



农作物抗病虫害研究的战略思考

邓一文^{1*}, 刘裕强², 王静³, 陈学伟^{3*}, 何祖华^{1*}

1. 中国科学院分子植物科学卓越创新中心/植物生理生态研究所, 植物分子遗传国家重点实验室, 上海 200032;

2. 南京农业大学, 作物遗传与种质创新国家重点实验室, 南京 210095;

3. 四川农业大学, 西南作物基因资源发掘与利用国家重点实验室, 成都 611130

* 联系人, E-mail: ywdeng@cemps.ac.cn; xwchen88@163.com; zhhe@cemps.ac.cn

收稿日期: 2021-06-12; 接受日期: 2021-08-15; 网络版发表日期: 2021-10-18

国家自然科学基金委员会-中国科学院联合项目(批准号: L192400064, XK2019SMC008)、中国科学院战略性科技先导专项(A类)项目(批准号: XDA24010304)、国家自然科学基金联合基金重点项目和基础科学中心项目(批准号: U20A2021, 32088102)资助

摘要 全球的农作物每年因为病虫害导致的产量损失在11%~30%, 大量的化学农药被用来控制病虫害的发生和蔓延, 不仅污染环境, 还严重影响人们的食品安全和身体健康. 因此, 利用抗病虫基因改良选育作物新品种是控制病虫害发生最经济有效的措施, 也是未来我国农业绿色发展的必由之路. 近几年, 随着现代分子生物学的不断突破, 带动了植物免疫与抗病虫研究取得突飞猛进的发展. 本文重点围绕植物先天免疫基本框架和重要农作物与病原菌或害虫的互作研究体系, 系统梳理了植物免疫受体的鉴定克隆以及信号通路建立、植物抗病与生长发育平衡调控以及农作物抗病虫基因克隆及互作机制研究方面的重要进展, 归纳了植物免疫及抗病虫基础理论对作物抗病虫育种的贡献, 提出了我国农作物抗病虫研究领域存在的瓶颈问题及解决办法, 对未来我国农作物抗病虫研究提出新的发展方向, 为适应我国未来农业发展的新趋势, 有效开展农作物病虫害的控制奠定坚实的理论基础和分子技术支撑.

关键词 农作物, 植物先天免疫, 抗病虫基因, 抗性机制

农作物病虫害一直是威胁粮食安全的重要因素, 历史上发生的最著名例子就是1845年欧洲马铃薯因为晚疫病的爆发造成绝收, 直接导致爱尔兰发生大饥荒, 100万人饿死, 150万人移民至美洲新大陆. 1943年在亚洲, 孟加拉国因为水稻胡麻叶枯病的危害, 造成200万人因饥饿而死亡. 随着全球气候变暖以及农业种植结构调整等原因导致病虫害爆发和流行更加频繁, 而大量使用农药控制病虫害, 对人类食品安全和生态环境造成了巨大的破坏. 据统计, 近年来, 为控制病虫害危害,

我国年喷施农药防治面积达5.6112亿公顷次, 为全国耕地面积的4.16倍, 即每年每一块耕地上实施防治4次以上^[1]. 尽管大量使用农药, 仍然损失粮食作物1600万吨、棉花50万吨、油料90万吨和其他作物1100万吨^[1]. 因此, 培育抗病虫品种一直是农作物改良的主要目标, 是保障粮食安全、维持农业绿色持续发展最经济有效的措施. 农作物抗病虫育种的遗传基础是具有重要育种价值的抗病虫基因(Resistance gene, R)和主效数量抗性位点QTL(Quantitative Trait Locus), 因此鉴定分

引用格式: 邓一文, 刘裕强, 王静, 等. 农作物抗病虫研究的战略思考. 中国科学: 生命科学, 2021, 51: 1435–1446

Deng Y W, Liu Y Q, Wang J, et al. Strategic thinking and research on crop disease and pest resistance in China (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2021, 51: 1435–1446, doi: 10.1360/SSV-2021-0199

离重要的抗病虫基因是培育抗病虫农作物品种的关键. 随着现代分子生物学的快速发展, 植物免疫领域取得了突飞猛进的进展, 近20年在植物免疫框架建立、作物抗病虫基因克隆以及抗性分子机制解析方面取得重大突破, 为作物抗病虫遗传改良和分子设计育种提供重要理论和实践基础. 本文将围绕植物免疫的基本理论、植物抗病虫基因的分离与抗性机制、抗病与生长发育平衡调控等方面展开论述, 并提出我国农作物抗病虫育种面临的瓶颈问题与解决办法以及未来我国农作物抗病虫研究的发展趋势.

1 国内外研究进展

1.1 植物先天免疫框架的建立

从1905年英国小麦遗传学家比芬(Rowland Biffen)首次在小麦中发现抗病基因, 开始植物抗病性的遗传研究; 1947年美国学者Harold Henry Flor提出“基因对基因”假说, 为植物抗病研究奠定重要的遗传学基础^[2]. 借助现代分子生物学技术的发展, 先后分离鉴定来自病原菌“激发子”“无毒基因”和寄主植物的抗病蛋白等. 普遍认为植物虽然没有动物那样通过抗体的适应性免疫(adaptive immunity), 但具有与动物类似的先天免疫系统(innate immunity)^[3,4]. 特别是随着植物细胞膜受体以及病原菌保守分子的发现, 以及胞外识别体系的建立与完善后, 在2006年科学家们已基本建立了植物免疫理论的主要框架^[5], 主要包括两个层次的先天免疫系统: (i) 通过细胞膜上的模式识别受体(pattern-recognition receptors, PRRs)识别病原微生物分泌的保守分子模式/特征(pathogen-associated molecular patterns, PAMPs)激活的植物免疫反应, 称为模式分子激发的免疫反应(PAMPs-triggered immunity, PTI); (ii) 通过胞内受体NLRs(nucleotide-binding domain and leucine-rich repeat receptors)蛋白直接或间接地感受病原菌分泌的特异性效应因子(virulence protein effector), 激发寄主专化性免疫反应, 又称为效应因子触发的免疫反应(effector-triggered immunity, ETI). PTI是植物基础抗性(basal defense)的重要组成部分, 激发的抗性具有广谱性^[5], 但抗性较弱. ETI通常具有小种特异性, 形式上更进化、更有效地抵抗病原菌的免疫反应^[4,5], 是农作物抗病育种的主要靶标. 最近的研究发现植物的ETI抗性反应依赖于PTI途径, 同时激活的ETI免疫反应还

可以增强PTI抗性反应, 因此, 植物利用相互依赖的两个层次免疫途径协同激活植物的防卫反应, 以抵抗病原菌的入侵^[6,7]. 近年来, 通过对免疫受体、病虫害效应因子、植物免疫信号转导、植物抗性与产量的协调、抗病虫基因演化与分子设计育种等方面开展研究, 已经建立植物先天免疫的框架. 为农作物病害控制提供了坚实的分子理论基础和可靠的技术支撑.

1.2 植物细胞膜模式免疫受体研究进展

不同的PAMP分子与PRR受体互作研究一直是植物免疫研究的前沿和热点. 通常PAMPs是病原菌中一类保守的分子, 包括鞭毛蛋白、转录延伸因子、几丁质、多聚糖、核苷酸、肽聚糖、脂多糖等^[8]. 当病原菌侵染植物时, 这些PAMPs被寄主细胞膜上受体PRRs识别, 迅速激发免疫反应, 包括乙烯的产生、活性氧的积累和胼胝质的形成等, 以抵御病原菌的入侵. 近些年, 越来越多的细胞膜受体被鉴定分离, 依据其保守结构和识别功能的不同, 细胞膜受体主要分为3种类型, 包括受体激酶(receptor-like kinase, RLK)、类受体蛋白(receptor-like protein, RLP)、细胞壁相关激酶(cell wall-associated protein, WAK). 详细研究的模式受体主要集中在FLS2, EFR, CEBiP, Xa21, FLS3等^[8], 其中对FLS2的研究最深入. FLS2与共受体激酶BAK1互作形成受体复合体识别病原菌的保守PAMP分子鞭毛蛋白, 激发细胞内的免疫反应. 随后更多的研究发现, 细胞质类受体激酶BIK1、异源G蛋白三聚体和钙依赖激酶CPK28、E3泛素连接酶PUB25和PUB26等多个蛋白参与调控这个过程, 确保植物在病原菌侵染时能快速启动免疫应答, 同时还利用蛋白质降解途径调控FLS2防止免疫反应的过度激活^[9]. 近年来, 我国科学家也克隆了多个这类植物免疫受体. 比如, 水稻的LYP4和LYP6是具有双重功能的PRRs, 可以识别细菌的肽聚糖和真菌的几丁质, 从而激发对细菌和真菌的免疫^[10]; 烟草RXEG1能够识别不同疫霉菌和真菌分泌的致病因子XEG1家族蛋白, 是植物识别XEG1后产生细胞坏死及防卫反应的关键因子, 激活RXEG1能够显著提高植物对疫霉菌的抗性^[11].

PRR受体识别保守的病原菌分子, 激发广谱抗病性, 在农作物育种具有重要的应用价值. 例如, 将拟南芥PRR受体基因EFR转到番茄等作物中可以显著提高对多种病原菌的抗性^[12]. 水稻PRR受体蛋白Xa21也具

有类似的功能, 转移到不同作物均显著提高作物的广谱抗病性^[13]。另外, 我国科学家在不同作物中克隆的抗病基因也有类似*Xa21*编码PPR蛋白例子, 如水稻抗白叶枯病基因*Xa26*编码RLK^[14], *Xa4*编码WAK^[15], 玉米抗黑穗病基因*qHSR1*编码WAK等^[16], 这些来自作物的PRR受体控制类似ETI的专化抗性反应, 具有重要的育种应用价值。因此, 鉴定挖掘细胞膜模式免疫受体新基因, 对于改良提高农作物广谱抗病性, 创制广谱抗病农作物新材料提供基因资源。

1.3 植物胞内免疫受体研究进展

植物细胞内免疫受体蛋白能直接或间接识别病原菌分泌的效应蛋白/毒性因子, 激活高度抗性的免疫反应ETI, 是作物抗病育种的重要靶标蛋白^[17-19], 所以也经常被育种家称为抗病(R)蛋白。一直以来国际上对R基因的研究和利用都非常重视, 主要包括以下方面: (1) 新的R基因分离与结构类型; (2) R蛋白对病原菌的识别机制; (3) R蛋白激发的抗病信号途径与信号网络。

1992年国际上克隆的第一个抗病基因是玉米抗圆斑病基因*Hm1*^[20], 随后在不同植物中包括模式植物拟南芥、烟草、番茄以及农作物水稻、小麦、玉米等克隆了400多个抗病基因^[17,21,22]。这些基因编码不同类型的抗病蛋白, 其中绝大多数编码NLR类抗病受体蛋白, 控制小种专化性抗性, 主要激发对活体营养型和半活体营养型病原菌的抗病反应。而以杀死宿主细胞掘取营养的腐生型/死体营养型病原菌的抗病基因至今较少有成功的报道。我国科学家主要以作物病害为研究对象, 在水稻抗稻瘟病、白叶枯病、条纹叶枯病, 小麦抗白粉病及赤霉病, 以及玉米抗甘蔗花叶病毒和抗黑穗病等基因的分离鉴定取得了重要进展, 发现一批具有重要育种应用价值的抗病基因^[17,21]。与大多数抗病基因不同, 我国科学家首次克隆水稻隐性抗白叶枯病基因*xa13*, 编码蔗糖转运蛋白^[23], *Xa13*启动子可被水稻白叶枯菌中特异的TALE效应蛋白结合后转录激活表达, *Xa13*蛋白定位在细胞膜上, 可转运蔗糖为病原菌提供更多的养分, 因此也被称为“感病基因”。而*xa13*的启动子突变则逃避了TALE效应蛋白的结合导致基因不表达, 就表现为“抗病”^[24]。这种“感病基因”突变产生广谱抗性是一种新的抗病机制, 我国科学家通过编辑感病基因改良农作物抗病性也取得了一系列重大突破。

近些年我国科学家还在免疫受体蛋白的结构解析方面取得重要突破。解析了第一个细菌效应蛋白和植物抗性蛋白复合物AvrPto-Pto的晶体结构以及PRR蛋白FLS2和CERK1与配体复合物的结构, 为PRR识别配体的分子机制和免疫信号转导的生化机理提供了模型^[25-27]。以胞内受体NLR蛋白ZAR1为研究对象, 阐明了NLR蛋白在识别效应蛋白激活免疫后结构状态的变化, 创新性地提出了植物抗病小体理论^[28,29], 为人工设计抗病受体蛋白奠定了结构基础。最近研究发现, 抗病受体ZAR1可以在细胞膜上形成膜穿孔结构, 作为Ca²⁺通道促进Ca²⁺内流激发细胞死亡和ETI^[30]。同时国际团队也发现抗病受体NRG1.1也可以形成Ca²⁺内流通道, 调控ETI^[31]。另外两个国际团队发现抗病受体蛋白RPP1和Roq1分别直接与病原菌的效应蛋白互作形成抗病小体, 作为NADase酶促进NAD⁺水解激活ETI免疫反应^[32,33]。因此, 植物NLR抗病受体的信号识别和免疫激发存在多种不同的生化和分子机制, 利用结构生物学技术手段为植物抗病受体激发免疫的研究开辟新的方向。

1.4 防卫调控基因研究进展

植物在感知PAMPs或效应蛋白后, PRRs或者NLRs(或者其他R蛋白)激活的免疫信号途径, 彼此交错、紧密联系, 二者都需要大量防卫调控基因(defense regulators, DRs)的参与, 进而实现免疫信号识别、免疫反应的建立以及一系列防卫反应的激发。防卫调控基因主要包括蛋白激酶、泛素连接酶、转录因子、miRNA、表观修饰相关因子、代谢催化酶等^[1]。其中研究比较清楚的包括胞质类受体蛋白激酶BIK1和多个同源蛋白PBLs, 既与多个PRRs结合, 又与下游免疫信号组分RbohD, MAPK3/5, RGS1等相互作用, 以蛋白磷酸化为媒介, 将病原菌的识别信号从胞外向胞内传递实现植物免疫信号的激活^[6,34-36]。已发现多个泛素连接酶通过维持免疫相关蛋白稳定性参与调控植物PTI和ETI免疫反应的激发和猝灭。水稻APIP6和APIP10不仅可以降解效应蛋白Avr-Piz-t, 激活PTI^[37,38], 又可以与维管植物单锌指蛋白VOZ1/VOZ2互作, 进而调控NLR蛋白Piz-t介导的ETI^[39]。已发现多个转录因子家族参与植物免疫调控^[40], 比如, WRKY类型的转录因子OsWRKY45^[41], bZIP类型的转录因子APIP5^[42], C2H2类转录因子bsr-d1^[43], NAC转录因子JA2和

JA2L^[44]等。这些防卫调控基因激活免疫网络的建立不仅丰富植物先天免疫理论, 也为作物的抗病高产分子设计育种提供了重要的基因资源和基础理论指导。

1.5 植物抗病与生长发育的平衡调控

植物抗病过程中激发一系列不同层次的防卫反应, 需要消耗大量的能量和代谢物质, 往往会影响植物生长发育的能量和代谢物的分配, 因此植物抗病与生长发育间存在一些交叉与互作。植物与病原菌互作的进化过程中, 植物进化出不同层次的精细调控抗病与生长发育平衡的分子机制, 主要包括严格调控*R*基因的表达和信号通路的激活, 植物激素信号通路的交叉互作以及不同转录因子精准调节^[45,46]。

(1) 抗病基因的表达以及免疫激活的多层次调控

主要表现在转录水平和转录后水平以及翻译修饰水平上调控, 控制*R*基因处于一种低表达和未激活状态, 避免抗病反应对植物生长发育的影响。(i) 转录水平上调控*R*基因表达, 主要是通过调节染色质结构、组蛋白修饰和DNA甲基化以及转录因子的调控等保证植物获得适当水平的*R*基因转录, 避免过度的转录引发细胞程序性死亡, 影响植物的发育和生长^[47,48]。(ii) 转录后调控, 主要包括选择性剪接、选择性聚腺苷酸化以及miRNA和siRNA介导的抑制^[49,50]。(iii) 翻译后修饰调控*R*蛋白, 主要包括泛素化、磷酸化、糖基化等, 其中泛素化修饰应用最为广泛, 严格控制*R*受体蛋白的稳态, 避免自激活导致细胞死亡^[47]。

(2) 植物激素信号交叉互作调控植物的抗病与生长发育平衡

近几年大量的研究表明植物激素间的交叉互作精细调控抗病与生长发育的平衡。我国科学家在国际上较早提出防卫激素与发育激素交互作用影响作物抗病性与产量性状互作的机制^[51]。植物免疫信号下游由防卫激素水杨酸(SA)、茉莉酸(JA)、乙烯(ET)等途径组成复杂信号网络^[52], 其中, SA对抵抗活体营养型和半活体营养型病原菌的免疫反应尤为重要, 其受体为NPR1和NPR3, NPR4, 分别正向和反向调节植物的免疫反应^[53,54]。JA一般调节对腐生病原菌和咀嚼式昆虫或伤害的防卫反应^[55]。ET往往与JA协同调控植物免疫, SA免疫途径与JA/ET免疫途径之间在多个层次上发生拮抗, 但也存在协同调控。防卫激素信号通路往

往与生长发育激素如赤霉素(GA)、生长素(AU)、油菜素内酯(BR)、细胞分裂素(CK)、脱落酸(ABA)等信号途径发生交互作用(cross-talk)而影响植物的生长发育^[56,57]。例如, 水稻中增强茉莉酸的信号, 产生对白叶枯病菌和稻瘟病菌的广谱抗性, 但同时抑制了赤霉素控制的生长发育信号途径, 导致产量降低^[51]。因此, 抗病与生长发育的拮抗是植物激素间交叉互作和动态平衡调控的结果^[56]。

(3) 不同转录因子调控植物生长发育与抗病的平衡

植物抗病性与生长发育的拮抗还受到不同的转录因子调控。如BR信号通路中BZR1可以与多个WRKY转录因子互作抑制植物的基础免疫, 促进植物幼嫩组织快速生长^[58]。水稻高产株型基因*IPAI/ipal-1D*编码植物特有的SPL(SQUAMOSA promoter-binding protein-like)转录因子, 调控高产的大穗性状, 同时也可提高水稻对稻瘟病和白叶枯病的田间抗病性^[59,60]。

1.6 植物抗虫研究进展

近年来, 在作物抗刺吸式害虫基因发掘与抗性机制解析方面取得了一系列重要进展。特别是我国科研人员在水稻抗稻飞虱研究方面已处于国际领先地位。目前已从作物种质资源中克隆抗褐飞虱基因15个, 抗蚜虫基因2个^[61,62]。大部分抗性基因编码NLR受体蛋白和凝集素受体激酶(LecRK)两种类型, 暗示植物对刺吸式害虫的抗性可能存在与植物抗病类似的PTI和ETI两种模式^[61,63]。

植物的次生代谢物也影响昆虫对植物的取食, 如类黄酮代谢途径参与了水稻抗褐飞虱反应, 植物体内柚皮素(Naringenin)和樱花素(Sakuranetin)等类黄酮含量升高抑制褐飞虱取食。同样, 过表达萜烯化合物DMNT合成酶关键基因*PEN1*能显著提高植物对小菜蛾幼虫的抗性^[64]。防卫激素JA也参与调控植物抗虫的信号通路。昆虫利用分泌的效应蛋白干扰JA信号通路抑制寄主植物对昆虫抗性^[65]。烟粉虱分泌蛋白Bt56, 与转录因子NTH202结合, 激活SA通路抑制JA介导的植物抗虫性^[66]。褐飞虱唾液分泌蛋白NIMLP和NISP1, 可以诱导植物细胞死亡、防御相关基因的表达以及胼胝质沉积^[67,68]。灰飞虱唾液中鉴定到的DNase II可显著抑制寄主胼胝质和过氧化氢的积累^[69]。上述昆虫分泌蛋白的鉴定及功能解析, 为揭示植物与昆虫互作的

分子机制和农作物抗病虫育种提供了新思路。

但对于咀嚼式口器害虫, 一直缺乏有效的抗性种质资源。目前主要利用外源*Bt*基因培育抗咀嚼式害虫的作物包括饲料玉米和棉花^[61]。自1987年第一个转*Bt*烟草诞生以来, 已经获得50多种转*Bt*抗虫植物。到2018年, 全球20多个国家已种植转*Bt*抗虫作物超10亿公顷, 抗虫转基因作物的种植显著遏制了害虫危害, 产生了显著的经济和社会效益^[61]。转*Bt*抗虫棉也是我国唯一大规模应用的转基因农作物。

2 作物抗病虫研究的未来发展趋势

植物抗病虫反应机制十分复杂多样, 目前在植物识别病原物和昆虫的应答机制、抗性反应的建立和免疫信号的激发机制以及下游防卫反应基因的激活等方面取得一定的研究进展, 建立了植物激素水杨酸、茉莉酸、乙烯等信号分子调控植物免疫的信号网络^[52]。但这些研究成果主要以模式植物拟南芥为研究对象取得, 与驯化的农作物相比, 在免疫反应建立和激发以及抗病信号转导通路等方面还存在差异, 很多研究成果不能直接应用到农作物病虫害防治。因此, 未来研究应加强以农作物为研究对象的植物抗病虫基本理论和体系框架研究, 分析农作物抗病虫基因的变异进化规律, 为挖掘和创制新的优异基因奠定理论基础。具体包括以下几个方面。

2.1 建立高效的抗病虫基因分离新技术, 加快抗病虫新基因克隆与育种应用

针对目前农作物抗病虫育种存在可用抗性基因资源少的缺陷, 急需发展新的基因分离技术加快抗病虫基因的分离。随着高通量基因组测序技术日益成熟, 越来越多的农作物基因组信息被解析, 利用全基因组关联分析技术(GWAS)与传统克隆技术相结合的抗病虫基因分离策略, 不仅可有效避免因基因组信息缺乏或生殖隔离等引起的抗病虫基因定位障碍, 还大大加快抗病虫基因的分离效率, 同时利用先进的基因编辑技术也促进了抗性基因的功能验证。目前, 已有利用GWAS技术分离玉米抗纹枯病基因*ZmFBL41*的成功案例^[70]。利用靶向*NLR*基因的捕获技术和全基因组关联分析策略, 从小麦的近缘种中快速鉴定分离4个抗锈病基因^[71]。最近多个研究报道采用基因编辑技术加

快野生种质资源的人工驯化, 加快抗病基因的原位编辑与聚合, 实现精准设计抗病虫育种, 为未来的农作物抗病虫改良提供新的思路。

2.2 作物新PRR受体的鉴定与分离, 解析识别与免疫激发的分子机制

目前虽然有多个PRR受体被分离, 多数PRR受体以模式植物拟南芥和烟草等开展免疫应答及激活、抗病信号网络建立等研究, 转化到作物应用研究上往往抗性反应比较弱, 难以推广应用。但从非洲野生稻鉴定分离的PRR蛋白Xa21, 激发类似ETI的高度抗性, 已被广泛应用改良水稻对白叶枯病抗性, 具有重要的育种应用价值^[72]。因此, 未来研究将强化以作物病虫害为研究对象, 鉴定分离作物来源的新PRR, 阐明作物与病原菌和昆虫互作的识别机制, 解析作物广谱持久抗病虫的分子机制以及作物免疫信号调控网络, 为未来农作物病虫害控制提供新的可利用基因资源。

2.3 研究非寄主抗性的分子机制, 为无抗源病害控制提供理论基础

非寄主抗性的机制非常复杂, 还不清楚在非寄主抗性中PAMPs诱导的PTI与效应蛋白诱导的ETI和植物自身组成型抗性的作用。因此, 以作物病虫害为研究对象, 研究非寄主抗性的分子机制, 为作物病虫害控制提供理论指导和技术支持, 尤其是一些没有有效抗源的病害, 像小麦赤霉病、水稻稻曲病、水稻纹枯病、柑橘黄龙病等, 提供有效的非寄主抗性基因资源。

2.4 注重环境条件变化影响农作物与病原菌互作的分子机制研究

近些年随着全球气候环境变化, 极端天气经常发生, 导致农作物病虫害呈现“升级换代”和“新病害突发”的趋势。像小麦的麦瘟病, 最初是1985年在巴西首次发现, 由稻瘟病菌突变产生跳跃寄生感染小麦, 2016年在亚洲孟加拉国出现大面积的流行, 已成为小麦生产的潜在重要威胁。因此在未来作物抗病研究中, 注重研究环境条件变化(包括湿度、干旱、光周期、温度等)导致病原菌跳跃寄生的分子机制, 加强研究环境条件变化影响病原菌与作物互作的分子机制, 为农作物新发病害的控制提供理论指导和技术支撑。

2.5 注重作物抗病虫基因的变异与互作研究, 为抗病虫基因育种应用奠定理论基础

植物基因组中存在大量的抗病虫基因, 这些基因存在多种类型的自然变异, 这些变异产生的分子进化机制还不清楚, 是否不同位点的抗性基因间存在互作激发或者抑制植物免疫反应? 目前已有报道拟南芥的一些NLR受体蛋白间互作调控种间的杂种劣势现象, 如RPP1与其他位点NLR互作引起杂种劣势^[73], 也有研究报道不同NLR间存在互作协同调控或抑制植物抗病性的现象. 因此, 明确NLR基因间互作及生物学功能对于抗病虫基因聚合育种具有非常重要的指导意义. 植物抗病虫位点的不同复等位基因起源于不同的地区, 这些复等位基因除了控制对不同地区病原菌小种的抗性外, 可能还参与调控植物对外界环境的适应性等. 所以深入研究农作物抗病虫基因的群体生物学特性, 揭示抗病虫等位基因出现频率和在生态系统的空间分布规律, 不仅加深对作物免疫系统进化的认识, 还有助于更有效地利用抗性基因进行作物病虫害的控制.

2.6 解析兼抗多种农作物病虫害的协同调控机制

农作物在整个生长季节遭遇到多种病原菌与害虫的攻击, 因此经常出现多种病虫害同时发生的情况. 现有研究表明, 作物一般通过SA途径激活对刺吸式昆虫和活体营养型病原菌的抗性, 通过JA激活对咀嚼式害虫和死体营养型病原菌的抗性, 而SA与JA往往存在相互拮抗的效应, 给兼抗多种病虫害品种的培育带来了挑战. 因此, 研究协同调控兼抗多种病虫害的分子机制, 分离鉴定关键调控基因, 对于未来农作物病虫害的绿色防控奠定分子基础. 此外, 目前对很多维管束病害和咀嚼式害虫的抗性机制缺乏了解, 要强化这方面机制解析与目标基因的发掘, 为兼抗多种病虫害作物品种的培育提供新思路.

2.7 解析抗病虫与其他重要农艺性状协同调控机制

由于有一些已鉴定的广谱抗病虫基因严重影响植物的生长发育, 存在明显的抗性代价问题, 导致这些抗病虫基因无法在作物育种中推广应用. 因此, 急需以农作物为研究对象, 结合传统克隆基因方法与现代分子生物学技术, 挖掘协同调控抗病虫与重要农艺性状的关键优异基因, 深入解析作物调控抗性与生长发育平

衡的分子机制, 建立协同调控抗性与生长发育的信号网络, 为抗性基因的聚合与应用提供理论基础和技术支持.

3 我国农作物抗病虫育种面临的瓶颈与对策

随着全球气候变暖和农作物栽培方式的改变, 追求高产和规模化种植模式的推广应用, 病虫害的发生越来越频繁, 出现新发病虫害增加, 次要病虫害升级, 老病虫害重发的现象, 我国农作物病虫害的控制存在过度依赖化学农药的大量使用现象. 长期的实践已经证明利用抗病虫基因, 培育抗病虫品种, 提高农作物的抗性是最经济、有效地控制病虫害发生的可持续发展策略. 尽管针对一些重要的作物病虫害像水稻稻瘟病和水稻褐飞虱等已有抗性基因克隆, 建立了高效的抗病虫分子育种技术体系. 但由于抗病虫基因的育种选择应用过于单一, 导致部分抗病虫基因推广应用很短时间就被病原菌或害虫克服而丧失功能. 目前还有多种农作物病虫害没有有效的抗性基因被克隆和利用, 我国农作物病虫害控制与抗性育种还面临许多的瓶颈问题.

3.1 我国农作物抗病虫育种中可利用的抗性种质资源狭窄

我国农业生态环境复杂, 病害种类繁多, 且同一病害在不同生态区的致病菌群体结构存在较大的差异, 导致多数抗病资源的推广应用具有区域性、时限性和不确定性. 目前针对重要的作物病害像水稻稻瘟病、小麦锈病以及白粉病等, 已鉴定了较多的抗性种质资源, 但真正应用到抗病育种的抗性资源并不多. 对于一些持续发生的重要农作物病害, 像小麦赤霉病, 筛选获得的抗病种质资源非常少, 仅发现忘水白、苏麦3号等抗源. 因此, 深入挖掘鉴定高抗病虫的种质资源是当前紧迫的科研任务, 尤其针对现在生产发生较重和新发生的病虫害, 对于我国农业绿色健康可持续发展起到关键的基础作用. 尽管我国目前保存农作物种质资源52万份, 但仅有10%的资源材料有初步的表型鉴定记录, 大部分还没有精确的抗病虫表型数据和分子信息, 导致育种家无法有效地选择利用这些资源材料进行抗病虫育种.

为了解决可用优异种质资源狭窄的问题, 急需建

立高效、精准的农作物抗病虫害评价技术平台, 系统筛选鉴定抗病虫害农作物种质资源. 针对水稻稻瘟病已建立了成熟的田间抗性病圃鉴定体系; 针对褐飞虱已建立了相对成熟的饲养和抗性评价体系, 依据这些抗性鉴定平台, 可快速推动抗稻瘟病和褐飞虱的水稻种质资源的筛选鉴定, 分离抗病基因和解析抗性分子机制. 但针对绝大多数病虫害缺乏有效的抗性鉴定平台, 导致大部分种质资源尚未得到充分发掘利用. 因此, 完善建立农作物主要病虫害的规模化抗性鉴定平台, 尤其是建立标准的自然鉴定圃, 已成为目前解决抗病虫害育种瓶颈问题的重要基础平台支撑.

3.2 可利用的广谱抗性基因少, 抗病虫害基因利用不合理

目前针对重要的农作物病害水稻稻瘟病、小麦锈病以及白粉病等, 已鉴定克隆了较多的抗病基因, 但在生产上能大面积使用的抗病基因不多, 主要原因是小种专业化型抗病基因介导的抗谱往往比较窄, 导致育种家只选择使用个别抗性表现好的基因进行抗病育种. 长期大面积使用单一基因对病原菌产生持续的高强度选择压, 致使菌群结构发生变化产生新的优势致病群, 导致品种抗性丧失, 继而面临无抗病基因可用的局面.

针对上述问题, 今后需要发掘更多具有重大育种应用价值的抗病虫害关键基因, 系统研究广谱持久的抗性机制, 聚合应用不同抗性机制的关键基因, 实现对农作物病虫害的持久控制. 同时加强小种专业化型抗病受体与病原菌效应蛋白互作的分子基础研究, 明确抗病蛋白识别病原菌信号激发免疫的分子机理, 为抗病基因的育种应用提供理论指导. 监测田间病原菌群体结构的动态变化, 针对田间优势致病种群的分布, 合理布局轮换使用不同的小种专业化型抗病基因, 可实现农作物病害的持久有效控制.

3.3 抗病虫害育种效率低, 缺乏高效的抗病虫害分子育种技术体系

利用常规育种技术培育抗病虫害品种工作量大、周期长, 目前我国大部分育种单位不具备精准的农作物抗病虫害鉴定能力, 导致已发掘的部分抗病虫害材料与克隆的基因得不到充分利用. 因此, 急需构建基于分子设计育种和全基因组选择的高效抗病虫害育种技术体

系, 创制高产优质的抗病虫害新材料, 以加快抗病虫害品种的培育. 针对咀嚼式害虫抗源缺乏的瓶颈问题, 应进一步发掘具有自主知识产权新型 *Bt* 等外源抗虫基因, 培育转基因抗虫新品种; 并进一步构建基于 siRNA、基因编辑和合成生物学的精准抗虫分子育种体系, 培育新型抗虫农作物新品种, 以应对草地贪夜蛾、螟虫等对农业生产造成的严重威胁.

3.4 新发生病虫害的致病成灾机制不清楚, 缺少有效的抗源可利用

近几年新发生的病虫害逐渐增多, 像草地贪夜蛾、稻绿蝽以及水稻穗腐病、水稻基腐病等出现局部爆发成灾, 是潜在威胁粮食安全的重要因素. 对于新发生病虫害的基础研究较少, 还没有有效的抗源应用于农作物的抗病虫害育种. 另外, 农业生产上一些顽抗性病害像水稻纹枯病、稻曲病以及柑橘黄龙病等还没有发现高抗的抗源可以利用, 这些病害的发生越来越重, 已经成为限制我国粮食和水果产量与品质的瓶颈问题. 因此, 急需加强对这些新发病虫害和无抗源病虫害开展系统性研究, 从野生资源或近缘种资源入手筛选鉴定有用抗源, 理论上深入研究农作物与病原菌及害虫互作的分子机制, 发展新的生物技术, 为控制这类病虫害奠定理论基础和技术支撑. 目前已有类似病害的成功范例, 如大豆锈病是一种毁灭性的大豆病害, 在大豆种质资源中未筛选到高抗病材料, 但在大豆的近缘种木豆中鉴定克隆一个 NLR 抗病基因 *CcRPPI*, 导入大豆显著提高抗病性^[74].

3.5 一些外来病原菌和害虫的入侵, 对我国农作物病虫害控制造成巨大的冲击

我国农业的生态系统比较脆弱, 农业的耕作模式单一, 外来入侵物种很容易打破生态系统的平衡, 导致病虫害的爆发流行. 近几年, 草地贪夜蛾已经在我国云南入侵, 导致玉米的大面积绝收. 邻国孟加拉国在 2016 年爆发了小麦杀手病害“麦瘟病”, 是我国小麦生产的重要潜在威胁. 因此要前瞻性布局, 加强对国外农作物病原菌和害虫的检疫, 将有害生物拒在国门之外, 保持我国农业生态系统的稳定, 避免新病害的发生与大面积的流行. 同时要提前布局重要的检疫性病虫害的抗性资源鉴定以及抗性基因克隆研究, 为未来的作物抗性育种提供基因资源储备.

4 面向2035年抗病虫研究的战略布局

我国科学家在植物-微生物和昆虫互作、病虫害成灾机制以及抗病虫与分子育种等领域长期耕耘, 逐渐在一些研究方向形成了优势。尤其是近10年来, 我国在作物抗病虫基因克隆和分子育种应用上, 取得了重大的进展。率先阐释了新的广谱抗病NLR免疫受体作用机制、NLR免疫激活的分子机理与复合体晶体结构。在水稻稻瘟病、白叶枯病、条纹叶枯病和褐飞虱、小麦赤霉病、白粉病和条锈病, 玉米丝黑穗病和茎腐病等重要农作物病虫害的抗性基因的克隆及功能研究上处于国际领先地位, 并成功应用于抗病虫分子育种, 为我国主粮生产安全做出了重要贡献。

随着全球气候变暖及生态环境恶化, 农作物将面对更为恶劣的生长环境包括病虫害的发生流行, 进一步限制了作物产量的突破。此外, 长期大量使用农药, 已经对食品和环境安全造成了巨大的破坏, 农业的绿色生产势在必行。为满足我国农业可持续发展这一国家发展的战略需求, 需要加强作物与病原菌及害虫互作的基础理论和防控技术方面的前瞻性研究, 为应对多变的农作物病虫害的发生与流行奠定理论基础和提供技术支撑。今后需要在以下领域开展战略布局。

4.1 新型作物抗病虫基因资源的发掘与育种应用

近年来已经克隆的作物抗病基因大多数是小种专化性抗性, 很容易被病原菌克服导致抗性丧失, 缺少广谱的抗病基因可用。农作物抗虫基因克隆主要集中在抗稻飞虱、蚜虫等基因, 多数是编码NLR类受体蛋白, 抗性机制单一。对于抗咀嚼式害虫尤其是对广食性害虫如螟虫、菜粉蝶等, 抗虫基因资源很少见报道, 目前主要还是利用*Bt*转基因抗虫技术。因此, 深入挖掘新型广谱抗病虫基因是下一步研究的重点, 将为作物抗虫分子育种提供更多可选择的新基因。

4.2 鉴定和挖掘新型作物PRR, 解析广谱抗病机制, 引领国际前沿

目前植物免疫基础理论研究主要还是以模式植物作为研究对象。但随着作物基因组学的普遍发展, 今后重点加强作物-病原菌与作物-害虫之间分子识别与免疫激发的机制研究, 在PRR受体激发免疫的新机制、植物免疫识别与激发的保守性与差异性、作物免疫调

控模式等方面取得原创性突破, 这将为人工重建植物广谱抗病的免疫体系奠定理论基础。

4.3 创立作物抗病驯化选择与广谱抗性重构新领域

由于人工驯化和农作物高产栽培模式的推广导致现代作物栽培品种抗性降低, 挖掘野生资源中优异抗病基因, 开展抗病基因的驯化选择分析, 明确驯化选择轨迹, 利用基因编辑和合成生物学技术在作物栽培品种实现广谱抗性的重构, 尤其对一些持续性发生的重大作物病害进行有针对性的抗性改良, 有助于实现广谱持久的抗病育种目标。

4.4 建立作物-微生物组(microbiota)互作研究的新理论与技术体系, 发展作物病虫害控制新策略

最初由德国马普所Paul Schulze-Lefert和美国北卡罗来纳州立大学的Jeff Dangl团队在拟南芥中开创了植物与微生物组互作研究新领域, 目前研究发现植物根际微生物组与植物免疫和养分吸收运输密切相关, 加强病原微生物与有益微生物间互作交叉研究, 阐明植物识别病原菌和有益微生物的分子应答和免疫反应激发机制的差异, 为提高农作物产量与抗性提供新的途径。

4.5 发展多抗与高产兼顾的育种新理论与新技术, 培育高产多抗(抗病虫抗逆)的作物新品种

传统的杂交育种选择已经无法满足对众多作物高产与多抗的育种要求, 必须借助现代组学技术, 发掘新的育种资源, 利用全基因组关联分析技术, 对控制这些农艺性状的基因网络进行系统的解析与预测, 在基因和基因组水平上对作物的多抗性和高产性状进行选择、编辑与聚合, 建立精准设计多抗高产的理论技术体系, 实现高效快速创制农作物的新品种。

4.6 加强突发性新病虫害的基础研究, 建立重大危害物种的预警体系和抗性育种对策

随着全球气候变暖及耕作制度的变化, 一些新的突发性作物病虫害呈现多发趋势而且难以控制。比如, 新发生的水稻穗腐病致病成灾机制还不清楚, 还没有抗源可用。此外, 由稻瘟病菌进化产生的新毒性菌株已经感染并引发小麦瘟, 随着春季温度提高, 该病在我国小麦产区爆发的风险日益增加。从我国云南入侵

的草地贪夜蛾, 也有再爆发流行的可能. 目前, 我国在突发性农作物病虫害控制方面的基础研究进展缓慢, 特别是缺乏具有自主知识产权的抗性基因, 未来有被“卡脖子”的风险. 因此, 针对一些潜在的突发性农作物病虫害, 开展病原菌和害虫致病成灾机制和作物的抗性机制研究, 同时建立有效的预警体系和抗性育种对策, 是保障我国农业生产稳定和粮食安全的重要举措.

4.7 针对未来智慧农业的发展, 开发新的病虫害防控新技术

未来智慧农业的发展, 更加重视高产的集约化、规模化栽培模式的推广与应用, 导致农作物病虫害的发生也出现新的流行态势. 因此, 需要加强智能植保技术的开发与应用, 挖掘新的物理以及化学方法控制病虫害发生, 创建新的生态防控系统, 适应新的农业绿色革命发展, 提高病虫害的防控效率.

参考文献

- 1 Zhang J, Dong S M, Wang W, et al. Plant immunity and sustainable control of pests in China: advances, opportunities and challenges (in Chinese). *Sci Sin Vitae*, 2019, 49: 1479–1507 [张杰, 董莎萌, 王伟, 等. 植物免疫研究与抗病虫绿色防控: 进展、机遇与挑战. 中国科学: 生命科学, 2019, 49: 1479–1507]
- 2 Flor H H. Current status of the gene-for-gene concept. *Annu Rev Phytopathol*, 1971, 9: 275–296
- 3 Ausubel F M. Are innate immune signaling pathways in plants and animals conserved? *Nat Immunol*, 2005, 6: 973–979
- 4 Jones J D G, Vance R E, Dangl J L. Intracellular innate immune surveillance devices in plants and animals. *Science*, 2016, 354: aaf6395
- 5 Jones J D G, Dangl J L. The plant immune system. *Nature*, 2006, 444: 323–329
- 6 Yuan M, Jiang Z, Bi G, et al. Pattern-recognition receptors are required for NLR-mediated plant immunity. *Nature*, 2021, 592: 105–109
- 7 Ngou B P M, Ahn H K, Ding P, et al. Mutual potentiation of plant immunity by cell-surface and intracellular receptors. *Nature*, 2021, 592: 110–115
- 8 Boutrot F, Zipfel C. Function, discovery, and exploitation of plant pattern recognition receptors for broad-spectrum disease resistance. *Annu Rev Phytopathol*, 2017, 55: 257–286
- 9 Yu X, Feng B, He P, et al. From chaos to harmony: responses and signaling upon microbial pattern recognition. *Annu Rev Phytopathol*, 2017, 55: 109–137
- 10 Liu B, Li J F, Ao Y, et al. Lysin motif-containing proteins LYP4 and LYP6 play dual roles in peptidoglycan and chitin perception in rice innate immunity. *Plant Cell*, 2012, 24: 3406–3419
- 11 Ma Z, Zhu L, Song T, et al. A paralogous decoy protects *Phytophthora sojae* apoplastic effector PsXEG1 from a host inhibitor. *Science*, 2017, 355: 710–714
- 12 Lacombe S, Rougon-Cardoso A, Sherwood E, et al. Interfamily transfer of a plant pattern-recognition receptor confers broad-spectrum bacterial resistance. *Nat Biotechnol*, 2010, 28: 365–369
- 13 Tripathi J N, Lorenzen J, Bahar O, et al. Transgenic expression of the rice *Xa21* pattern-recognition receptor in banana (*Musa* sp.) confers resistance to *Xanthomonas campestris* pv. *musacearum*. *Plant Biotechnol J*, 2014, 12: 663–673
- 14 Sun X, Cao Y, Yang Z, et al. *Xa26*, a gene conferring resistance to *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* in rice, encodes an LRR receptor kinase-like protein. *Plant J*, 2004, 37: 517–527
- 15 Hu K, Cao J, Zhang J, et al. Improvement of multiple agronomic traits by a disease resistance gene via cell wall reinforcement. *Nat Plants*, 2017, 3: 17009
- 16 Zuo W, Chao Q, Zhang N, et al. A maize wall-associated kinase confers quantitative resistance to head smut. *Nat Genet*, 2015, 47: 151–157
- 17 Deng Y, Ning Y, Yang D L, et al. Molecular basis of disease resistance and perspectives on breeding strategies for resistance improvement in crops. *Mol Plant*, 2020, 13: 1402–1419
- 18 Dangl J L, Horvath D M, Staskawicz B J. Pivoting the plant immune system from dissection to deployment. *Science*, 2013, 341: 746–751
- 19 Nelson R, Wiesner-Hanks T, Wissner R, et al. Navigating complexity to breed disease-resistant crops. *Nat Rev Genet*, 2018, 19: 21–33
- 20 Johal G S, Briggs S P. Reductase activity encoded by the HM1 disease resistance gene in maize. *Science*, 1992, 258: 985–987
- 21 Kourelis J, van der Hoorn R A L. Defended to the nines: 25 years of resistance gene cloning identifies nine mechanisms for R protein function.

- [Plant Cell](#), 2018, 30: 285–299
- 22 Li W, Deng Y, Ning Y, et al. Exploiting broad-spectrum disease resistance in crops: from molecular dissection to breeding. [Annu Rev Plant Biol](#), 2020, 71: 575–603
- 23 Chu Z, Yuan M, Yao J, et al. Promoter mutations of an essential gene for pollen development result in disease resistance in rice. [Genes Dev](#), 2006, 20: 1250–1255
- 24 Yuan T, Li X, Xiao J, et al. Characterization of *Xanthomonas oryzae*-responsive *cis*-acting element in the promoter of rice race-specific susceptibility gene *Xa13*. [Mol Plant](#), 2011, 4: 300–309
- 25 Xing W, Zou Y, Liu Q, et al. The structural basis for activation of plant immunity by bacterial effector protein AvrPto. [Nature](#), 2007, 449: 243–247
- 26 Liu T, Liu Z, Song C, et al. Chitin-induced dimerization activates a plant immune receptor. [Science](#), 2012, 336: 1160–1164
- 27 Sun Y, Li L, Macho A P, et al. Structural basis for flg22-induced activation of the *Arabidopsis* FLS2-BAK1 immune complex. [Science](#), 2013, 342: 624–628
- 28 Wang J, Hu M, Wang J, et al. Reconstitution and structure of a plant NLR resistosome conferring immunity. [Science](#), 2019, 364: eaav5870
- 29 Wang J, Wang J, Hu M, et al. Ligand-triggered allosteric ADP release primes a plant NLR complex. [Science](#), 2019, 364: eaav5868
- 30 Bi G, Su M, Li N, et al. The ZAR1 resistosome is a calcium-permeable channel triggering plant immune signaling. [Cell](#), 2021, 184: 3528–3541
- 31 Jacob P, Kim N H, Wu F, et al. Plant “helper” immune receptors are Ca^{2+} -permeable nonselective cation channels. [Science](#), 2021, 373: 420–425
- 32 Ma S, Lapin D, Liu L, et al. Direct pathogen-induced assembly of an NLR immune receptor complex to form a holoenzyme. [Science](#), 2020, 370: eabe3069
- 33 Martin R, Qi T, Zhang H, et al. Structure of the activated ROQ1 resistosome directly recognizing the pathogen effector XopQ. [Science](#), 2020, 370: eabd9993
- 34 Wang J, Grubb L E, Wang J, et al. A regulatory module controlling homeostasis of a plant immune kinase. [Mol Cell](#), 2018, 69: 493–504.e6
- 35 Liu Z, Wu Y, Yang F, et al. BIK1 interacts with PEPRs to mediate ethylene-induced immunity. [Proc Natl Acad Sci USA](#), 2013, 110: 6205–6210
- 36 Liang X, Zhou J M. Receptor-like cytoplasmic kinases: central players in plant receptor kinase-mediated signaling. [Annu Rev Plant Biol](#), 2018, 69: 267–299
- 37 Park C H, Chen S, Shirsekar G, et al. The *Magnaporthe oryzae* effector AvrPiz-t targets the RING E3 ubiquitin ligase APIP6 to suppress pathogen-associated molecular pattern-triggered immunity in rice. [Plant Cell](#), 2012, 24: 4748–4762
- 38 Park C H, Shirsekar G, Bellizzi M, et al. The E3 ligase APIP10 connects the effector AvrPiz-t to the NLR receptor Piz-t in rice. [PLoS Pathog](#), 2016, 12: e1005529
- 39 Wang J, Wang R, Fang H, et al. Two VOZ transcription factors link an E3 ligase and an NLR immune receptor to modulate immunity in rice. [Mol Plant](#), 2021, 14: 253–266
- 40 Tsuda K, Somssich I E. Transcriptional networks in plant immunity. [New Phytol](#), 2015, 206: 932–947
- 41 Tao Z, Liu H, Qiu D, et al. A pair of allelic *WRKY* genes play opposite roles in rice-bacteria interactions. [Plant Physiol](#), 2009, 151: 936–948
- 42 Wang R, Ning Y, Shi X, et al. Immunity to rice blast disease by suppression of effector-triggered necrosis. [Curr Biol](#), 2016, 26: 2399–2411
- 43 Li W, Zhu Z, Chern M, et al. A natural allele of a transcription factor in rice confers broad-spectrum blast resistance. [Cell](#), 2017, 170: 114–126.e15
- 44 Du M, Zhai Q, Deng L, et al. Closely related NAC transcription factors of tomato differentially regulate stomatal closure and reopening during pathogen attack. [Plant Cell](#), 2014, 26: 3167–3184
- 45 Karasov T L, Chae E, Herman J J, et al. Mechanisms to mitigate the trade-off between growth and defense. [Plant Cell](#), 2017, 29: 666–680
- 46 Ning Y, Liu W, Wang G L. Balancing immunity and yield in crop plants. [Trends Plant Sci](#), 2017, 22: 1069–1079
- 47 Li X, Kapos P, Zhang Y. NLRs in plants. [Curr Opin Immunol](#), 2015, 32: 114–121
- 48 Lai Y, Eulgem T. Transcript-level expression control of plant NLR genes. [Mol Plant Pathol](#), 2018, 19: 1267–1281
- 49 Shivaprasad P V, Chen H M, Patel K, et al. A microRNA superfamily regulates nucleotide binding site-leucine-rich repeats and other mRNAs. [Plant Cell](#), 2012, 24: 859–874
- 50 Deng Y, Zhai K, Xie Z, et al. Epigenetic regulation of antagonistic receptors confers rice blast resistance with yield balance. [Science](#), 2017, 355: 962–965
- 51 Yang D L, Yang Y, He Z. Roles of plant hormones and their interplay in rice immunity. [Mol Plant](#), 2013, 6: 675–685

- 52 Bürger M, Chory J. Stressed out about hormones: how plants orchestrate immunity. *Cell Host Microbe*, 2019, 26: 163–172
- 53 Fu Z Q, Yan S, Saleh A, et al. NPR3 and NPR4 are receptors for the immune signal salicylic acid in plants. *Nature*, 2012, 486: 228–232
- 54 Ding Y, Sun T, Ao K, et al. Opposite roles of salicylic acid receptors NPR1 and NPR3/NPR4 in transcriptional regulation of plant immunity. *Cell*, 2018, 173: 1454–1467.e15
- 55 Zhang L, Zhang F, Melotto M, et al. Jasmonate signaling and manipulation by pathogens and insects. *J Exp Bot*, 2017, 68: 1371–1385
- 56 Pieterse C M J, Van der Does D, Zamioudis C, et al. Hormonal modulation of plant immunity. *Annu Rev Cell Dev Biol*, 2012, 28: 489–521
- 57 Huot B, Yao J, Montgomery B L, et al. Growth-defense tradeoffs in plants: a balancing act to optimize fitness. *Mol Plant*, 2014, 7: 1267–1287
- 58 Wang W, Wang Z Y. At the intersection of plant growth and immunity. *Cell Host Microbe*, 2014, 15: 400–402
- 59 Wang J, Zhou L, Shi H, et al. A single transcription factor promotes both yield and immunity in rice. *Science*, 2018, 361: 1026–1028
- 60 Liu M, Shi Z, Zhang X, et al. Inducible overexpression of *Ideal Plant Architecture1* improves both yield and disease resistance in rice. *Nat Plants*, 2019, 5: 389–400
- 61 Douglas A E. Strategies for enhanced crop resistance to insect pests. *Annu Rev Plant Biol*, 2018, 69: 637–660
- 62 Ling Y, Ang L, Weilin Z. Current understanding of the molecular players involved in resistance to rice planthoppers. *Pest Manag Sci*, 2019, 75: 2566–2574
- 63 Liu Y, Wu H, Chen H, et al. A gene cluster encoding lectin receptor kinases confers broad-spectrum and durable insect resistance in rice. *Nat Biotechnol*, 2014, 33: 301–305
- 64 Chen C, Chen H, Huang S, et al. Volatile DMNT directly protects plants against *Plutella xylostella* by disrupting the peritrophic matrix barrier in insect midgut. *eLife*, 2021, 10: e63938
- 65 Chen C Y, Liu Y Q, Song W M, et al. An effector from cotton bollworm oral secretion impairs host plant defense signaling. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2019, 116: 14331–14338
- 66 Xu H X, Qian L X, Wang X W, et al. A salivary effector enables whitefly to feed on host plants by eliciting salicylic acid-signaling pathway. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2019, 116: 490–495
- 67 Huang J, Zhang N, Shan J, et al. Salivary protein 1 of brown planthopper is required for survival and induces immunity response in plants. *Front Plant Sci*, 2020, 11: 571280
- 68 Shangguan X, Zhang J, Liu B, et al. A mucin-like protein of planthopper is required for feeding and induces immunity response in plants. *Plant Physiol*, 2018, 176: 552–565
- 69 Huang H J, Cui J R, Xia X, et al. Salivary DNase II from *Laodelphax striatellus* acts as an effector that suppresses plant defence. *New Phytol*, 2019, 224: 860–874
- 70 Li N, Lin B, Wang H, et al. Natural variation in *ZmFBL41* confers banded leaf and sheath blight resistance in maize. *Nat Genet*, 2019, 51: 1540–1548
- 71 Arora S, Steuernagel B, Gaurav K, et al. Resistance gene cloning from a wild crop relative by sequence capture and association genetics. *Nat Biotechnol*, 2019, 37: 139–143
- 72 Song W Y, Wang G L, Chen L L, et al. A receptor kinase-like protein encoded by the rice disease resistance gene, *Xa21*. *Science*, 1995, 270: 1804–1806
- 73 Vaid N, Laitinen R A E. Diverse paths to hybrid incompatibility in *Arabidopsis*. *Plant J*, 2019, 97: 199–213
- 74 Kawashima C G, Guimarães G A, Nogueira S R, et al. A pigeonpea gene confers resistance to Asian soybean rust in soybean. *Nat Biotechnol*, 2016, 34: 661–665

Strategic thinking and research on crop disease and pest resistance in China

DENG YiWen¹, LIU YuQiang², WANG Jing³, CHEN XueWei³ & HE ZuHua¹

1 National Key Laboratory of Plant Molecular Genetics, CAS Center for Excellence in Molecular Plant Sciences/ Institute of Plant Physiology & Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shanghai 200032, China;

2 State Key Laboratory of Crop Genetics and Germplasm Enhancement, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China;

3 State Key Laboratory of Crop Gene Exploration and Utilization in Southwest China, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China

The yield loss of crops per year in the world is 11%–30% due to crop diseases and pests. A large number of chemical pesticides are used to control the spread of infectious crop diseases and pests every year, which not only pollutes the environment, but also seriously threatens food safety and human health. Therefore, the most economical and effective measure to control crop diseases and insects is to develop the resistant varieties by the utilization of resistance genes (*R*), and it is also the preferable way for sustainable development of future agriculture in China. In recent years, much progress has been made in molecular mechanism of plant innate immunity and isolation of many immune receptors including PRRs and NLRs from crops, molecular mechanism of interactions between insects and crops, and identification and cloning of crop insect resistance genes. We review the recent important breakthroughs in plant immunity and broad-spectrum resistance genes isolated in crops, and trade-off between resistance and other agronomic traits. We point out the bottlenecks in crop breeding for disease and insect resistance, and also propose new insights for plant disease and insect resistance research in China in the future.

crop, plant innate immunity, *R* gene, resistance mechanism

doi: [10.1360/SSV-2021-0199](https://doi.org/10.1360/SSV-2021-0199)