

植物抗病虫与抗逆

唐威华^{1,2,*}, 冷冰^{1,2}, 何祖华^{1,2,*}

¹中国植物生理与植物分子生物学学会, 上海200031; ²中国科学院上海植物生理生态研究所, 上海200032

植物的生物与非生物胁迫反应一直是植物科学前沿热点领域, 为生命科学的发展提供了新理论、新工具。另一方面, 本领域研究成果与农业生产应用联系紧密, 由该领域转化的作物抗病抗虫和抗逆性改良是农作物育种的关键目标, 是保障农作物高产稳产的重要途径。

1 植物抗病虫与抗逆的研究发展现状

1.1 国际上近五年来的新理论与新技术

植物抗病(免疫)领域近五年发展更为活跃, 在模式植物拟南芥的病原菌相关分子模式诱导的免疫反应(pathogen-associated molecular patterns-triggered immunity, PTI)和效应因子诱导的免疫反应(effector-triggered immunity, ETI)的研究方面均产生了许多重要的进展, 发表了多篇《Nature》、《Science》和《Cell》的文章, 延续了这两个领域的发展。同时对植物免疫的系统诱导或长距离感知也鉴定了一些重要的分子, 提出了新的模型。越来越多的证据表明尽管植物和动物在免疫系统上有很大差异, 却用了保守的NLR家族蛋白作为细胞内免疫受体。基于重要病原菌/共生菌基因组测序的基础, 提出了植物-微生物互作的“microbiome”或“microbiota”的新理论与研究技术体系(Bai等2015)。德国马普所Paul Schulze-Lefert教授和美国北卡州立大学的Jeff Dangl团队是这方面的开创者。而美国杜克大学董欣年团队创造性地发现植物生物钟和氧化还原反应的节律变化调控植物的免疫反应(Zhou等2015), 以及细胞核孔蛋白运输的选择在ETI中起重要作用(Gu等2016)。最近该团队发现了蛋白翻译效率在植物免疫调控中起重要的作用(Xu等2017a, b)。

病原致病机制方面有一系列重要成果, 美国密西根州立大学何胜洋团队揭示质外体水环境对于病原细菌致病性至关重要(Xin等2016)。西班牙Antonio Di Pietro团队揭示一个非常有趣的病原真菌识别寄主的机制, 已经失去有性生殖的病原真菌尖孢镰刀菌*Fusarium oxysporum*采用真菌性激素受体感受寄主番茄根分泌的过氧化物酶活性, 从而引导真菌趋向寄主根系生长(Turrá等2015)。

此外, 近年来siRNA参与植物免疫受到很大关注, 美国加州大学河边分校金海翎团队明确了siRNA可以作为真菌效应子干扰植物免疫, 这些研究为植物免疫提供了新的研究思路(Weiberg等2013)。

在作物方面, 研究主要集中在水稻、小麦、玉米和大豆等抗病性上, 克隆了多个抗病性基因, 并在作物的抗病分子育种上取得了重要进展。美国堪萨斯州立大学Bikram Gill团队首次克隆了抗小麦赤霉病QTL基因*Fhb1*, 其具有重要的育种应用潜力(Rawat等2016)。而英国约翰英纳斯中心的研究团队提出的“MutRenSeq”快速克隆植物抗病基因的新方法有望用于水稻、玉米等农作物的抗病新基因的高效发掘(Steuernagel等2016)。

作物虫害是影响作物产量和品质的关键因素。目前已经从水稻、小麦和大豆等作物中筛选到了一批抗虫的种质资源, 定位了多个抗虫基因。其中水稻生产中危害最严重的是稻飞虱。目前为止, 国际上已报道了30个抗褐飞虱的主效基因、9个抗白背飞虱基因位点以及1个抗灰飞虱主效位点, 发现了14个抗水稻叶蝉基因(*Glh1~14*)。除了我国的科学家, 在国际上还只克隆了一个抗褐飞虱基因*Bph26*以及2个抗蚜虫基因*Mi-1.2*和*Vat*。

植物非生物互作领域最具挑战的前沿问题仍是寻找非生物胁迫(干旱、盐和极端温度)的原初感应分子(sensor)和重要抗逆基因, 这在过去几年中已取得显著进展(Zhu 2016)。延续以往研究上的优势, 国际上多个团队在逆境感应的ABA受体结构、逆境响应的表观遗传调控等方面取得了重要的进展。此外, 美国杜克大学裴真明团队鉴定质膜定位钙通道OSCA1为高渗感应分子(osmosensor), 可能是渗透胁迫的原初感应分子(Yuan等2015)。与此类似, 美国华盛顿大学Haswell团队发现的离子通道MSL8可能为机械张力感应分子(mechanosensor)。

收稿 2017-04-02 修定 2017-06-22

资助 国家《七大作物育种专项》(2016YFD0100600)和《转基因动植物新品种培育专项》(2016ZX08009-003)。

* 共同通讯作者(E-mail: whtang@sibs.ac.cn; zhhe@sibs.ac.cn)。

而英国剑桥大学的Philip Wigge实验室鉴定认为H2A.Z可能是植物高温感应的主要因子(Kumar和Wigge 2010)。除了具体的感应分子鉴定,过去五年的特点还在于将胁迫感应的网络从细胞膜拓展到内质网和叶绿体等。在农作物的抗非生物胁迫机理方面近五年也取得多项重要进展。此外,国际上抗逆作物分子育种也取得了重要进展,尤其是孟山都公司抗干旱转基因玉米已商业化种植。

1.2 国内近五年来的新理论与新技术

国内本领域已基本与国际前沿并行,有些方面处于国际领先。在植物免疫机制研究上,中国科学院遗传发育研究所周俭民团队的研究丰富了病原菌效应子功能机制与植物免疫受体结构分析。中国科学院上海植物生理生态研究所何祖华团队系统揭示了植物抗病反应与发育激素途径的互作。在重要作物抗病性调控与分子育种上,何祖华团队长期的研究解析了水稻广谱与持久抗稻瘟病位点*Pigm*的分子机制。中国农业大学徐明良团队首次鉴定了抗玉米丝黑穗病QTL基因。中国农业科学院万建民团队成功克隆水稻抗条纹叶枯病基因*STVII*。中国科学院微生物研究所和遗传发育研究所合作团队利用基因组编辑技术获得了抗白粉病的六倍体小麦。我国在作物尤其是水稻抗虫方面的研究也处于国际领先水平,武汉大学何光存团队、中国农业科学院万建民团队等在水稻抗稻飞虱系列基因发掘上取得了重大突破。这些基因的发掘将加快我国作物的抗病虫分子育种。

在植物抗逆机制方面,我国聚集了包括中国科学院上海植物逆境生物学研究中心、中国农业大学、华中农业大学等众多研究团队,在抗逆分子生物学、表观遗传等方面处于国际领先地位。而且在作物抗逆分子育种上也取得重大进展。中国科学院植物研究所种康团队鉴定了水稻耐冷COLD1蛋白,可能为冷感应钙通道。中国科学院上海植物生理生态研究所林鸿宣等团队克隆了非洲稻抗高温QTL基因*TTI*,通过高效清除变性蛋白从而提高抗热性的新机理;也证明ERECTA受体激酶为一个抗高温QTL,通过抑制细胞死亡提高作物对不同逆境的抗性。这为作物抗逆性改良奠定了基础。

1.3 近五年来学科重大项目、最新进展在产业发展中的重大应用成果

本领域在国际上有多个不同的重大研究计划,

而有关抗性分子育种主要有大型的生物种业公司参与。总体上,很多新的概念与研究技术还是由国际上的一些重要研究所建立和发展。

我国继“十二五”的多个“973”项目如“主要粮食作物重大病害控制的基础研究”、“植物免疫机制与作物抗病分子设计的重大基础理论”、“害虫暴发成灾的遗传与行为机理”、“作物应答盐碱胁迫的分子调控机理”和“作物水分高效利用机理与调控的基础研究”等国家项目外,相继开展了国家“植物抗病虫基因的克隆与功能验证”等。中国科学院也前瞻性地部署了“作物病虫害的导向性防控——生物间信息流与行为操纵”战略先导性专项(B类):以作物-病原微生物之间的相互作用为研究对象,力图在深入探索物种之间信息识别、解码和传递的基础研究成果上,发展和提出创新、高效和绿色的作物病虫害防控新技术与新策略,从而突破目前病虫害防治工作中手段单一、环境危害严重等技术障碍;以及“分子模块设计育种创新体系”战略先导性专项(A类):系统解析控制作物抗病抗逆等稳产性状的遗传调控网络,明确对稳产有重要贡献的分子模块,为作物稳产分子设计育种提供含有目标模块的育种材料。2016年国家重点研发计划——“七大农作物育种”专项“主要农作物抗病虫抗逆性状形成的分子基础”项目启动,重点围绕主要作物对重要病虫害、主要逆境因子的抗性基因,阐明其功能机制;解析这些抗病虫抗逆性状形成的分子遗传机制及调控网络;提出重要抗性目标改良的分子遗传途径;建立我国主要农作物多抗育种的理论与技术体系,占据作物多抗分子育种的国际领先地位。这些项目的实施将系统提高我国在这些领域的国际水平与话语权。

2 国内外研究进展的比较分析

2.1 国际上本领域学科发展状况和趋势

植物的生物与非生物互作领域将继续保持植物科学前沿领域地位。鉴于全球气候变化,植物病虫害的演变加剧,危害的地区与严重度也将加强。此外,作物逆境因子如高温、干旱等也将进一步限制农业生产。对植物抗生物与非生物逆境的机制研究、基因发掘与分子育种也提出了更迫切的需求。从国际发展趋势来看,在基础研究上将更侧重于组学的方法,包括基因组测序,结合转录组、蛋

白质组和代谢组分析, 解析植物抗病虫害抗逆的调控网络, 同时也具有将抗逆与生长发育调控网络协同的趋势。在实际应用上, 在玉米、小麦、大豆、土豆、棉花和番茄等作物的抗性改良上将有重大投入与产出。在一些研究理念如“植物免疫进化”、“microbiota”等方面得到进一步发展。

2.2 比较分析我国与国际本领域学科的发展水平、战略需求和研究方向

如上所述, 我国在主要作物(水稻、玉米、小麦和棉花等)的抗病虫害、抗逆分子解析与育种应用上已经形成了引领国际水平的研究优势。今后植物科学在这些领域的发展将进一步强化这种研发优势, 也将进一步发展主要由我国科学家倡导的抗性-产量交互作用与协调(crosstalk, trade-offs)的研究理念, 更加符合国家主要农作物改良的重大需求。我国的研究将更加注重实际应用与重要农艺性状的分子解析, 包括作物资源(野生资源)的发掘与优良基因的鉴定与利用。针对作物分子改良, 我国将更加注重抗病虫害、抗逆与产量性状的模块平衡, 达到高产稳产的育种目标。

3 展望与对策

根据我国植物科学发展现状与农业所面临的问题, 作物重大病虫害(水稻稻瘟病、纹枯病、稻曲病, 小麦锈病、赤霉病、白粉病, 玉米茎腐病, 大豆胞囊线虫, 油菜菌核病, 水稻稻飞虱和螟虫等)、主要逆境因子(干旱、盐碱、高温和低温)抗性的改良是今后很长时间的国家战略需求。在相应的国家重大项目的组织与支持下, 对这些方面的研究将更为关注, 并将出现许多重大的理论与技术的突破。在基础研究领域, 我国的目标是将在植物免疫、植物免疫-发育互作、植物逆境响应机制、逆境反应的表观遗传调控与记忆、分子网络调控等领域取得重要突破, 引领学科发展。而在应用基础领域, 将在作物广谱抗病性、作物抗虫(尤其螟虫与蚜虫)、抗高温低温、抗旱等基因发掘与分子育种上取得重要进展, 一批多抗新作物品种将实现商业化。但另一方面, 我国作物分子改良的瓶颈是缺乏国际竞争力的种业公司, 需要在10年内形成有国际竞争力和重要影响的种业公司, 消

化吸收我国的研究成果。因此, 大企业的培育与发展是生物种业产业化的必由之路。

参考文献

- Bai Y, Müller DB, Srinivas G, Garrido-Oter R, Potthoff E, Rott M, Dombrowski N, Münch PC, Spaepen S, Remus-Emsermann M, et al (2015). Functional overlap of the *Arabidopsis* leaf and root microbiota. *Nature*, 528: 364–369
- Gu YN, Zebell SG, Liang ZZ, Wang S, Kang BH, Dong XN (2016). Nuclear pore permeabilization is a convergent signaling event in effector-triggered immunity. *Cell*, 166: 1526–1538
- Jones JDG, Vance RE, Dangl JL (2016). Intracellular innate immune surveillance devices in plants and animals. *Science*, 354: 1117
- Kumar SV, Wigge PA (2010). H2A.Z-containing nucleosomes mediate the thermosensory response in *Arabidopsis*. *Cell*, 140: 136–147
- Rawat N, Pumphrey MO, Liu S, Zhang X, Tiwari VK, Ando K, Trick HN, Bockus WW, Akhunov E, Anderson JA, et al (2016). Wheat *Fhb1* encodes a chimeric lectin with agglutinin domains and a pore-forming toxin-like domain conferring resistance to *Fusarium* head blight. *Nat Genet* Dec, 48 (12): 1576–1580
- Steuernagel B, Periyannan SK, Hernández-Pinzón I, Witek K, Rouse MN, Yu G, Hatta A, Ayliffe M, Bariana H, Jones JD, et al (2016). Rapid cloning of disease-resistance genes in plants using mutagenesis and sequence capture. *Nat Biotechnol*, 34: 652–655
- Turrà D, El Ghalid M, Rossi F, Di Pietro A (2015). Fungal pathogen uses sex pheromone receptor for chemotropic sensing of host plant signals. *Nature*, 527: 521–524
- Weiberg A, Wang M, Lin FM, Zhao H, Zhang Z, Kaloshian I, Huang HD, Jin H (2013). Fungal small RNAs suppress plant immunity by hijacking host RNA interference pathways. *Science*, 342: 118–123
- Xin XF, Nomura K, Aung K, Velásquez AC, Yao J, Boutrot F, Chang JH, Zipfel C, He SY (2016). Bacteria establish an aqueous living space in plants crucial for virulence. *Nature*, 539 (7630): 524–529
- Xu G, Greene GH, Yoo H, Liu L, Marqués J, Motley J, Dong X (2017a). Global translational reprogramming is a fundamental layer of immune regulation in plants. *Nature*, 545 (7655): 487–499
- Xu G, Yuan M, Ai C, Liu L, Zhuang E, Karapetyan S, Wang S, Dong X (2017b). uORF-mediated translation allows engineered plant-disease resistance without fitness costs. *Nature*, 545: 491–494
- Yuan F, Yang HM, Xue Y, Kong DD, Ye R, Li CJ, Zhang JY, Theprungsirikul L, Shrift T, Krichilsky B, et al (2014). OSCA1 mediates osmotic-stress-evoked Ca^{2+} increases vital for osmosensing in *Arabidopsis*. *Nature*, 514 (7522): 367–371
- Zhou M, Wang W, Karapetyan S, Mwimba M, Marqueses J, Buchler NE, Dong XN (2015). Redox rhythm reinforces the circadian clock to gate immune response. *Nature*, 523 (7561): 472–476
- Zhu JK (2016). Abiotic stress signaling and responses in plants. *Cell*, 167: 313–324

Biotic and abiotic stress resistance in plants

TANG Wei-Hua^{1,2,*}, LENG Bing^{1,2}, HE Zu-Hua^{1,2,*}

¹*Chinese Society for Plant Biology, Shanghai 200031, China;* ²*Institute of Plant Physiology and Ecology, Shanghai Institutes for Biological Sciences, Chinese Academy of Sciences, Shanghai 200032, China*

Received 2017-04-02 Accepted 2017-06-22

This work was supported by the National Key Research and Development Program of China (Grant No. 2016YFD0100600) and the National GMO Project of China (Grant No. 2016ZX08009-003).

*Co-corresponding authors (E-mail: whtang@sibs.ac.cn; zhhe@sibs.ac.cn).