응은 Table 7과 같다. 단일 진성저항성 유전자를 갖는 근동질 유전자 계통 중에서 IRBB21 계통을 제외한 모든 계통이 K<sub>1</sub>균주와 모두 저항성 또는 중도 저항성으로 반응하였고, K<sub>2</sub>균주는 IRBB1, IRBB101, IRBB201, IRBB8, IRBB108, IRBB208, IRBB10, IRBB110, IRBB210 계통에서 감수성으로 반응하였고, 그 밖의 계통은 모두 저항성 또는 중도 저항성으로 반응하였다. K<sub>3</sub>균주는 IRBB1, IRBB101, IRBB201, IRBB13 계통에서 감수성으로 반응하였고 나머지 계통은 모두 저항성 또는 중도 저항성으로 반응하였다. K<sub>3a</sub>균주는 IRBB1, IRBB101, IRBB201, IRBB2, IRBB3, IRBB203, IRBB208, IRBB10, IRBB110, IRBB210, IRBB11, IRBB211, IRBB13 계통과 감수성으로 반응하였고, 그 밖의 계통은 모두 저항성 또는 중도 저항성으로 반응하였다.

한편, 일본 RaceI균주는 IRBB208, IRBB10, IRBB110, IRBB11, IRBB111, IRBB211, IRBB13 계통과 감수성이었고, 나머지 계통은 모두 저항성 또는 중도 저항성이었다. RaceII균주는 IRBB1, IRBB101, IRBB201, IRBB208 계통과 감수성으로, 그 밖의 계통은 모두 저항성 또는 중도 저항성으로 반응하였다. Race III균주는 IRBB1, IRBB101, IRBB201, IRBB2, IRBB4, IRBB104, IRBB204, IRBB7, IRBB107, IRBB207, IRBB8, IRBB208, IRBB10, IRBB110, IRBB210, IRBB11, IRBB111, IRBB21 계통과 감수성으로, 그 밖의 계통은 모두 저항성으로 반응하였다.

2개 이상의 진성 저항성 유전자를 갖는 근동질 계통들은 K<sub>1</sub>, K<sub>2</sub>, K<sub>3</sub>, K<sub>3a</sub> 균주에 모두 저항 또는 중도 저항성으로 반응하였다. 또한, 일본의 Race I, II, III 균주에서도 모두 저

**Table 6.** Reaction of near-isogenic lines containing gene combinations to seven isolates of bacterial blight pathogen at the maximum tillering stage.

NILs	Resistance gene	Korean races				Japanese races		
		K <sub>1</sub>	K <sub>2</sub>	K <sub>3</sub>	K <sub>3a</sub>	I	II	III
IRBB50	<i>Xa4</i> and <i>xa5</i>	R <sup>†</sup>	R	R	R	R	R	R
IRBB52	<i>Xa4</i> and <i>xa13</i>	MR	MR	R	R	R	MR	R
IRBB53	<i>Xa4</i> and <i>Xa21</i>	R	MR	R	MR	MR	R	MR
IRBB55	<i>xa13</i> and <i>Xa21</i>	MR	MR	MR	MR	MR	S	R
IRBB56	<i>Xa4</i> , <i>xa5</i> and <i>xa13</i>	R	R	R	R	R	R	R
IRBB57	<i>Xa4</i> , <i>xa13</i> and <i>Xa21</i>	R	R	R	R	R	R	R
IRBB58	<i>xa5</i> , <i>xa13</i> and <i>Xa21</i>	R	MR	R	R	R	MR	R
IRBB60	<i>Xa4</i> , <i>xa5</i> , <i>xa13</i> and <i>Xa21</i>	R	R	R	R	R	R	R

<sup>†</sup>R : resistant, MR : moderately resistant, S : susceptible

**Table 7.** Reaction of near-isogenic lines containing a single resistance gene to seven isolates of bacterial blight pathogen at the heading stage.

NILs	Resistance gene	Korean races				Japanese races		
		K <sub>1</sub>	K <sub>2</sub>	K <sub>3</sub>	K <sub>3a</sub>	I	II	III
IRBB1	<i>Xa1</i>	R <sup>†</sup>	S	S	S	R	S	S
IRBB101	<i>Xa1</i>	R	S	S	S	R	S	S
IRBB201	<i>Xa1</i>	R	S	S	S	R	S	S
IRBB2	<i>Xa2</i>	R	R	MR	S	R	R	S
IRBB3	<i>Xa3</i>	R	R	MR	S	MR	MR	R
IRBB103J	<i>Xa3</i>	R	R	R	MR	MR	MR	MR
IRBB103Z	<i>Xa3</i>	R	R	R	R	R	R	R
IRBB203	<i>Xa3</i>	R	R	R	S	R	R	R
IRBB203J	<i>Xa3</i>	R	R	R	MR	MR	MR	R
IRBB203Z	<i>Xa3</i>	R	R	R	MR	MR	R	R
IRBB4	<i>Xa4</i>	R	R	R	MR	R	MR	S
IRBB104	<i>Xa4</i>	R	R	R	R	R	R	S
IRBB204	<i>Xa4</i>	R	MR	R	R	MR	R	S
IRBB5	<i>xa5</i>	R	R	R	R	R	R	R
IRBB105	<i>xa5</i>	R	R	R	MR	MR	R	MR
IRBB205	<i>xa5</i>	R	R	R	MR	MR	R	R
IRBB7	<i>Xa7</i>	R	R	R	MR	R	R	S
IRBB107	<i>Xa7</i>	R	MR	R	R	R	R	S
IRBB207	<i>Xa7</i>	R	R	R	R	R	R	S
IRBB8	<i>xa8</i>	R	S	R	R	MR	R	S
IRBB108	<i>xa8</i>	R	S	R	R	R	R	MR
IRBB208	<i>xa8</i>	R	S	MR	S	S	S	S
IRBB10	<i>Xa10</i>	R	S	MR	S	S	R	S
IRBB110	<i>Xa10</i>	R	S	R	S	S	R	S
IRBB210	<i>Xa10</i>	MR	S	R	S	MR	R	S
IRBB11	<i>Xa11</i>	R	R	R	S	S	R	S
IRBB111	<i>Xa11</i>	R	R	R	MR	S	R	S
IRBB211	<i>Xa11</i>	R	MR	R	S	S	R	MR
IRBB13	<i>xa13</i>	R	R	S	S	S	R	R
IRBB21	<i>Xa21</i>	S	R	R	R	R	MR	S

<sup>†</sup>R : resistant, MR : moderately resistant, S : susceptible

항 또는 중도 저항성으로 반응하였다(Table 8).

이상의 결과를 종합해 볼 때, 한국 및 일본의 벼흰잎마름병 균주에 따라 유묘기때부터 출수기까지 안정된 저항성을 나타내는 저항성 유전자와 유묘기에는 감수성 또는 중도 저항성으로 반응하다가 최고분얼기 또는 출수기에 저항성으로 반응하는 성체 저항성 유전자들이 존재하였다. 또한, 근

동질 저항성 유전계통은 같은 생육시기라도 한국 균주와 일본 균주에서의 저항성 반응을 달리하였다. 이러한 결과는 우리나라에서 재배한 벼품종과 일본에서 재배한 벼품종의 저항성의 차이가 벼흰잎마름병균의 병원성 차이를 가져온 것으로 생각된다. 따라서 우리나라 균주로 저항성 유전자를 분석할 때는 근동질 계통에 대한 반응을 고려하여 균주를



**Table 8.** Reaction of near-isogenic lines containing gene combinations to seven isolates of bacterial blight pathogen at the heading stage.

NILs	Resistance gene	Korean races				Japanese races		
		K <sub>1</sub>	K <sub>2</sub>	K <sub>3</sub>	K <sub>3a</sub>	I	II	III
IRBB50	<i>Xa4</i> and <i>xa5</i>	R <sup>†</sup>	R	R	R	R	R	R
IRBB52	<i>Xa4</i> and <i>xa13</i>	R	R	R	R	R	R	R
IRBB53	<i>Xa4</i> and <i>Xa21</i>	R	R	R	R	MR	R	R
IRBB55	<i>xa13</i> and <i>Xa21</i>	R	R	R	R	R	R	R
IRBB56	<i>Xa4</i> , <i>xa5</i> and <i>xa13</i>	R	R	R	R	R	R	R
IRBB57	<i>Xa4</i> , <i>xa13</i> and <i>Xa21</i>	R	R	R	R	R	R	R
IRBB58	<i>xa5</i> , <i>xa13</i> and <i>Xa21</i>	R	MR	R	R	R	R	R
IRBB60	<i>Xa4</i> , <i>xa5</i> , <i>xa13</i> and <i>Xa21</i>	R	R	R	R	R	R	R

<sup>†</sup>R : resistant, MR : moderately resistant, S : susceptible

선발하거나 최초로 유전자를 분석한 균주를 도입하여야 정확한 유전자를 분석할 수 있을 것이다.

벼흰잎마름병의 피해가 출수기와 이앙기 사이에 많이 발생하는 것을 고려해 볼 때, 출수기에 이병성 정도가 심한 *Xa1*, *xa8*, *Xa10*, *Xa11*, *xa13* 저항성 유전자는 우리나라에서 저항성 품종의 저항성원으로는 적합하지 않는 것으로 나타났다. 한편, 출수기 때 본 시험에 사용된 한국 및 일본 균주들에 모두 저항성인 *xa5*가 안정된 저항성을 나타내고 있어 저항성 품종의 육성재료로 사용하는 것이 좋을 것으로 판단된다. 또한, 한국 균주 K<sub>1</sub>, K<sub>2</sub>, K<sub>3</sub> 및 K<sub>3a</sub> 균주에 모두 저항성 반응을 보인 *Xa4*, *Xa7*는 일본 균주들에 의해서도 이병정도가 심하지 않은 것으로 나타나 저항성 품종육성에 *Xa4*, *Xa7*의 유전자들의 집적이 도움이 될 것으로 기대된다.

그러나 최근에 국내의 벼흰잎마름병 균주의 병원성이 K<sub>3a</sub> 등 다양하게 변화하고 있고, 저항성 유전자 *Xa10*, *xa13*, *Xa21*등과 같이 우리나라 재배품종 육성에 도입된 유래가 없는 저항성원에 한국 균주들이 침해하는 것으로 미루어 보아 우리나라 벼흰잎마름병원균의 집단 구조의 변화에 적응하기 위해서는 최근에 분리한 많은 균주들을 이용한 종합적인 저항성의 평가가 이루어져야 안정적인 저항성 유전자가 밝혀질 것이다. 최근 우리나라는 비교적 단순한 균계 집단을 보여 왔으나, 현재 비병원성을 갖는 병원균 또는 좁은 분포를 보이는 균들이 환경적 영향에 의해 병원성이 증가할 잠재력을 갖고 있으므로, 다양한 레이스에 안정적 저항성을 갖는 유전자원을 동정하고 이들 저항성 유전자를 분자생물학적 방법 등을 활용하여 유전자가 집적된 우량품종을 조기에 육성, 보급하는 것이 벼흰잎마름병을 방제하는 최선의 해결책으로 보인다.

또한, 단일 주동 유전자를 갖는 계통만으로는 다양한 분포를 보이는 벼흰잎마름병 균계에 대해 지속적이고 완전한 저항성을 갖기는 어려운 것으로 생각되어 진다. 2개 이상의 진성 저항성 유전자를 갖는 근동질 계통들은 본 시험에 공시한 한국 및 일본 균주들에 대해 대부분의 계통에서 저항성 반응을 나타냈다. 이러한 결과는 벼흰잎마름병균에 대해 단일 저항성 유전자를 갖는 계통보다 복수 저항성 유전자가 집적된 계통이 보다 강한 저항성을 나타낸다는 Singh *et al.* (2001)와 Adhikari & Basnyat(1999)의 연구결과와도 일치하였다. 따라서 우리나라에서 육성된 벼흰잎마름병 저항성 품종은 *Xa1*과 *Xa3* 유전자를 갖고 있으나, 이들 저항성원에 대한 병원성 균계가 분포하는 이상 이러한 계통에 *Xa4*, *xa5*, *Xa7* 유전자를 집적시켜 저항성을 안정적으로 향상시키는 방법도 유용할 것으로 판단된다.

## 적 요

한국 4균주와 일본 3균주에 대한 진성 저항성 유전자가 단일 혹은 복수로 집적되어 있는 근동질 저항성 유전자계통의 생육시기별 저항성 반응을 검정한 결과를 보면 다음과 같다.

1. 유평기때, 단일 진성저항성 유전자를 갖는 근동질 유전자 계통들은 한국 균주 K<sub>1</sub>균주에 대해 대부분 저항성 반응을 보인 반면, K<sub>2</sub>, K<sub>3</sub> 및 K<sub>3a</sub>는 이병성 반응을 보이는 계통들이 많았다. IRBB5(*xa5*)만이 4균주 모두에 대해 고도의 저항성을 보였다. 한편, 일본 균주 집중에 대한 반응도 한국 균주의 반응과 유사하였다.

2. 최고분얼기때, 근동질 유전자 계통들의 K<sub>1</sub>, K<sub>3a</sub> 균주에

대한 반응은 유묘기와 유사하였으며, K<sub>2</sub>, K<sub>3</sub> 균주에 대해서는 유묘기와 비교하여 중도저항성 및 저항성으로 반응하였다. 일본의 Race I, II 균주는 대부분의 근동질 유전자 계통들이 유묘기 보다 저항성 정도가 증대 되었으나, Race III 균주는 감수성으로 반응하였다. 모든 균주에 고도의 저항성을 보인 계통은 IRBB205(*xa5*), IRBB207(*Xa7*)이었다.

3. 출수기때, *Xa1*, *xa8*, *Xa10*을 보유한 계통들은 K<sub>2</sub>균주에 이병성으로 반응하였지만, 다른 근동질 유전자 계통들은 K<sub>1</sub>, K<sub>2</sub> 및 K<sub>3</sub> 균주에 대해 고도의 저항성 반응을 보였다. 이에 반해, K<sub>3a</sub>는 *Xa1*, *Xa2*, *Xa3*, *xa8*, *Xa10*, *Xa11* 및 *xa13*을 보유한 계통을 가해하였다. 일본의 Race I, II, III 균주는 최고분얼기때의 반응과 유사하였다. *xa5*를 갖는 IRBB5, IRBB105 및 IRBB205 계통은 모든 검정균주에 대해 저항성으로 반응하였다.

4. 2개 이상의 진성 저항성 유전자를 갖는 계통들은 벼 생육시기 전 과정에서 벼흰잎마름병균에 대해 저항성 정도가 현저하게 증가되었다. 결론적으로, 저항성의 안정화를 위해서는 *Xa4*, *xa5*, *Xa7* 등의 유전자의 집적이 유용할 것으로 판단된다.

## 사 사

본 논문은 바이오그린 21사업과 농촌진흥청 농업특정연구과제의 연구비 지원에 의한 결과의 일부입니다. 벼흰잎마름병 균주(T7174, T7147, T7133)를 분양해 준 일본의 농업생물자원연구소(NIAS)에 감사드립니다.

## 인용문헌

- Adhikari, T. B. and R. C. Basnyat. 1999. Virulence of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* on rice lines containing single resistance genes and gene combinations. *Plant Disease*. 83 : 46-50.
- Bai, J., S. H. Choi, G. Ponciano, H. Leung, and J. E. Leach. 2000. *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* avirulence genes contribute differently and specifically to pathogen aggressiveness. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 13 : 1322-1329.
- Choi, S. H., S. W. Lee, S. S. Han, D. K. Lee, and T. H. Noh. 2003. Identification of durable resistance genes against *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* in Korea. *Korean J. Breed.* 35 : 283-288.
- Ezuka, A., Y. Watanabe, and O. Horino. 1974. Difference in resistance expression to *Xanthomonas oryzae* between seedlings and adults of Wase Aikoku group rice varieties (1). *Bull. Tokai-Kinki Natl. Agric. Exp. Stn.* 27 : 20-25.
- Heu, S. G., D. S. Ra, and S. D. Lee. 2005. Host specific resistance of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* isolated in Korea. National Inst. of Ag. Science & Tech. Report. pp. 654-668.
- Kang, H. K. 1995. Classification of Korean isolates of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* on the basis fo their virulence to differential varieties and inheritance of resistance to bacterial leaf blight in Korean differential varieties Graduate School, Chungnam Univ. pp. 87.
- Khush, G. S., E. Bacalangco, and T. Ogawa. 1990. A new gene for resistance to bacterial blight from *O. longistaminata*. *Rice Genet. Newsl.* 7 : 121-122.
- Lee, K. S., S. Rasabandith, E. R. Angeles, and G. S. Khush. 2003. Inheritance of resistance to bacterial blight in 21 cultivars of rice. *Phytopathology*. 93 : 147-152.
- Lyer, A. S. and S. R. McCouch. 2004. The rice bacterial blight resistance gene *xa5* encodes a novel form of disease resistance. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 12 : 1348-1354.
- Noda, T. and A. Ohuchi. 1989. A new pathogenic race of *Xanthomonas campestris* pv. *oryzae* and inheritance of resistance of differential rice variety, Tetep to it. *Ann. Phytopath. Soc. Japan.* 55 : 201-207.
- Ogawa, T. 1987. Gene symbols for resistance to bacterial leaf blight. *Rice Genet. Newsl.* 4 : 41-43.
- Ogawa, T., T. Yamamoto, G. S. Khush, and T. W. Mew. 1991. Breeding of near-isogenic line of rice with single genes for resistance to bacterial blight pathogen (*Xanthomonas campestris* pv. *oryzae*). *Japan J. Breed.* 41 : 523-529.
- Ou, S. H. 1985. *Rice diseases (second edition)*. Commonwealth Mycological Institute. pp. 380.
- Park, N. B., S. J. Lim, H. Y. Kim, H. G. Hwang, B. T. Jun, and M. S. Ko. 1998. Genetic analysis of resistance to bacterial blight in Korean japonica rices. *Korean J. Breed.* 30 : 369-377.
- Rao, K. K., M. Lakshminarasu, and K. K. Jena. 2002. DNA markers and marker-assisted breeding for durable resistance to bacterial blight disease in rice. *Biotec Adv.* 20 : 33-47.
- Shin, M. S., H. T. Shin, and S. Y. Lee. 1995. A new dominant gene closely linked with *Xa1* for resistance to bacterial blight, *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*, in rice. *Korean J. Breed.* 24 : 367-371.
- Singh, S., J. S. Sidhu, N. Huang, Y. Vikal, Z. Li, D. S. Brar, H. S. Dhaliwal, and G. S. Khush. 2001. Pyramiding three bacterial blight resistance genes (*xa5*, *xa13* and *Xa21*) using marker-assisted selection into indica rice cultivar PR106. *Theor. Appl. Genet.* 102 : 1011-1015.
- Sun, X., Y. Cao, Z. Yang, C. Xu, X. Li, S. Wang, and Q. Zhang. 2004. *Xa26*, a gene resistance to *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* in rice, encodes and LRR receptor kinase-like protein. *Plant J.* 37 : 517-527.
- Vera Cruz, C. M., J. Bai, I. Oa, H. Leung, R. J. Nelson, T. W. Mew, and J. E. Leach. 2000. Predictin durability of a

- disease resistance gene based on an assessment of the fitness loss and epidemiological consequences of avirulence gene mutation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 97 : 13500-13505.
- Wakimoto, S. 1960. Classification of strains of *Xanthomonas oryzae* in the basis of their susceptibility against bacteriophages. *Ann. Phytopath. Soc. Japan.* 25 : 193-198.
- Wang, G. L., W. Y. Song, D. L. Ruan, S. Sideris, and P. C. Romald. 1996. The cloned gene *Xa21*, confers resistance to multiple *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* isolates in transgenic plants. *Mol. Plant-Microbe Intract.* 9 : 850-855.
- Yamamoto, T. and T. Ogawa. 1990. Inheritance of resistance in rice cultivars, Toyonishi, Milyang 23 and IR24 to Myanmar isolates of bacterial leaf blight pathogen. *Japan Agricultural Research Quarterly.* 24 : 74-77.
- Yoshimura, A., T. W. Mew, G. S. Khush, and T. Omura. 1983. Inheritance of resistance to bacterial blight in rice cultivar Cas 209. *Phytopathology.* 74 : 773-777.
- Yoshimura, S., U. Yamanouchi, T. Katayose, S. Toki, Z. X. Wang, I. Kono, N. Kurata, M. Yano, N. Iwata, and T. Sasaki. 1998. Expression of *Xa1*, a bacterial blight-resistance gene in rice, is induced by bacterial inoculation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 95 : 1663-1668.
- Yun, M. S., E. J. Lee, and Y. S. Cho. 1985. Pathogenic specialization of the bacterial leaf blight pathogen, *Xanthomonas campestris* pv. *oryzae* : Race classification based on reactions of Korean differential varieties. *Korean J. Plant Prot.* 24 : 97-101.