

水稻抗病机制及其研究进展

史园园

浙江师范大学, 浙江 金华

收稿日期: 2022年4月18日; 录用日期: 2022年5月16日; 发布日期: 2022年5月26日

摘要

水稻是世界上三大粮食作物之一。水稻的产量和品质直接关系到人民的生活。然而在自然界中, 水稻总会受到各种病原菌的危害, 这些会使水稻的产量和品质急剧下降。因此, 研究水稻抗病相关基因及其机制是防治水稻病原菌的最有效策略。本文主要阐述了水稻抗病免疫机制以及相关抗病基因在水稻抗病性研究中所获得的的进展, 期待为培育高产, 抗病的新型水稻提供理论依据。

关键词

水稻, 抗病, 基因

Rice Disease Resistance Mechanism and Research Progress

Yuanyuan Shi

Zhejiang Normal University, Jinhua Zhejiang

Received: Apr. 18th, 2022; accepted: May 16th, 2022; published: May 26th, 2022

Abstract

Rice is one of the three major food crops in the world. The yield and quality of rice are directly related to people's lives. However, in nature, rice is always harmed by various pathogenic bacteria, which will drastically reduce the yield and quality of rice. Therefore, the study of rice disease resistance-related genes and their mechanisms is the most effective strategy to control rice pathogens. This paper mainly expounds the immune mechanism of rice disease resistance and the progress of related disease resistance genes in the research of rice disease resistance.

Keywords

Rice, Disease Resistance, Gene

Copyright © 2022 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

水稻是我国的主要粮食作物，然而水稻的产量和品质会受到各种病原体的威胁。白叶枯病、稻瘟病和纹枯病是水稻三大病害。水稻感染病原菌后容易倒伏，稻穗不饱满，会使水稻大面积减产，最终导致碎米[1]。因此，在水稻品种中构建抗逆性基因或数量性状位点以增强抗逆性是一种可操作的水稻遗传改良优化策略。广谱性和持久的耐药性是解决水稻疾病的有效策略。虽然有研究表明许多基因在水稻对病原菌的抗性中发挥功能，如 *Xa1*、*Xa3* 和 *Xa7* 等[2]，但水稻对病原菌的抗性中还存在很多问题，尤其是平衡水稻对病原菌的抗性和其自身的生长。因此，我们需要克隆更多优质的水稻抗病基因，以期待培育出高产、抗病的水稻新型品种。

2. 植物的先天免疫系统

植物的免疫系统可以分为先天免疫和后天免疫。在植物的先天免疫中，又可以分为两类。第一类是由病原类相关分子模体引起的反应，称为基础免疫；另一类是由病原物的效应子引起的免疫，称之为病原特异性抗病反应[3]。植物的后天免疫包括系统获得性抗性和诱导系统抗性。

植物的先天免疫系统是植物与病原菌在长期的进化过程中形成的。当植物受病原菌的侵袭后，植物模式识别受体分子识别病原物相关分子模式(PAMP)分子，激活 PAMP 分子诱导的免疫反应(PTI)来阻止病原菌的入侵。此时病原物会分泌毒性因子来干扰植物的免疫反应，植物细胞内受体(NLRs)蛋白直接或间接感受病原菌分泌的特异效应因子激发寄主专化性免疫反应，称为效应因子触发的免疫反应(ETI)。一般而言，PTI 是植物基础抗性的重要组成部分，激发的抗性具有广谱性，但植物所产生的 PTI 抗性水平比较低，不具有病原致病小种特异性，而 ETI 产生的抗性水平比较高，具有病原致病小种特异性，形式上更进化、更有效地抵抗病原菌的免疫反应，是农作物抗病育种的重要靶标[4]。比如，水稻 RLP CEBiP 和 RLK CERK1 能识别真菌甲壳素并且诱导防御反应的发生。在水稻中发现了许多抗病蛋白，特别是那些具有广谱抗性的蛋白，这些蛋白的激活会激活防御反应，通常包括活性氧(ROS)的生产，活性氧能有效地限制病原体的生长。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[5][6]。

3. 植物的后天免疫系统

系统获得性抗性(SAR)指的是通过植物组织扩散获得的抗性，这种现象最初是 Ross 用烟草花叶病毒接种烟草后在未接种的叶片上发现的现象[7]。研究表明，植物都可以产生 SAR，在 SAR 产生过程中植物体内会产生大量的病程相关基因，PR 基因诱导产生 PR 蛋白来限制病原菌的生长。此外，在植物体内，植物激素也在植物的抗病反应中起着重要的作用，如水杨酸等[8]。水杨酸(SA)介导的系统获得性抗性(SAR)是一种由寄生相互作用激活的诱导抗性，在水稻和其他植物中都有很好的表征[9]。水杨酸介导的 SAR 反应机制可能是 SA 作为电子供体为可溶性 SA 结合蛋白提供一个电子，使其处于相对不活跃状态，

抑制该过氧化氢酶的活性, 导致 H_2O_2 水平升高, 作为长距离信号分子将信号传递至下游, 诱导 SA 激活 NPR1, NPR1 通过锚蛋白重复序列和其它蛋白质发生选择性的协同修饰作用, 解除 SNI1 的抑制作用, 使 TGA 家族转录因子激活 PR-1 基因表达, 转录出能识别出该病原物的诱导因子的受体蛋白, 并将其锚定在细胞质膜上或者细胞膜内、细胞壁上, 建立 SAR。有趣的是, 系统诱导的抗性不仅被病原感染激活, 也可以被非寄生的相互作用激活, 包括共生的相互作用。非寄生相互作用诱导的系统抗性(ISR)研究最多的是拟南芥中非致病性根菌 *simiae* 假单胞菌 WCS417r 的抗性, 在萝卜、番茄、大豆和康乃馨中也诱导了这种抗性[10] [11]。

4. 植物细胞模式免疫受体研究进展

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、肽聚糖等[12]。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。细胞膜受体主要分为受体激酶(RLK)、类受体蛋白(RLP)和细胞壁相关激酶(WAK) 3 种类型。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[13]。PPRs 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[14]。

5. 水稻抗病基因研究进展

目前, 已经有 46 个水稻抗白叶枯病菌被鉴定出来, 包括 *Xa1*、*Xa3* 和 *Xa7* 等。*Xa1* 的 cDNA 编码 5406 bp 长的开放阅读框, 单拷贝, 5'和 3'端分别有 112 bp 和 392 bp 的非翻译区。*Xa1* 含有 4 个外显子, 编码 1802 个氨基酸, 该产物包含氨基端的核苷酸结合位点(NBS)和羧基端的富亮氨酸重复序列(LRR), 无明显跨膜结构域, 推测 *Xa1* 蛋白与病原菌无毒基因编码的配体的互作发生在胞质。研究发现, *Xa1* [15] 是一个 NBS-LRR 类白叶枯病抗病基因, 对日本的白叶枯病优势小种即小种 1 号具有专化性抗性。*Xa1* 基因表达量的增加可能提高了 *Xa1* 与无毒基因 *avr* 互作的效率, 从而激活了 *Xa1* 介导了抗病信号传导通路, 因此 *Xa1* 在与病原菌的识别过程中发挥主要作用。稻黄单胞菌基因组中存在两种类型的转录活化类似因子(TALE), 一类是具典型结构的 TALE, 一类是不具典型结构的 iTALE。任一含典型结构的 TALE, 可激活 *Xa1* 这类 NBS-LLRR 结构的 R 基因, 使水稻对病原菌产生抗性, 而非典型结构 iTALE, 则抑制 *Xa1* 介导的抗病性, 从而使水稻感病[16]。此外, TALE 激活和 iTALE 抑制 *Xa1* 抗性, 不依赖于水稻基础转录因子 OsTFIIA γ 1 和 OsTFIIA γ 5, 经非寄主烟草上 HR 测定和平行试验, 推测 *Xa1* 抗性的激发和抑制可能是通过与水稻中未知因子在蛋白质水平上相互作用的结果。*ROD1* 编码一个 Ca^{2+} 感应蛋白, 作为免疫抑制中枢, 通过激活过氧化氢酶促进 H_2O_2 降解, 抑制水稻的防卫反应。因此, 在没有病原菌侵染时, 水稻的基础免疫维持在较低水平, 有利于水稻生殖生长, 进而提高产量; 当病原菌侵染时, 通过降解 *ROD1* 减弱其功能, 从而保证有效的防卫反应。*ROD1* 蛋白稳定性受一对 E3 泛素连接酶 RIP1 和 APIP6 精细调控。有趣的是, 水稻稻瘟病菌会进化出模拟 *ROD1* 结构的毒性蛋白, 在植物体内盗用 *ROD1* 的免疫抑制途径, 降低植物免疫的水平, 从而实现侵染的目的。在入侵病害与生存发展之间, 植物进化出了一条与病原菌共存的策略: *ROD1* 既不会过度激活, 也不会毫无作为, 而是保持着一个合适的强度, 适当允许病原菌对自身的侵染, 保证有一定数量的种子能够繁衍生存。这让植物抗病性与繁殖力维持相对平衡, 也是植物聪明的生存之道[17]。

长链非编码 RNA, 简称为 lncRNA, 长度大于 200 nt, 可在转录水平通过 DNA 甲基化或染色质修饰和转录过程中通过降解 mRNA 或抑制翻译水平诱导基因沉默。基于它们的生物起源, sRNAs 可分为 microRNAs (miRNAs) 和小干扰 RNA (siRNA), 这两者都参与调节植物的生长、发育、生物和非生物胁迫过程[18]。Ath-miR393 是发现的第一个与植物防御相关的 miRNA。PAMP 分子可以诱导 Ath-miR393, 通过抑制生长素受体和生长素信号途径在番茄对丁香假单胞菌株的抗性中起作用[19]。此外, 在拟南芥中过表达 *Ath-miR160a*、*Ath-miR398b* 和 *Ath-miR773* 导致胼胝质沉积, 这表明它们参与了拟南芥的 PTI 信号转导。在茄科和豆科物种中, 一些 miRNAs 造成 NBS-LRR 型抗病性(R)基因的剪切, 表明这些 miRNA 是 ETI 的有效调控因子。一些 NAC 转录因子对病原体的防御反应有关。例如, 拟南芥 ATAF1 是细菌和坏死性病原菌防御反应的负调节因子, 对各种病原菌的敏感性增强, 如灰霉病、十字花科和紫丁香等。*ANAC019* 和 *ANAC055* 对坏死性病原菌的防御反应也具有负调控作用。此外有研究发现, 一些水稻 NAC 转录因子也在免疫反应中发挥作用。例如, 水稻感染稻瘟菌后, OsNAC19 在转录水平上的表达量会提高, 这表明 OsNAC19 [20]可能参与了水稻对稻瘟病菌的防御反应, 但其具体机制尚未研究清楚。

通过研究抗病基因, 为育种应用提供了重要的基因资源和理论指导, 可进一步提高作物的产量。对于如何快速有效挖掘关键抗性资源并克隆抗性基因, 是抗病研究面临的主要问题之一。在水稻中已克隆了一些具有广谱性抗病基因, 但是寻找新的光谱抗病基因是我们面临的主要瓶颈, 主要原因是, 一缺乏相应的抗病种质资源, 二缺乏在已有抗病种质资源中挖掘新的抗病基因的高效手段。

6. 总结与展望

植物是主要的生命形态之一, 能为其他生物提供生命所需要的氧气和能量等, 植物感病的因素主要包括致病微生物(病毒、细菌等)、不适的环境、空气中的有害物质等。研究植物的抗病机制, 对农作物的作物增产具有重要意义。植物抗病机制是研究植物-病原物相互作用的形态学、生理生化、分子生物学三种水平的重要组成部分。随着抗病基因的分选和生物技术学的发展, 极大的促进了抗病育种研究。

研究水稻抗病机制任重道远。首先, 我们要高度重视由病原菌给水稻所带来的影响, 要尽可能减少这些疾病给水稻带来的影响。最后, 我们希望能利用现代生物学技术的发展研究透彻水稻的抗病机理, 同时利用转基因技术或分子生物学手段培育出高产, 抗病的新型水稻品种。

参考文献

- [1] 蔡华东, 杜宝山. 水稻常见病虫病的识别与防治[J]. 吉林农业, 2019(21): 65.
- [2] 董继新, 董海涛, 李德葆. 水稻抗瘟性研究进展[J]. 农业生物技术学报, 2000, 8(1): 99-102.
- [3] 曹剑波. 水稻主效抗病基因抗白叶枯病和细菌性条斑病的细胞学机制研究[D]: [博士学位论文]. 武汉: 华中农业大学, 2018.
- [4] 严霞, 牛晓磊, 陶均. 病原菌诱发的植物先天免疫研究进展[J]. 分子植物育种, 2018, 16(3): 821-831.
- [5] Yuan, M., Jiang, Z., Bi, G., *et al.* (2021) Pattern-Recognition Receptors Are Required for NLR-Mediated Plant Immunity. *Nature*, **592**, 105-109. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03316-6>
- [6] Ngou, B.P.M., Ahn, H.-K., Ding, P., *et al.* (2021) Mutual Potentiation of Plant Immunity by Cell-Surface and Intracellular Receptors. *Nature*, **592**, 110-115. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03315-7>
- [7] 袁斌. OsMPK6 双向调控水稻抗病反应[D]: [博士学位论文]. 武汉: 华中农业大学, 2007.
- [8] 刘芑. 小麦水杨酸信号通路介导的抗条锈病机理研究[D]: [硕士学位论文]. 咸阳: 西北农林科技大学, 2014.
- [9] Gaffney, T., Friedrich, L., Vernooij, B., *et al.* (1993) Requirement of Salicylic Acid for the Induction of Systemic Acquired Resistance. *Science*, **261**, 754-756. <https://doi.org/10.1126/science.261.5122.754>
- [10] Knoester, M., Pieterse, C.M., Bol, J.F., *et al.* (1999) Systemic Resistance in Arabidopsis Induced by Rhizobacteria Requires Ethylene-Dependent Signaling at the Site of Application. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, **12**, 720-727. <https://doi.org/10.1094/MPMI.1999.12.8.720>

-
- [11] Pieterse, C.M., Zamioudis, C., Berendsen, R.L., *et al.* (2014) Induced Systemic Resistance by Beneficial Microbes. *Annual Review of Phytopathology*, **52**, 347-375. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-082712-102340>
- [12] Boutrot, F. and Zipfel, C. (2017) Function, Discovery, and Exploitation of Plant Pattern Recognition Receptors for Broad-Spectrum Disease Resistance. *Annual Review of Phytopathology*, **55**, 257-286. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-080614-120106>
- [13] Yu, X., Feng, B., He, P., *et al.* (2017) From Chaos to Harmony: Responses and Signaling upon Microbial Pattern Recognition. *Annual Review of Phytopathology*, **55**, 109-137. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-080516-035649>
- [14] Lacombe, S., Rougon-Cardoso, A., Sherwood, E., *et al.* (2010) Interfamily Transfer of a Plant Pattern-Recognition Receptor Confers Broad-Spectrum Bacterial Resistance. *Nature Biotechnology*, **28**, 365-369. <https://doi.org/10.1038/nbt.1613>
- [15] Yoshimura, S., Yamanouchi, U., Katayose, Y., *et al.* (1998) Expression of *Xa1*, a Bacterial Blight-Resistance Gene in Rice, Is Induced by Bacterial Inoculation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **95**, 1663-1668. <https://doi.org/10.1073/pnas.95.4.1663>
- [16] Ji, C., Ji, Z., Liu, B., *et al.* (2020) *Xa1* Allelic R Genes Activate Rice Blight Resistance Suppressed by Interfering TAL Effectors. *Plant Communications*, **1**, Article ID: 100087. <https://doi.org/10.1016/j.xplc.2020.100087>
- [17] Gao, M., He, Y., Yin, X., *et al.* (2021) Ca²⁺ Sensor-Mediated ROS Scavenging Suppresses Rice Immunity and Is Exploited by a Fungal Effector. *Cell*, **184**, 5391-5404.e5317. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2021.09.009>
- [18] Wang, Z., Xia, Y., Lin, S., *et al.* (2018) Osa-miR164a Targets Os NAC 60 and Negatively Regulates Rice Immunity against the Blast Fungus *Magnaporthe oryzae*. *The Plant Journal*, **95**, 584-597. <https://doi.org/10.1111/tpj.13972>
- [19] Li, Y., Zhang, Q., Zhang, J., *et al.* (2010) Identification of microRNAs Involved in Pathogen-Associated Molecular Pattern-Triggered Plant Innate Immunity. *Plant Physiology*, **152**, 2222-2231. <https://doi.org/10.1104/pp.109.151803>
- [20] Lin, R., Zhao, W., Meng, X., *et al.* (2007) Rice Gene OsNAC19 Encodes a Novel NAC-Domain Transcription Factor and Responds to Infection by *Magnaporthe grisea*. *Plant Science*, **172**, 120-130. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2006.07.019>