

## NGHIÊN CỨU CHỨC NĂNG TALOME CỦA VI KHUẨN *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* GÂY BỆNH BẠC LÁ

Trần Tuấn Tú<sup>1</sup> và Phạm Xuân Hội<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Bộ môn Bệnh học Phân tử Thực vật, Viện Di truyền Nông nghiệp, Viện Khoa học Nông nghiệp Việt Nam

### TÓM TẮT

TAL effector là một protein tiết loại 3 đặc trưng cho chi *Xanthomonas* gây bệnh rộng rãi trên nhiều loại cây trồng khác nhau và chúng có vai trò quyết định trong tương tác đặc hiệu vi khuẩn và cây chủ. Các nghiên cứu gần đây cho thấy chỉ một vài TAL effector riêng lẻ có khả năng quyết định độc tính của vi khuẩn *Xanthomonas* thông qua việc hoạt hóa các gen nhiễm. Trong nghiên cứu này chúng tôi tiến hành giải trình tự hệ gen và phân lập đầy đủ TAL effector của 1 chủng Xoo và tiến hành nghiên cứu độc tính riêng rẽ của từng TAL effector. Kết quả nghiên cứu cho thấy có ít nhất 3 TAL effector có độc tính khi tiến hành lây nhiễm trên giống lúa Azucena. Hai trong số 3 TAL effector có độc tính có gen đích là *OsSWEET14* là một gen nhiễm điển hình của vi khuẩn bạc lá trên lúa. Gen thứ 3 có hai gen đích trong đó 1 gen đã biết là *OsTFX1* và 1 gen mới được tạm gọi là *UPTAL2* (thuộc nhóm mã hóa nhân tố phiên mã ERF). Nghiên cứu này của chúng tôi gợi mở khả năng khám phá chức năng toàn bộ hệ TAL effector (TALome) của vi khuẩn *Xanthomonas*, xác định các TAL effector có độc tính làm cơ sở cho công tác chọn tạo giống kháng bạc lá trong các bước tiếp theo.

**Từ khóa:** bệnh bạc lá, chọn tạo giống kháng, TAL effector, TALome, tương tác vi sinh vật-cây trồng, gen kháng, gen nhiễm.

### I. MỞ ĐẦU

TAL (transcription activator-like) effector được tiêm vào tế bào cây chủ dựa trên hệ thống tiết loại III của các loài vi khuẩn *Xanthomonas*. Các TAL effector xâm nhập vào nhân tế bào cây chủ và có khả năng bám đặc hiệu vào trình tự promoter của cây chủ và hoạt hóa biểu hiện các gen đích giúp thúc đẩy quá trình lây nhiễm của vi khuẩn (giúp tăng sinh hoặc giúp vi khuẩn di chuyển xa hơn trong cây chủ hoặc cung cấp dinh dưỡng cho vi khuẩn...). Các TAL effector có vai trò quan trọng trong tương tác giữa *Xanthomonas* và cây chủ tùy thuộc vào chức năng của các gen đích trong cây chủ, nếu gen đích là gen nhiễm (susceptibility *S* gene, cần thiết cho quá trình lây nhiễm) thì vi khuẩn có khả năng gây bệnh, ngược lại nếu gen đích là gen kháng (resistance *R* gene) thì cây chủ có khả năng kháng bệnh. Trong thực tế đột biến trên vùng promoter của gen nhiễm khiến các TAL effector không có khả năng bám và tăng cường biểu hiện gen nhiễm, kết quả cây kháng bệnh ví dụ như các gen kháng *xa13* và *xa25* (Chu *et al.*, 2006; Yang *et al.*, 2006).

Khả năng bám đặc hiệu của TAL effector được quyết định dựa trên trật tự vùng trung tâm của protein này với các trình tự amino acid

giống nhau được lặp lại liên tục ngoại trừ hai vị trí thứ 12 và 13 là hai vị trí siêu biến đổi (Repeat Variable Diresidue, RVD). Kể từ năm 2009, tương tác đặc hiệu giữa RVD và các acid nucleic, cụ thể NI = A, HD = C, NG = T, NN = R (G hoặc A), và NS = N (A, C, G, hay T) đã được công bố bởi hai nhóm nghiên cứu độc lập (Boch *et al.*, 2009; Moscou và Bogdanove, 2009). Phát hiện này có ý nghĩa to lớn vì kể từ đây dựa trên trình tự của chuỗi RVD các nhà khoa học có thể dự đoán các gen đích của vi khuẩn *Xanthomonas*, kết hợp với dữ liệu transcriptome hoặc RNAseq và phản ứng giữa cây chủ và vi khuẩn các nhà khoa học có thể dự đoán/phân lập các gen kháng/nhiễm mới. Ngoài ra với công nghệ chỉnh sửa hệ gen (genome editing) dựa trên hiểu biết về mối tương tác giữa TAL effector và gen nhiễm các nhà khoa học đã có thể tạo ra các gen kháng mới từ đó làm cơ sở chọn tạo các giống kháng nhiễm vi khuẩn *Xanthomonas*, ví dụ như nhóm tác giả Mỹ đã tác động lên promoter của một gen nhiễm đã được nghiên cứu kỹ (*OsSWEET14*) để tạo ra giống lúa kháng *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* (Li *et al.*, 2012).

Trong nghiên cứu này chúng tôi trình bày phương pháp thu nhận trình tự TALome của vi khuẩn bạc lá từ trình tự hệ gen và phân

lập từng TAL effector riêng lẻ cũng như phân tích chức năng của từng TAL effector riêng lẻ của vi khuẩn bạc lá. Kết quả này gợi mở một khả năng kiểm tra toàn bộ hệ TALome của vi khuẩn bạc lá đại diện của Việt Nam từ đó tạo cơ sở cho việc biên tập hệ gen phục vụ công tác tạo giống kháng bạc lá phổ rộng và bền vững tại Việt Nam.

## II. VẬT LIỆU VÀ PHƯƠNG PHÁP THÍ NGHIỆM

### 2.1. Vật liệu

Nghiên cứu sử dụng nguồn vi khuẩn gây bệnh bạc lá được cung cấp bởi phòng thí nghiệm thuộc Trung tâm Nghiên cứu vì sự phát triển IRD, cộng hòa Pháp. Giống lúa chuẩn nhiễm được sử dụng là giống lúa japonica: Azucena. Các hóa chất thiết bị nghiên cứu sinh học phân tử được cung cấp từ các hãng Invitrogen, Sigma, Qiagen... Giải trình tự hệ gen vi khuẩn được cung cấp dịch vụ bởi phòng thí nghiệm của Viện Nghiên cứu Icahn, New York-Mỹ theo hệ thống Pacbio sequencer. Giải trình tự vector được cung cấp dịch vụ bởi công ty Beckman Coulter Genomics theo phương pháp Sanger.

### 2.2. Phương pháp thí nghiệm

#### 2.2.1. Giải trình tự hệ gen vi khuẩn bạc lá

Vi khuẩn bạc lá được nuôi cấy trên môi trường PSA đặc có bổ sung kháng sinh gentamycin (20mg/l) để thu được khuẩn lạc đơn trước khi nuôi cấy để thu sinh khối lớn. DNA của vi khuẩn được thu nhận bằng kit tách chiết DNA tổng số Blood & Cell Culture DNA Midi Kit của hãng Qiagen (Cat. No. 13343). DNA tổng số được kiểm tra bằng điện di xung dây 2 chiều trước khi chuẩn bị thư viện cho giải trình tự hệ gen bằng hệ thống giải trình tự Pacbio. Việc lắp ghép dữ liệu giải trình tự được cung cấp bởi Viện Nghiên cứu Icahn. Hệ genome vi khuẩn của được chú thích và so sánh bằng công cụ mở trên các website: <http://rast.nmpdr.org/> và <https://benchling.com/>.

#### 2.2.2. Trích xuất TALome của vi khuẩn bạc lá

Kết quả giải trình tự hệ gen của vi khuẩn bạc lá được sử dụng để trích xuất trình tự RVD và trình tự nucleotide được thực hiện bằng phần mềm AnnoTALE và được kiểm tra bằng phương pháp Southern Blot để xác định số lượng và kích thước chính xác của từng thành viên.

#### 2.2.3. Phân lập TAL effector của vi khuẩn bạc lá

Các TAL effector của vi khuẩn bạc lá được sàng lọc bằng phản ứng PCR với cặp mồi đặc hiệu từ thư viện pSKX1/TAL-BamHI đã làm giàu nhờ thao tác cắt đồng thời hệ gen vi khuẩn với 3 enzyme cắt giới hạn là BamHI, SfoI và ApaII. Các khuẩn lạc dương tính được tách plasmid, kiểm tra lại với phản ứng cắt giới hạn bằng enzyme BamHI trước khi giải trình tự vùng N và C cũng như vùng trung tâm với phương pháp giải trình tự Sanger.

#### 2.2.4. Tải nạp TAL effector vào vi khuẩn *Xanthomonas oryzae* X11-5A

DNA plasmid chứa phân đoạn mã hóa TAL effector sau khi kiểm tra trình tự được biến nạp vào vi khuẩn *E. coli* chủng S17.1 và tiếp đó được tải nạp vào vi khuẩn *Xanthomonas oryzae* X11-5A bằng phương pháp bi-parent conjugation (Verdier *et al.*, 2012).

#### 2.2.5. Đánh giá độc tính của TAL effector

Độc tính của TAL effector riêng lẻ được đánh giá bằng phương pháp cắt đầu lá lúa Azucena ở giai đoạn sinh dưỡng (30 ngày sau gieo hạt) với dung dịch vi khuẩn Xo X11-5A tải nạp ( $OD_{600} = 0.2$ ). Vết bệnh được đo tại thời điểm 15 ngày sau khi lây nhiễm, thí nghiệm được tiến hành lặp lại 6 lần, mỗi lần trên ít nhất 8 cây (2 lá mỗi cây). Kết quả được xử lý thống kê và xây dựng đồ thị trên phần mềm Graphpad Pism 6.

#### 2.2.6. Dự đoán gen đích của TAL effector

Trình tự bám và danh sách gen đích của các TAL effector được tính toán dựa trên phần mềm TALvez 3.1 và TAL Effector Nucleotide Targeter 2.0.

Bảng 1. Danh sách và trình tự mỗi sử dụng trong nghiên cứu

Tên mỗi	Trình tự	Chú thích
pthXo1-nt-Fw1	GCAGCTTCAGCGATCTGCTC	Southern blot và sàng lọc thư viện
pthXo1-nt-rev1	TGGACCTCTCAACTCTCCCGCCA	
pSKX1-For	GGCACGACAGTTTCCCGAC	Giải trình tự plasmid tái tổ hợp <sup>(1)</sup>
pSKX1-REV	GGGCACCAATAACTGCCTTA	
talc-repeat-rev	GCCGGATCAGGGCGAGATAACT	Giải trình tự plasmid tái tổ hợp <sup>(2)</sup>
talc-repeat-FW	CACTGACGGGTGCCCCCTGAA	
TFX1-For	ACTGCCTCTCACCTCCAAGC	SqRT-PCR
TFX1-REV	GGTAGGCGTCATCTGTGCTG	
ERF-Rev	CTTGTTGGTGGTGTGGTCTC	
ERF-For	GCGCGGCGCCAACGCCGTCC	

<sup>1</sup>: giải trình tự vùng N và C của TAL effector; <sup>2</sup>: giải trình tự vùng trung tâm của TAL effector

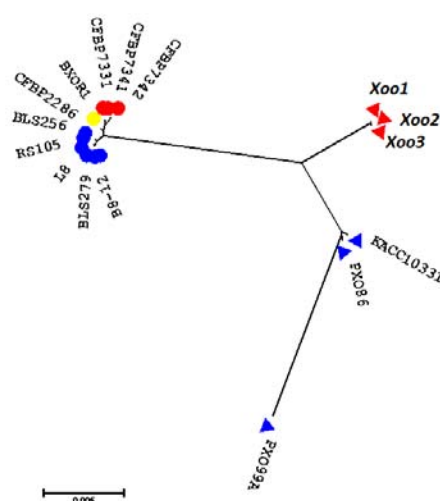
### III. KẾT QUẢ VÀ THẢO LUẬN

#### 3.1. Giải trình tự hệ gen và TALome của vi khuẩn bạc lá

Trình tự hệ gen của 3 chủng vi khuẩn *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* (*Xoo* 1, *Xoo* 2 và *Xoo* 3) được tiến hành giải trình tự bằng phương pháp Pacbio sequencing. Phương pháp này sử dụng công nghệ đọc trình tự thời gian thực trên từng phân tử DNA (single molecule, real-time: SMRT sequencing) cho phép đọc trình tự các phân đoạn DNA có kích thước lên đến 20 kb. Phương pháp này cho phép thu nhận trình tự hệ gen chất lượng rất tốt, độ chính xác rất cao đặc biệt là các vùng có độ lặp lại lớn (do có khả năng đọc rất dài) và đặc biệt thích

hợp cho các hệ gen nhỏ của vi khuẩn. Sử dụng phương pháp này nhóm tác giả A. Bogdanoye đã thu nhận được trên 10 hệ gen của vi khuẩn *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzicola* (Wilkins *et al.*, 2015) và chú thích lại một số sai sót do giải trình tự hệ gen trước đó của vi khuẩn *Xoo* PXO99<sup>A</sup> (Sebra *et al.*, 2015).

Sơ bộ phân tích kết quả chúng tôi nhận thấy chất lượng giải trình tự rất tốt, hệ gen được lắp ghép trong 1 contig duy nhất cho cả 3 vi khuẩn với kích thước xấp xỉ 4,7 Mb và thành phần GC xấp xỉ 63,9%, số lượng RNAs (ARN nhỏ) là 59 và số lượng gen mã hóa cho 3 chủng lần lượt là 4442, 4517 và 4530.



Hình 1. Cây quan hệ phát sinh giữa các chủng vi khuẩn *Xanthomonas oryzae* được xây dựng dựa trên so sánh trật tự nucleotide của 31 gen giữ nhà bằng phần mềm Mega 6.0

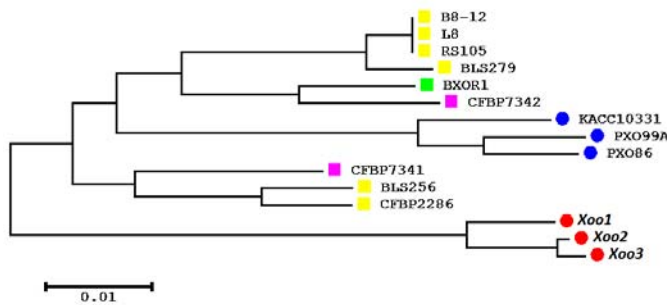
Nhằm so sánh hệ gen của 3 chủng vi khuẩn trong nghiên cứu này với các trình tự hệ gen của vi khuẩn *Xanthomonas oryzae* đã công bố trước đây, trình tự 31 gene giữ nhà (house keeping gene) của các chủng đã được thu nhận bằng phân mềm AMPHORA sau đó được ghép nối lại thành 1 trình tự duy nhất gọi là trình tự các gen giữ nhà và tiến hành so sánh trình tự, xây dựng cây quan hệ phát sinh trên phần mềm Mega 6.0. Kết quả cho thấy 3 trình tự hệ gen của chúng tôi nằm riêng biệt khỏi nhóm vi khuẩn *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzicola* và nằm khá gần nhóm vi khuẩn *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* khác của châu Á (hình 1). Kết quả này cho thấy có sự phân biệt khá rõ giữa 2 nhóm vi khuẩn *Xoo* và *Xoc* ngay trong các gen giữ nhà của chúng.

**3.2. Phân lập TAL effector của vi khuẩn bạc lá**

Bằng cách sử dụng phần mềm AnnoTALE, chúng tôi đã thu nhận được trình tự RVD và trình tự nucleotide TALome của cả 3 chủng vi khuẩn. Theo đó với mỗi chủng vi khuẩn đều có 9 Tal effector trong mỗi TALome với kích thước tối đa là 25,5 repeat

cho mỗi hệ TALome. Đây là sự khác biệt so với các hệ TALome được công bố trước đó do số lượng tương đối ít (thông thường từ 16-19 TAL effector cho vi khuẩn *Xoo* và 26-30 cho vi khuẩn *Xoc*). Để khẳng định kết quả này, thí nghiệm Southern Blot đã được tiến hành cho 2 chủng *Xoo* 1 và *Xoo* 2. Hình ảnh thu được của phản ứng lai với mỗi đặc hiệu thiết kế trên vùng C của TAL effector cho phép chúng tôi khẳng định số lượng và kích thước TAL effector của từng chủng trùng khớp với kết quả phân tích bằng phần mềm AnnoTALE.

Tiến hành so sánh sơ bộ tổng thể vùng N và C của các TAL effector trong TALome của 3 chủng vi khuẩn trong nghiên cứu này với TALome của các chủng *Xanthomonas oryzae* đã công bố bằng phần mềm Mega 6.0 chúng tôi nhận thấy 3 chủng vi khuẩn trong nghiên cứu này tạo thành 1 nhóm riêng so với các vi khuẩn *Xanthomonas oryzae* khác và nhóm gần gũi của nó là 3 chủng vi khuẩn *Xoc* gồm 1 chủng châu Phi và 2 chủng Đông Nam Á (hình 2). Đây là điều không quan sát thấy khi so sánh hệ genome của cả 3 chủng trong nghiên cứu với các chủng *Xanthomonas oryzae* đã công bố (hình 1).



Hình 2. Kết quả so sánh trật tự nucleic của vùng N và C giữa các chủng vi khuẩn *Xanthomonas oryzae* bằng phần mềm Mega 6.0

Để tiến hành đánh giá độc tính riêng rẽ của từng TAL effector chúng tôi đã tiến hành xây dựng thư viện TAL effector làm giàu bằng kỹ thuật cắt đồng thời gDNA tổng số của từng chủng với 3 enzyme cắt giới hạn và nhân dòng trực tiếp trong vector biểu hiện tại vị trí *Bam*HI. Phương pháp này giúp chúng tôi rút ngắn được thời gian do không cần sàng lọc thư viện plasmid tái tổ hợp với số lượng lớn do phân đoạn TAL effector đã được làm giàu theo tính toán lý thuyết là 60-70%. Kết quả thực nghiệm cho thấy 25-30% khuẩn lạc sàng lọc mang phân đoạn TAL effector (đương tính với

phản ứng PCR bằng mỗi đặc hiệu thiết kế trên đầu N). Đây là kết quả rất tốt nếu so sánh với một số phương pháp khác như PCR (bị hạn chế do cấu trúc lặp tại vùng trung tâm của TAL effector) hay các phương pháp tạo thư viện thông thường (dưới 0,1%).

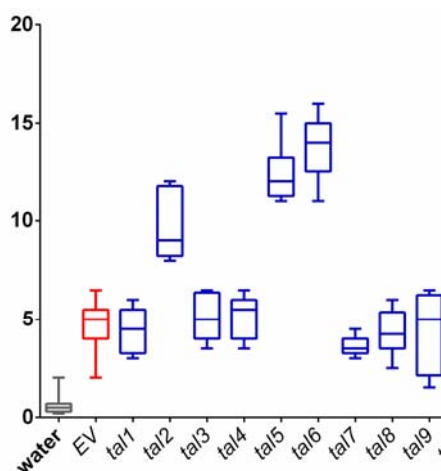
**3.3. Phân tích chức năng của các TAL effector**

TALome của chủng *Xoo* 1 đã được chúng tôi phân lập hoàn toàn trong vector biểu hiện và tiến hành tải nạp vào chủng vi khuẩn *Xo* X11-5A. Đây là chủng *Xanthomonas oryzae* đặc biệt do trong hệ gen không mang

bất kỳ TAL effector nào và có độc lực yếu trong thí nghiệm cấy đầu lá trên giống chuẩn nhiễm được sử dụng là Azucena. Chúng X11-5A do không có TAL effector tự thân nên khi được tải nạp TAL effector từ vi khuẩn *Xanthomonas oryzae* khác sẽ thể hiện chính độc tính của TAL effector tải nạp (Verdier *et al.*, 2012).

Kết quả thí nghiệm lây nhiễm bằng phương pháp cấy đầu lá trên giống Azucena cho thấy chỉ có 3 TAL effector của chủng *Xoo* 1 có khả năng tăng cường độc tính cho vi khuẩn X11-5A tải nạp so với vi khuẩn gốc (hình 3). Tiến hành phân tích trật tự bám và dự đoán gen đích cho từng TAL effector với phần mềm Talvez 3.1 và Tal targetter 2.0 cho thấy 2 TAL effector 5 và 6 có cùng gen đích là *OsSWEET14* tuy nhiên với hai trình tự EBE độc lập. Đây là kết quả thú vị vì gene *OsSWEET14* được biết là gen nhiễm được

nguyên cứu tốt nhất cho vi khuẩn bạc lá và là gen đích của nhiều chủng vi khuẩn bạc lá khi gây bệnh trên lúa. Tuy nhiên đây là lần đầu tiên chúng ta thấy 1 chủng vi khuẩn có khả năng tác động đến 2 vị trí khác nhau trên vùng promoter của gen nhiễm này trên cây lúa. Riêng với trường hợp TAL effector còn lại (số 2) thì trong danh sách gen đích không có gen nào được thông báo trước đó có vai trò trong quá trình lây nhiễm của vi khuẩn. Tuy nhiên khi kiểm tra danh sách và đối chiếu với dữ liệu biểu hiện gen tổng số và kiểm tra lại bằng phương pháp sqRT-PCR chúng tôi đã phát hiện được 1 gen đích tiềm năng là *OsTFXI* là gen đích của TAL effector *pthXo6* đã công bố trước đó. Ngoài ra còn 1 gen có tiềm năng thuộc nhóm gen mã hóa cho nhân tố phiên mã ERF, các kết quả nghiên cứu tiếp theo sẽ được trình bày trong một công bố khác.



Hình 3. Kết quả lây nhiễm nhân tạo bằng phương pháp cấy đầu lá các chủng vi khuẩn X11-5A tải nạp ở 15 ngày sau khi lây nhiễm (Graphpad Prism 6.0)

#### IV. KẾT LUẬN

Kết quả nghiên cứu của chúng tôi khẳng định khả năng tiếp cận phương pháp giải trình tự hệ gen mới Pacbio. Trong nghiên cứu này chúng tôi đã đề xuất một phương pháp mới nhằm phân lập từng TAL effector riêng rẽ, cho phép nhanh chóng nghiên cứu độc tính của từng TAL effector. Đây là một bước tiếp cận giúp chúng tôi có thể nhanh chóng nghiên cứu và xác định được vai trò của từng TAL effector riêng lẻ trong tương tác giữa vi khuẩn *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* với cây chủ.

Kết quả nghiên cứu cũng gợi ý cho chúng tôi khả năng có thể thu nhận được một bức tranh toàn cảnh về TALome cho quần thể vi khuẩn bạc lá ở Việt Nam nhằm tạo cơ sở cho việc nghiên cứu tương tác giữa vi khuẩn bạc lá và cây lúa ở nước ta, ngoài ra còn phục vụ trực tiếp cho công tác tạo giống kháng bạc lá.

#### TÀI LIỆU THAM KHẢO

1. Boch, J., Scholze, H., Schornack, S., Landgraf, A., Hahn, S., Kay, S., Lahaye, T., Nickstadt, A., and Bonas, U., 2009.

- Breaking the code of DNA binding specificity of TAL-type III effectors. *Science*, 326:1509-1512.
2. Chu, Z., Yuan, M., Yao, J., Ge, X., Yuan, B., Xu, C., Li, X., Fu, B., Li, Z., Bennetzen, J. L., Zhang, Q., and Wang, S., 2006. Promoter mutations of an essential gene for pollen development result in disease resistance in rice. *Genes Dev.*, 20:1250-1205.
  3. Li, T., Liu, B., Spalding, M. H., Weeks, D. P., and Yang, B., 2012. High-efficiency TALEN-based gene editing produces disease-resistant rice. *Nat. Biotechnol.*, 30:390-392.
  4. Moscou, M. J., and Bogdanove, A. J., 2009. A simple cipher governs DNA recognition by TAL effectors. *Science.*, 326:1501
  5. Sebra, R. P., Salzberg, S. L., Carpenter, S. C. D. D., Wang, L., Booher, N. J., Bogdanove, A. J., and Leach, J. E., 2015. Single molecule real-time sequencing of *Xanthomonas oryzae* genomes reveals a dynamic structure and complex TAL (transcription activator-like) effector gene relationships. *Microb. Genomics.*, 1 (4): Doi: 10.1099/mgen.0.000032.
  6. Verdier, V., Triplett, L. R., Hummel, A. W., Corral, R., Cernadas, R. A., Schmidt, C. L., Bogdanove, A. J., and Leach, J. E., 2012. Transcription activator-like (TAL) effectors targeting OsSWEET genes enhance virulence on diverse rice (*Oryza sativa*) varieties when expressed individually in a TAL effector-deficient strain of *Xanthomonas oryzae*. *New Phytol.*, 196:1197-1207.
  7. Wilkins, K. E., Booher, N. J., Wang, L., and Bogdanove, A. J., 2015. TAL effectors and activation of predicted host targets distinguish Asian from African strains of the rice pathogen *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzicola* while strict conservation suggests universal importance of five TAL effectors. *Front. Plant Sci.*, 6:536.
  8. Yang, B., Sugio, A., and White, F. F., 2006. Os8N3 is a host disease-susceptibility gene for bacterial blight of rice. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 103:10503-10508.

## ABSTRACT

### Talome functioning by *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* causing rice bacterial leaf blight

TAL effector is an excretion protein 3, which becomes specific to *Xanthomonas* genus. The bacteria caused serious diseases to various crop species with specific host-pathogen relationship. Recent studies showed that some individual TAL effectors could identify the virulence by *Xanthomonas* through inducing susceptible genes. In the study, genome sequencing and TAL effectors' identification were carried out with particular virulence in each effector. At least three TAL effectors induced the virulence in case of Azucena genotype inoculated by Xoo. Of three effectors, two exhibited their virulence, which controlled by OsSWEET14 gene. The third one related two target genes as OsTFX1 and one new gene UPTAL2 (belonging to transcription factor of ERF). The study will help us detect the function of whole TAL effector (TALome) of *Xanthomonas*, identify TAL effectors with highly toxic virulence, and help rice breeders improve bacterial blight resistant rice varieties.

**Keywords:** bacterial blight, host-pathogen relationship, resistance genes, susceptible genes, TAL effector, TALome

**Người phản biện:** TS. Khuất Hữu Trung