

· 特邀综述 ·

厚积薄发：我国植物-微生物互作研究取得突破

毕国志, 周俭民*

中国科学院遗传与发育生物学研究所, 植物基因组学国家重点实验室, 北京 100101

摘要 在自然环境中, 植物与微生物紧密互作。病原微生物侵染植物, 严重制约了农作物的生产, 并威胁生态安全; 有益的微生物则与植物形成了互惠互利的同盟关系, 促进植物的健康生长。近年来, 我国科学家在植物-微生物互作领域屡获突破, 从整体上取得了长足进步。该文重点介绍了2017年我国科学家在国际顶级学术期刊上发表的4篇研究成果, 并对本领域的发展进行了展望。

关键词 植物, 微生物, 中国, 2017

毕国志, 周俭民 (2017). 厚积薄发: 我国植物-微生物互作研究取得突破. 植物学报 52, 685–688.

植物与微生物的相互作用主要包括植物与病原微生物的互作和植物与共生菌的互作。病原微生物侵染植物, 导致农作物减产、甚至绝收, 并影响农产品的品质, 对我国乃至世界的粮食安全和人类健康造成巨大威胁。如何通过提高作物自身的抗病能力, 进而抵抗各种病原菌的入侵, 是各国科学家面临的重大课题。另外, 植物也与自然环境中的微生物建立起了互惠互利的共生关系, 植物把部分光合作用产物传递给共生菌供其生长; 同时, 共生菌也促进植物的生长, 协助植物抵御逆境和平衡生态环境。对植物与共生菌互作的研究将为提高作物产量提供新的思路。

我国科学家经过长期积累, 逐渐在植物与微生物互作领域形成了优势并取得了显著成果。例如, 在植物与病毒互作研究中, 我国科学家系统阐释了宿主抗病毒机制以及病毒抑制宿主基因沉默等一系列免疫逃逸机理(Zhu and Guo, 2012; Zhou, 2013)。在植物与病原细菌互作研究中, 我国学者率先阐释了宿主免疫受体识别病原分子和激活免疫的分子机理(Tang et al., 2017); 解析了病原菌多个效应蛋白的毒性功能、宿主靶蛋白以及生化机理, 并首次提出了植物免疫的“诱饵模型”(Zhou and Chai, 2008; Feng and Zhou, 2012)。在植物与卵菌互作研究中, 科研人员系统分析了一批效应蛋白的致病功能和机理(Dong and Wang, 2016)。在水稻(*Oryza sativa*)和麦类病虫害研究中, 学者们分离鉴定了一大批抗性基因, 揭示了重

要病害成灾机制, 为我国粮食安全做出了重要贡献(Zhang and Wang, 2013; Liu et al., 2014)。此外, 我国科学家在茉莉素介导的信号转导通路以及真菌病毒等方面的研究也显示出自己独特的优势(Waster-nack, 2014)。2017年, 我国科学家先后在国际顶级学术期刊 *Science* 和 *Cell* 上发表了4篇植物与微生物互作的突破性研究成果, 标志着中国在本领域的研究水平整体上有了跨越式提升。本文将概括性介绍这些研究成果, 希望能借此展现我国学者在该领域取得的杰出成就。

1 疫霉菌通过“诱饵模式”成功入侵植物

疫霉菌引起的作物疫病曾被称为“植物瘟疫”。马铃薯(*Solanum tuberosum*)晚疫病是引发“爱尔兰大饥荒”的元凶。目前已发现的疫病菌有160多种, 可以侵染数千种植物, 对全球粮食、食品和生态安全造成了巨大威胁。疫霉菌具遗传多样性、发病迅速且容易产生抗药性, 因此目前缺乏有效的抗病品种, 一直难以有效控制该病菌入侵。若要突破现有方法, 开发出疫病的有效防控新技术, 必须深入了解病菌造成危害的方式, 并在分子水平上解析疫霉菌的致病机制。

南京农业大学王源超研究团队通过对大豆疫霉菌(*Phytophthora sojae*)的研究发现, 大豆疫霉菌可通过分泌糖基水解酶XEG1帮助疫霉菌侵染(Ma et

收稿日期: 2017-09-30; 接受日期: 2017-10-22

* 通讯作者。E-mail: jmzhou@genetics.ac.cn

al., 2015)。这种糖基水解酶在多种疫霉菌、病原真菌和细菌中广泛存在。该团队通过免疫共沉淀结合质谱技术, 筛选获得了XEG1在植物体内的互作蛋白GIP1 (Ma et al., 2017)。该蛋白能够通过抑制XEG1的糖基水解活性干扰疫霉菌对植物的侵染。他们进一步比较了疫霉菌基因组, 发现1个连锁的XEG1同源基因XLP1 (*XEG1-like protein1*)。有趣的是, XLP1本身没有水解活性, 但能够以“诱饵”的方式, 竞争性结合GIP1蛋白, 从而保护具有水解活性的XEG1, 协助病原菌侵染。XEG1-XLP1基因对广泛存在于疫霉菌中, 暗示这一“诱饵模式”是它们攻击宿主植物的共有模式。

有证据表明, 大豆(*Glycine max*)、烟草(*Nicotiana tabacum*)、辣椒(*Capsicum annuum*)和番茄(*Lycopersicon esculentum*)等多种植物中很可能存在特异性受体, 通过识别XEG1, 产生免疫反应(Ma et al., 2015)。因此, 对XEG1的研究, 不仅回答了疫霉菌的致病机理问题, 而且对研究植物的抗病机理也有重要意义。未来对这些受体的挖掘和利用, 将为农作物广谱抗病育种提供新的途径。

2 水稻持久抗病性

稻瘟病是水稻的主要病害之一, 在世界水稻种植区都可发生, 对全球粮食安全造成巨大威胁。因此, 提高水稻对稻瘟病的抗性是品种选育的重要指标。大多数抗稻瘟病基因虽然抗性强, 但抗谱窄。大面积种植单一抗病品种会导致田间出现变异菌株, 形成免疫逃逸, 造成减产甚至绝收。如何获得广谱持久抗病水稻品种一直是摆在各国科学家面前的难题。

地谷是少数具有广谱抗稻瘟病的水稻材料之一, 四川农业大学陈学伟研究团队通过全基因组关联分析, 分离到1个新型广谱抗稻瘟病基因*bsr-d1* (Li et al., 2017)。该基因编码1个C2H2类转录因子, 直接调控过氧化物酶基因的表达。在感病水稻中, 其等位基因*Bsr-d1*受稻瘟病菌侵染诱导表达, 进而诱导过氧化物酶基因表达, 导致活性氧水平下降, 因而表现为易感。来源于地谷*bsr-d1*的启动子携带1个变异位点, 导致其与转录因子MYBS1结合能力增强。MYBS1在抗病中是1个负调控因子, 很可能在稻瘟病菌侵染时, 通过抑制*bsr-d1*的转录, 增加活性氧的积累, 产生广

谱抗病性。该团队对分布于不同国家的3 000份水稻材料进行了序列分析, 发现其中的313份存在该变异位点, 说明此位点已经应用于水稻育种中; 同时暗示了该基因在大多数其它水稻品种中也具有应用潜力。该研究揭示了水稻自然存在的广谱抗病机制, 丰富了水稻免疫反应和抗病分子理论内容, 为防控稻瘟病提供了全新路径。

3 产量与抗病的平衡

植物生长发育与免疫通常呈拮抗关系, 这对植物在受到病原微生物威胁时, 优先选择生存策略具有重要意义。但在作物育种中, 提高抗病性往往会导致产量下降。如何平衡抗病与高产间的关系是一个亟待解决的问题。

中科院上海植物生理生态所何祖华研究团队通过筛选抗稻瘟病种质资源, 从中国地方品种中鉴定到1个广谱持久抗稻瘟病位点*Pigm* (Deng et al., 2017)。序列分析表明, 该位点由13个串联的NB-LRR (nucleotide-binding leucine-rich repeat)类抗病基因构成基因簇, 其中*PigmR*和*PigmS*组成1对功能拮抗的基因。*PigmR*形成同源二聚体, 呈现对稻瘟病菌的广谱抗性, 但会导致产量下降。*PigmS*与*PigmR*竞争形成异源二聚体, 抑制*PigmR*功能的发挥, 但可抵消*PigmR*对产量的影响。通过对*PigmS*启动子研究, 发现*PigmS*基因的表达受到甲基化调控, 在花粉中特异性高表达, 而在叶片和茎秆等病原菌侵染的组织部位表达量很低。因此, 含有*PigmR*和*PigmS*基因的品种, 其叶片和茎秆等营养组织能够正常发挥抗病性, 穗部因为*PigmS*的作用, 消除了*PigmR*对产量的副作用。该研究揭示了通过表观控制NB-LRR类受体基因, 平衡抗病和产量的独特机制, 为培育既高抗又高产的作物品种提供了一种新思路。

4 脂肪酸是植物为菌根真菌提供的主要营养形式

植物与丛枝菌根真菌(*Rhizophagus irregularis*)间的共生发生于数亿年前, 80%以上的陆地植物均存在与菌根真菌的共生, 这对地球生态系统的碳氮循环至关重要。植物可通过菌根真菌高效率地从土壤中获得磷

和氮等营养元素,也可把部分光合作用产物传递给菌根真菌供其生长。传统理论认为糖是植物提供给菌根真菌碳源营养的主要形式。

中科院上海植物生理生态所王二涛研究团队通过对丛枝菌根真菌基因组序列分析,发现丛枝菌根真菌缺失棕榈酸合成酶基因,暗示需要由宿主植物提供脂肪酸(Jiang et al., 2017)。后续的实验表明,宿主植物的脂肪酸合成对于丛枝菌根真菌共生是必需的,并且植物合成的脂肪酸能够直接传递给菌根真菌。进一步研究表明,脂肪酸是植物传递给菌根真菌的主要碳源形式,而并非糖。他们采用遗传学及分子生物学手段,发现植物负责催化合成2-单酰甘油蛋白(RAM2)和ABC类转运蛋白STR-STR2,此2种蛋白参与植物将脂肪酸转运给菌根真菌的过程。此外,研究显示,在植物与菌根真菌互作中,植物合成的脂肪酸也是白粉病病原真菌的碳源,其对病原真菌侵染植物十分重要。通过降低植物脂肪酸的合成,能够有效抑制病原真菌的致病性。该研究系统揭示了脂肪酸是植物为菌根真菌和病原真菌提供碳源的主要形式,对传统认识形成了巨大挑战。

5 展望

以上4项成果中有3项产生于我国优势领域,充分证明了学科布局和长期积累的重要性。可以预见,在不久的将来,我国在植物-微生物互作研究领域还会涌现出更多的重要成果。相对而言,我国对植物-微生物共生的研究传统上主要关注微生物本身,而对于互作,尤其是对植物宿主机制的研究起步较晚,研究力量不强。丛枝菌根真菌对脂肪酸利用这一成果的产生,应更多归功于少数单位积极引进相关人才,显著推动了国内在此重要领域的研究。近年来,在国际上,植物微生物组研究是植物-微生物互作研究新的生长点,期待国内同行能更加积极布局类似新兴学科。

参考文献

Deng YW, Zhai KR, Xie Z, Yang DY, Zhu XD, Liu JZ, Wang X, Qin P, Yang YZ, Zhang GM, Li Q, Zhang JF, Wu SQ, Milazzo J, Mao BZ, Wang ET, Xie HA, Tharreau D, He ZH (2017). Epigenetic regulation of antagonistic receptors confers rice blast resistance with yield balance.

- Science* **355**, 962–965.
- Dong SM, Wang YC (2016). Nudix effectors: a common weapon in the arsenal of plant pathogens. *PLoS Pathog* **12**, e1005704.
- Feng F, Zhou JM (2012). Plant-bacterial pathogen interactions mediated by type III effectors. *Curr Opin Plant Biol* **15**, 469–476.
- Jiang YN, Wang WX, Xie QJ, Liu N, Liu LX, Wang DP, Zhang XW, Yang C, Chen XY, Tang DZ, Wang ET (2017). Plants transfer lipids to sustain colonization by mutualistic mycorrhizal and parasitic fungi. *Science* **356**, 1172–1175.
- Li WT, Zhu ZW, Chern M, Yin JJ, Yang C, Ran L, Cheng MP, He M, Wang K, Wang J, Wang J, Zhou XG, Zhu XB, Chen ZX, Wang JC, Zhao W, Ma BT, Qin P, Chen WL, Wang YP, Liu JL, Wang WM, Wu XJ, Li P, Wang JR, Zhu LH, Li SG, Chen XW (2017). A natural allele of a transcription factor in rice confers broad-spectrum blast resistance. *Cell* **170**, 114–126.
- Liu WD, Liu JL, Triplett L, Leach JE, Wang GL (2014). Novel insights into rice innate immunity against bacterial and fungal pathogens. *Annu Rev Phytopathol* **52**, 213–241.
- Ma ZC, Song TQ, Zhu L, Ye WW, Wang Y, Shao YY, Dong SM, Zhang ZG, Dou DL, Zheng XB, Tyler BM, Wang YC (2015). A *Phytophthora sojae* Glycoside Hydrolase 12 protein is a major virulence factor during soybean infection and is recognized as a PAMP. *Plant Cell* **27**, 2057–2072.
- Ma ZC, Zhu L, Song TQ, Wang Y, Zhang Q, Xia YQ, Qiu M, Lin YC, Li HY, Kong L, Fang YF, Ye WW, Wang Y, Dong SM, Zheng XB, Tyler BM, Wang YC (2017). A paralogous decoy protects *Phytophthora sojae* apoplastic effector PsXEG1 from a host inhibitor. *Science* **355**, 710–714.
- Tang DZ, Wang GX, Zhou JM (2017). Receptor kinases in plant-pathogen interactions: more than pattern recognition. *Plant Cell* **29**, 618–637.
- Wasternack C (2014). Perception, signaling and cross-talk of jasmonates and the seminal contributions of the Daoxin Xie's lab and the Chuanyou Li's lab. *Plant Cell Rep* **33**, 707–718.
- Zhang HT, Wang SP (2013). Rice versus *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*: a unique pathosystem. *Curr Opin Plant Biol* **16**, 188–195.
- Zhou JM, Chai JJ (2008). Plant pathogenic bacterial type III effectors subdue host responses. *Curr Opin Microbiol* **11**,

179–185.

Zhou XP (2013). Advances in understanding begomovirus satellites. *Annu Rev Phytopathol* **51**, 357–381.

Zhu H, Guo HS (2012). The role of virus-derived small interfering RNAs in RNA silencing in plants. *Sci China Life Sci* **55**, 119–125.

China Takes Long Stride in Plant-microbe Interactions Research

Guozhi Bi, Jianmin Zhou*

*State Key Laboratory of Plant Genomics, Institute of Genetics and Developmental Biology,
Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China*

Abstract Plants interact with a wide range of microbes in the environment. Some of these microbes are pathogenic and represent a formidable threat to the ecosystem and agricultural productivity, whereas others are beneficial and stimulate plant growth. In recent years, Chinese scientists have made considerable advances in the field, catching up to their international peers. Here we summarize four major research articles Chinese researchers published in 2017, which may serve as a window to the future of plant-microbe interactions research in China.

Key words plant, microbe, China, 2017

Bi GZ, Zhou JM (2017). China takes long stride in plant-microbe interactions research. *Chin Bull Bot* **52**, 685–688.

* Author for correspondence. E-mail: jmzhou@genetics.ac.cn

(责任编辑: 孙冬花)