

· 植物免疫与抗病性 ·

作物广谱抗病研究现状与关键科学问题

朱孝波¹ 李伟滔¹ 贺 闯¹ 王 静¹ 于振良² 陈学伟^{1*}

1. 四川农业大学 水稻研究所/西南作物基因资源发掘与利用国家重点实验室(筹), 成都 611130

2. 国家自然科学基金委员会 生命科学部, 北京 100085

[摘要] 培育抗病品种是应对作物病害威胁最经济有效的方法,广谱抗病资源发掘、抗病基因鉴定和抗病理论解析等是培育作物广谱抗病品种的基础。二十多年来,植物免疫反应及抗病研究取得了系列重大进展,主要粮食作物广谱抗病研究也取得了显著成效,包括克隆了系列广谱抗病基因并揭示了部分基因的抗病机理。本文对作物广谱抗病领域的主要研究进展进行了回顾与综述,提出了该领域亟需解决的关键科学问题,对作物广谱抗病研究面临的机遇与挑战进行了分析,同时对作物广谱抗病研究的发展进行了展望。

[关键词] 作物广谱抗病;分子机理;研究现状;科学问题;发展方向

得益于绿色革命、杂交育种和先进的栽培管理技术等,目前全球粮食产量基本能满足人类需求。但随着世界人口数量的不断增长,2050年粮食产量或将不能满足人类需求^[1],这给农业生产的粮食安全供给提出了迫切要求。农作物病害严重威胁粮食产量和品质,是制约农业安全生产的关键因素。对于农业粮食生产而言,利用作物抗性资源及其抗病基因培育抗病品种,是解决病害威胁最为经济有效的途径,也是提高粮食产量、促进作物稳产增产和优质的重要保障。

植物免疫及抗病理论的研究是作物抗病育种的重要基础。已有研究表明,植物虽不具备脊椎动物的获得性免疫系统,但有与动物类似的先天免疫系统(Innate Immunity)^[2]。国际上围绕植物免疫与抗病性的科技攻关取得了系列重要成就,形成了如下主要理论:植物利用细胞膜表面的模式识别受体蛋白(Pattern-Recognition Receptors, PRRs)识别病原微生物保守的分子模式(Pathogen-Associated Molecular Patterns, PAMPs)或来自植物自身、与损伤相关的分子模式(Damage-Associated Molecular Patterns, DAMPs),以激活免疫反应,保护自己免受损害^[3, 4];该过程中的PRRs通常是一些跨膜的类受



陈学伟 四川农业大学教授,西南作物基因资源发掘与利用国家重点实验室(筹)主任,国家杰出青年科学基金获得者,教育部长江学者特聘教授,国家万人计划领军人才,获2019年首届科学探索奖。长期从事水稻广谱抗病研究与利用工作,部分成果获得2017年中国生命科学十大进展,2017年中国农业科学重大研究进展和2018年中国农业科学重大研究进展。



朱孝波 四川农业大学讲师,硕士生导师。2016年6月在四川农业大学获农学博士学位,2016年7月至2018年3月从事博士后研究。长期围绕水稻免疫与细胞死亡调控机理开展工作,揭示了多囊泡体运输途径等对水稻广谱抗病性的调控作用。

体激酶和类受体蛋白,如FLS2、CERK1和PEPR1/2等;PAMPs则是一些病原微生物保守的组份,如鞭毛蛋白、几丁质和肽聚糖等;DAMPs多为植物在受到病原物入侵后自身产生的小肽等分子,如Systemin、AtPeps和Oligogalacturonides等^[4, 5]。植物通常利用两个层级的免疫反应来应对病原入侵。第一层级是由上述PAMPs和DAMPs激活的植物免疫反应,称之为模式分子激发的免疫反应(PAMP-Triggered Immunity, PTI)^[3, 4]。病原物为

收稿日期:2020-03-30;修回日期:2020-06-08

* 通信作者,Email:xwchen88@163.com

本文受到国家自然科学基金项目(31825022, 31772153, 31701779)和四川省科技厅应用基础研究项目(2019YJ0432)的资助。

了对抗该免疫反应,通过向植物细胞分泌效应因子(Effectors)来抑制PTI并使植物感病,该过程被称为效应因子引发的感病(Effector-Triggered Susceptibility,ETS)^[3]。植物并不会坐以待毙,而是进化出了第二层级,由一类包含核苷酸结合结构域和亮氨酸富集重复区的受体类蛋白(Nucleotide-Binding Domain and Leucine-Rich Repeat Receptors,NLRs)所介导的免疫反应。NLRs通过不同方式识别病原菌分泌的效应子Effectors或无毒蛋白(Avirulence Proteins,Avr proteins),从而激发更为强烈的抗病反应,被称为效应因子触发的免疫反应(Effector-Triggered Immunity,ETI)^[3]。此外,由非编码RNA如MicroRNA介导的基因沉默系统在植物识别和抵御病毒等病原物的过程中也发挥着重要的调控作用^[6,7]。

在植物抗病过程中,除上述提到的蛋白外,还有许多调控因子(Defense Regulators,DRs)参与了免疫信号的调节^[8]。一些PRRs,NLRs或DRs编码基因介导或调控的植物抗性具有广谱性(Broad Spectrum Resistance,BSR),即一个基因对某一病原菌的不同小种或两种以上病原菌具有抗性^[8-10]。PTI的触发通常会引起植物细胞壁木质化和增厚、病程相关基因(Pathogenesis-Related Genes,PR Genes)诱导表达和合成抗菌代谢物等反应,增强植物对其他入侵病原物的抵御能力。因此,PTI过程中关键基因介导的抗性多具有广谱性^[8]。经典的抗病基因(Resistance Genes,R Genes)介导的抗性大多数属于由NLRs受体激发引起的ETI反应,该类型反应虽比PTI具有更强的抗病性,但由于NLR通常只能识别一个或几个特定病原菌小种的效应因子,因此R基因介导的抗病反应通常具有小种特异性^[9,11]。另外,植物中某些基因功能丧失后会引发抗病反应,这样的基因被称为感病基因(Susceptibility Genes,S Genes),这类基因多为DR基因^[9,12]。

在植物抗病理论成果指导之下,积极利用广谱抗病基因进行育种改良,培育作物广谱抗病新品种是防控病害的有效方法。然而,受限于对广谱抗病基因和广谱抗病理论的认识程度,在育种实践中,育种家们通常的做法是聚合多个具有小种特异抗性的基因,从而达到提高作物抗病谱的目的^[13]。显然,聚合多个抗病基因增加了品种选育的成本,且延长了育种周期;另外,小种特异性基因所介导

的抗性容易因病原菌优势致病群的快速变化而突破,使得选育的品种在种植几年后逐渐丧失抗性^[14,15]。传统作物抗病育种方式的局限性对农作物抗病育种变革提出了迫切需求,深入发掘广谱抗病资源、鉴定新型抗病基因、阐释广谱抗病理论,并将这些理论应用到抗性改良上,将成为今后该领域的重要发展方向。本文将围绕主要粮食作物水稻、小麦以及玉米等近年来广谱抗病研究现状与存在的瓶颈问题进行阐述和探讨,为今后作物广谱抗病理论研究和育种实践提供参考。

1 作物广谱抗病研究发展现状

抗病基因及抗病相关基因的克隆及其抗性机制的解析是作物抗病育种的重要基础。自Flor在20世纪40年代提出植物-病原菌互作的“基因对基因”假说以来,各国学者围绕作物抗病基因及抗病相关基因开展了广泛研究,克隆了一大批调控植物抗性的基因或QTL(Quantitative Trait Locus)^[16]。随着对广谱抗病研究重要性认识的不断加深,各国对该领域的研究也不断加强。根据Web of Science数据库统计,几十年来全球农业领域关于广谱抗病性研究的论文发表数累积达到2530篇,其中我国学者发表的研究论文为722篇,占比28.54%,位居世界第一(图1),这一硕果得益于我国对广谱抗病基础研究的长期重视和持续投入。

1.1 R基因介导的作物广谱抗病性

目前克隆的抗病基因多编码NLR类受体蛋白,因此通常所说的R基因主要是指NLR类免疫受体的编码基因,其他一些抗性优异的非NLR类型基因也被称为R基因,如*Xa21*、*Pi-d2*、*Ptr*和*Lr34*等^[8,9]。

水稻作为最重要的粮食作物和单子叶植物模式生物,其抗病相关的研究在三大作物中最为深入。文献记载有真菌、细菌、病毒和线虫在内的70余种病原能危害水稻,其中稻瘟菌(*Magnaporthe oryzae*)、白叶枯菌(*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*,*Xoo*)、条斑菌(*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzicola*,*Xoc*)、纹枯菌(*Rhizoctonia solani*)和各种病毒引起的危害尤为严重^[8,17]。目前关于抗病基因的报道多集中于稻瘟病和白叶枯病的抗性,其中大约100个R基因和500个QTLs对水稻稻瘟病抗性有贡献,有超过40个主效基因对白叶枯病具有抗性;此外也有一些关于对病毒和纹枯病等抗性的研究

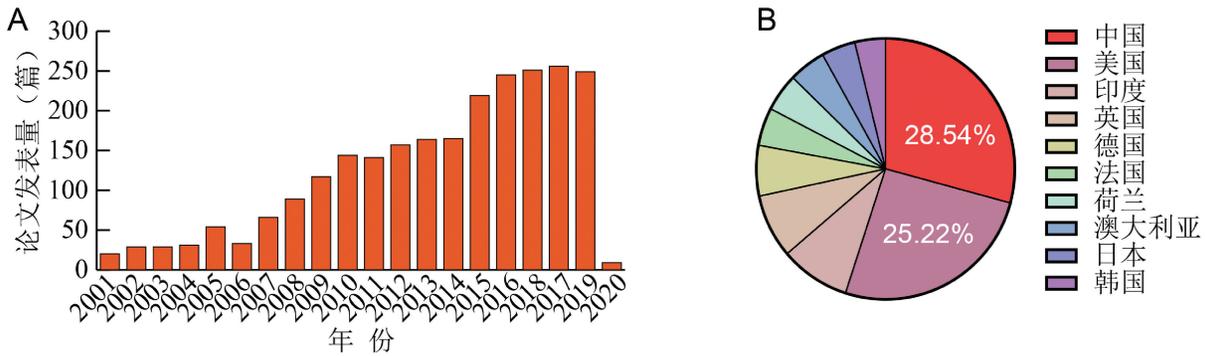


图 1 2001—2020 年农业领域关于广谱抗病研究的论文发表情况

A. 农业领域广谱抗病研究逐年文章发表情况; B. 文章累计发表数前十的国家统计。检索条件: SU= Agriculture and TS= Broad spectrum resistance, 截止到 2020 年 2 月 20 日。

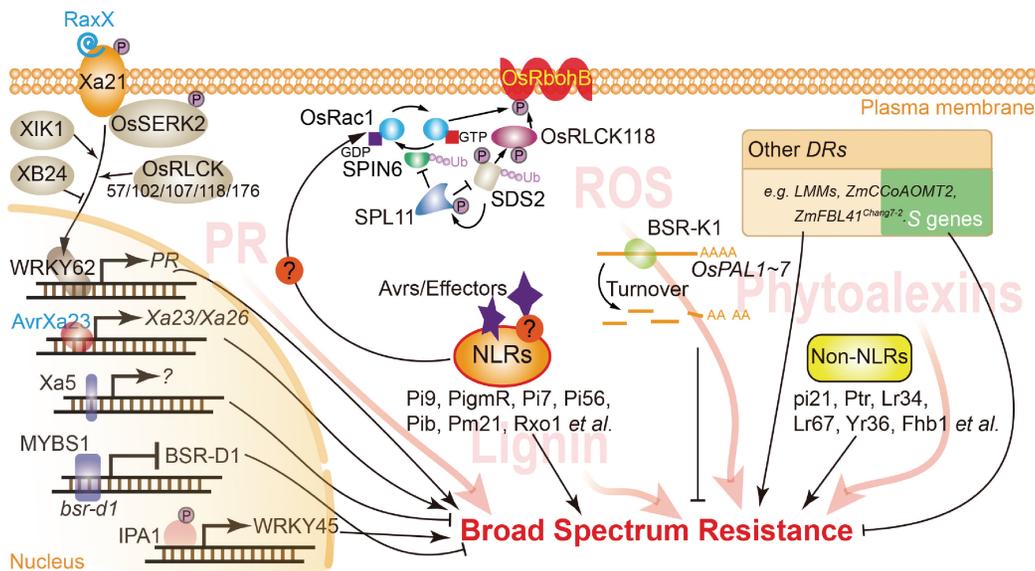


图 2 广谱抗病基因调控作物广谱抗病性的模式简图

注:抗病反应的激活常会引起植物活性氧迸发(ROS)、PR 基因表达升高、抗毒素和木质素合成增加等,这些对植物广谱抗病性都具有贡献。DR 基因中的感病基因(S genes)对广谱抗病性为负调控作用,在基因功能受抑制后才会激活作物的广谱抗病性。图中箭头表示对所指示过程的正调控作用;横线表示负调控作用。

报道^[4, 8, 9, 11]。除水稻外,小麦和玉米中也有抗病基因的报道,如小麦 *Yr36* 和 *Pm21*^[18, 19],玉米 *Rpl-D* 和 *Rxo1* 等^[20, 21](图 2)。在已克隆的 R 基因中,大多表现为小种特异性,不具有广谱性;仅少数 R 基因表现出广谱抗性^[4, 8, 9],包括水稻中约 10 个、小麦中 6 个和玉米中 1 个(图 2)。

水稻 NLR 类 R 基因调控稻瘟病广谱抗性的研究较为广泛和深入。*Pi9* 是一个具有较广抗谱的典型 NLR 类 R 基因,它对源于 13 个国家的至少 43 个稻瘟病菌生理小种具有很高的抗性^[22, 23]。*PigmR* 和 *PigmS* 是由中国科学院植物生理和生态研究所报道的重要基因,两基因编码的蛋白在功能上有拮

抗作用,共同调控了水稻稻瘟病抗性和产量性状的平衡^[24]。其他赋予水稻稻瘟病广谱抗性的 R 基因还有 *Pi7*、*Pi50*、*Pib*、*Piz-t* 和 *Pi56*^[25-29]。非 NLR 类 R 基因也在稻瘟病广谱抗性中发挥了重要作用。*Pi21* 编码一个富含脯氨酸的蛋白,负调控水稻对稻瘟病的抗性,其功能丧失等位突变 *pi21* 会产生对多个稻瘟病小种的广谱抗性,但抗性没有 NLR 类 R 基因所介导的强^[30]。*Ptr* 编码含 Armadillo 重复的蛋白,正调控了水稻对多个稻瘟病菌小种的广谱抗性^[31]。

除稻瘟病抗性基因外,水稻中还克隆了一些白叶枯病广谱抗性基因,如 *Xa21*、*Xa23* 和 *xa5* 等。

Xa21 是第一个被克隆的水稻白叶枯病抗性基因, 编码一个细胞膜定位的类受体蛋白激酶, 对全球大多数白叶枯病菌株表现出较高抗性, 且抗性为显性遗传。病原菌蛋白 RaxX 可以被 XA21 特异识别并激发广谱抗病反应, 其第 14 位酪氨酸的硫酸化修饰是 XA21 识别 RaxX 所必须的^[32]。XA21 介导的广谱抗病信号网络涉及众多调控因子, 包括 XB24、XIK1、OsRLCK57/102/107/118/176 和 OsSERK2 等^[4]。*Xa3/Xa26* 同样编码类受体蛋白激酶, 对白叶枯病菌表现为全生育期完全显性抗性。*Xa23* 编码一个 113 个氨基酸的蛋白, 与 XA10 具有 50% 的同源性, 其表达特异地受白叶枯菌激活^[33]。*AvrXa23* 是一个在白叶枯病菌中广泛存在的转录激活类效应子 (Transcription Activator-Like Effector, TALE), 它结合水稻 *Xa23* 基因启动子并激活其介导的免疫。抗病和感病 *Xa23* 等位基因的开放阅读框完全一致, 仅在启动子区域存在差异。感病水稻由于 *xa23* 位点启动子缺少一个 *AvrXa23* 结合元件, 因此在病原菌入侵时不能表达抗病蛋白 XA23 而失去了抗性^[33]。*xa5* 作为一个隐性基因, 不仅对白叶枯具有抗性, 而且对细菌性条斑病也具有抗性。*xa5* 的序列在抗病和感病品种中存在两个碱基差异, 导致一个缬氨酸变成谷氨酸, 可能影响了蛋白间的相互作用。其显性等位基因 *Xa5* 编码一个真核生物转录因子 II A 的 γ 亚基 (TF II A γ), 不同于先前发现的 R 基因^[34, 35]。

在小麦生产中, 锈病 (包括叶锈、秆锈和条锈病)、赤霉病和白粉病等病害的发生严重危害小麦产量和品质。目前已鉴定或克隆的小麦广谱抗病基因中, *Lr34/Yr18/Pm38/Sr57*、*Lr27/Yr30/Sr2*、*Lr46/Yr29/Pm39/Sr58* 和 *Lr67/Yr46/Pm46/Sr55* 等 4 个基因对锈病和白粉病具有广谱抗性^[36]; 其中, *Lr34* 和 *Lr67* 已被克隆, *Lr34* 基因编码一个假定的 ABC 转运蛋白, *Lr67* 则编码一个己糖转运蛋白^[37, 38]。其他已克隆的小麦广谱抗病基因还包括 *Yr36/WKS1*、*Fhb1*、*Fhb7* 和 *Pm21*。*Yr36/WKS1* 基因编码一个包含激酶和脂绑定结构域的蛋白, 在相对高温 (25~35°C) 条件下, 表现出对多个条锈菌小种的广谱抗性; *WKS1* 能够进入叶绿体并磷酸化光系统 II 外周蛋白 PsbO, 促进其降解, 从而使得光系统 II 吸收光能后释放超氧阴离子, 产生 H₂O₂, 提高小麦抗病性^[18, 39]。*Fhb1* 和 *Fhb7* 分别编码一个细胞核蛋白和一个谷胱甘肽 S-转移酶, 对多种镰刀菌具有广谱抗性; 携带 *Fhb7* 基因的小麦品系在抗赤

霉病的同时, 对小麦另一重大病害茎基腐病也表现出明显抗性^[40, 41]。*Fhb7* 基因产物可以有效分解赤霉病产生的呕吐毒素, 产生解毒效应, 这一特性有望在粮食深加工和饲料工业中得到广泛应用^[41]。*Pm21* 则编码一个典型的 R 蛋白, 对多个小麦白粉菌具有广谱抗性, 但具体抗病机制还不清楚^[19]。

1.2 DR 基因介导的作物广谱抗病性

与 R 基因介导的抗性不同, DR 基因激发的抗性通常为不完全抗性 (又叫部分抗性), 但具有抗性持久和抗谱更广等特点。DR 基因功能各异, 参与基因转录、蛋白翻译和修饰、胞内运输和代谢催化等各个环节。一些 DR 基因功能激活或缺失的植物会因免疫的持续激活而表现出细胞死亡表型, 又称为类病斑突变体 (*Lesion Mimic Mutant*, *lmm*)。这类突变体在作物抗性育种应用上具有一定优势, 但也有其自身局限性。其优势在于 LMM 基因可能是广谱抗病育种的重要选择目标, 具体体现在突变体持续的免疫激活和细胞死亡, 使作物对不同病原物抗性均有不同程度提升, 从而表现出广谱抗病性^[42]。LMM 的局限性在于难以在育种上直接利用, 因为 LMM 的抗性多为隐性遗传且植物伴随细胞死亡的出现, 对作物的生长发育和产量及品质均有不同程度的影响。

主要作物中均有 *lmm* 突变体相关报道。水稻中至少已克隆了 33 个 LMM 基因, 如 *spl11*、*spl28*、*lrd6-6*、*oscul3a*、*ebr1* 等同时表现出对稻瘟病和白叶枯病的广谱抗性^[43]。*lmm* 突变体表现的抗病性多为隐性遗传, 仅少数几个为显性或半显性遗传, 如 *NH1/OsNPRI*、*ALSI/LILI*、*SPL18* 和 *nlsl-1D*^[43]。玉米和小麦中也有 *lmm* 突变体的报道, 如 *Les1~17*、*llsl*、*lm* 和 *hlp* 等, 但研究并不深入^[44-46]。大麦中 *Mlo* 基因编码一个跨膜蛋白, 该基因突变植株出现自发的细胞壁加固和叶片细胞死亡, 表现出对目前已知的所有大麦白粉菌 (*Blumeria graminis* f. sp. *hordei*) 的广谱和持久抗性, 自 19 世纪 70 年代以来已在欧洲被广泛利用^[47, 48]。*mlo* 抗性位点的成功利用表明其他 *lmm* 基因介导的广谱抗性也同样具有潜在的应用价值, LMM 基因也将继续作为作物广谱抗病的重要对象被广泛关注和研究。

另外一些 DR 基因也能调节作物广谱抗病性, 但与 LMM 基因不同, 不会引起植物明显的细胞死亡, 却足以在一定程度上或通过一定途径抵抗病原菌的入侵, 具有广阔的育种应用前景^[9]。广谱抗病位点 *bsr-d1* 的抗性源于启动子-618 位核苷酸 A 到 G

的自然变异,对水稻的产量和品质没有明显的影响^[49]。编码具有 RNA 绑定功能的三角状四肽重复(Tetratricopeptide Repeats, TPRs)结构域包含蛋白的基因 *Bsr-k1* 突变丧失功能后, PAL 家族基因 *OsPAL1~7* 的 mRNA 在细胞内积累,促进木质素的合成和积累,同时增强水稻对多个稻瘟病菌和白叶枯菌生理小种的抗性;该位点与 *bsr-d1* 一样,对水稻产量和稻米品质没有明显的影响,对水稻广谱抗病育种具有重要的应用价值^[50]。在玉米中,编码咖啡酰辅酶 A-O-甲基转移酶的基因 *ZmCCoAOMT2* 通过参与苯基丙酸类代谢途径调控木质素合成,能够增强玉米对小斑病、灰斑病和大斑病的广谱抗性^[51]。近期,山东农业大学的研究团队报道了玉米抗病自交系 Chang7-2 中 *ZmFBL41* 的自然变异 *ZmFBL41^{Chang7-2}* 能够提高玉米对纹枯病的抗性^[52],该抗性位点的发现为玉米和水稻等作物的纹枯病抗性改良提供了重要的理论依据和基因资源。

1.3 广谱抗病机理

在 PTI 和 ETI 信号中,植物免疫反应的激发通常会引起一些相同的下游反应,如活性氧迸发(ROS)、PR 基因表达、抗毒素合成以及木质素增加等^[4]。PTI 信号起始于细胞膜上的 PRRs 识别病原菌保守的 PAMPs。PRRs 通常是受体激酶蛋白(Receptor Kinases, RKs),他们与共受体蛋白相互作用,并通过受体类胞质激酶(Receptor-Like Cytoplasmic Kinases, RLCKs)等一起传递免疫信号,并由丝裂原活化蛋白激酶(Mitogen-Activated Protein Kinase, MAPK)级联反应途径和 Ca^{2+} 信号等途径最终实现抗病性的激活^[53, 54]。研究发现 PTI 信号中 PRRs 下游的调控模块在植物间具有较高的保守性,这体现在仅将 EFR 或 XA21 等 PRRs 转化到受体植物中,便能提高受体植物的抗病性,甚至是广谱抗病性^[55]。基于 PRRs 下游信号的保守性,可将模式植物中鉴定到的 PRRs 转化到作物中,从而达到提高作物广谱抗病性的目标^[55]。

水稻小 GTP 酶 OsRac1 是一个重要的免疫调控因子,在 R 基因和 DR 基因介导的广谱抗病信号传递中起着重要调控作用。R 蛋白 Pit 能够与一个鸟苷酸交换因子(Guanine Nucleotide Exchange Factor, GEF) OsSPK1 相互作用,调节 OsSPK1 活性从而激活 OsRac1;激活的 OsRac1 促进 NADPH 氧化酶 OsRbohB 的活性,激发 ROS,进而引起抗病反应^[56]。OsRac1 也在 R 基因 *Pia* 和 *Pid3* 介导的抗病过程中发挥着重要作用^[57]。但是,目前还不清

楚 OsRac1 在广谱抗病性的 R 基因信号传导中是否也扮演着同样角色。OsRac1 对 DR 基因介导的广谱抗病信号传递也发挥重要调控作用。E3 泛素连接酶 SPL11 能够促进 SPIN6 和 SDS2 蛋白的降解,SPIN6 是一个小 GTP 酶激活蛋白(GTPase-activating protein, GAP),催化 GTP 水解,使 OsRac1 由 GTP 绑定的活性状态变为 GDP 绑定的无活性状态;SDS2 是一个蛋白激酶,能够磷酸化底物 OsRLCK118 而促进 OsRLCK118 磷酸化并激活 OsRbohB^[58, 59]。OsRac1 还能与 OsRAR1、RACK1、HSP90 和 HSP70 等形成抗病复合体(Defenseome),调控植物免疫^[60]。这些研究表明 OsRac1 作为 R 和 DR 基因抗病免疫反应的重要信号节点,可能是植物免疫信号传递的中心。因此,操纵 OsRac1 活性可能会获得具有广谱抗病性的水稻新种质。

近年来,作物广谱抗病新机制研究获得了较大突破,例如转录因子 IPA1 和 BSR-D1、NLR 蛋白 PigmR/PigmS 以及甲基转移酶 ZmCCoAOMT2 和 F-box 蛋白 ZmFBL41^{Chang7-2} 等介导的新型广谱抗病机制的发现。IPA1 是水稻理想株型建成的核心调控因子,稻瘟病菌的侵染会诱导其 163 位丝氨酸的迅速磷酸化,促使 IPA1 绑定并促进抗病相关基因 WRKY45 表达,进而激活水稻抗病性;抗病信号激活后,IPA1 磷酸化迅速解除,继续行使生长调控的功能,这种模式实现了单个基因对植物抗性和产量的协同调控^[61]。BSR-D1 属于 C2H2 类锌指转录因子,其启动子的自然变异导致上游转录因子 MYBS1 对其结合增强,抑制 BSR-D1 的转录,从而降低下游过氧化物酶基因的表达量,使得植株积累大量 H_2O_2 ,提升了水稻对稻瘟病菌的广谱抗性^[49]。NLR 蛋白 PigmR 对水稻稻瘟病具有较强的抗性,通常情况下,强的抗性选择又会导病原菌致病优势群快速变异,使 R 蛋白丧失抗性。有趣的是,研究者发现另一个 NLR 蛋白 PigmS 可通过与 PigmR 竞争形成异源二聚体,削弱 PigmR 介导的抗病性,降低 PigmR 对稻瘟病菌的选择压力,从而使水稻持久保持广谱抗病性^[24]。PigmS 的表达受甲基化调控,其在花粉中特异的高表达而在叶片和茎秆等病原菌侵染的组织中表达量很低,PigmR 和 PigmS 通过这种模式协调了水稻对稻瘟病的抗性与产量间的平衡^[24]。在玉米中,咖啡酰辅酶 A-O-甲基转移酶 ZmCCoAOMT2 通过参与苯基丙酸类代谢途径来调控玉米木质素的合成,提高木质素含量,增强玉米对小斑病、灰斑病和大斑病这三大玉米病害的广谱抗

性^[51]。F-box蛋白 ZmFBL41 是 SCF(SKP1-Cullin-F-box)E3 泛素连接酶复合体的一员,能介导对肉桂醇脱氢酶 ZmCAD 的降解,降低木质素的含量,使玉米易感纹枯病;抗病自交系 Chang7-2 中,ZmFBL41^{Chang7-2} 因 2 个关键氨基酸的变异不能结合并降解底物 ZmCAD,使木质素含量增加,从而提高植株对纹枯病的抗性^[52]。由真菌 *Rhizoctonia solani* 引起的纹枯病严重危害玉米和水稻等作物的安全生产,由于病原菌的寄主广泛且生产上缺少有效的抗源,纹枯病的危害一直未能得到有效控制^[62], ZmFBL41^{Chang7-2} 的鉴定对作物纹枯病抗性改良具有重要的意义。

如前文所述,ETI 反应主要由 R 蛋白通过直接或间接识别病原菌无毒蛋白来启动。多数 R 蛋白识别的病原菌无毒蛋白还未鉴定到,并且免疫信号如何传递和执行的具体机理也不太清楚^[9]。DR 蛋白在 PTI 和 ETI 信号传递中的作用均有报道,主要参与基础免疫反应或免疫反应下游的调控,其调控作用相对清晰,但具体作用机制还有待深入。显然,新近揭示的几类新型广谱抗病机制中,R 蛋白介导的抗病性属于 ETI 范畴,但其他几类新型广谱抗病机制与 PTI 和 ETI 的关系尚不清楚,其关系的阐述还有待后续更多、更深入的研究。

2 作物广谱抗病研究领域的主要科学问题

各国研究人员通过长期不懈的努力揭开了作物广谱抗病的神秘面纱,为育种应用提供了重要的基因资源和理论指导。然而,我们也注意到,目前作物广谱抗病领域的研究依然还存在许多亟需回答的关键科学问题,比如:为什么同一种作物对不同病原菌的抗性不同?作物为什么不能抵抗所有的病原菌?自然界是否存在对所有或者绝大多数病害具有抗性的“超级”材料?或者能否人工创制这样的“超级”抗性材料?“超级”材料的农艺性状和生态适应性与抗性如何平衡?系统回答上述关键科学问题需要广大植物抗病研究人员的持续努力,针对性地解决目前作物广谱抗病研究领域的以下主要问题。

首先,如何快速有效地挖掘关键广谱抗性资源并克隆其抗病基因,是广谱抗病研究面临的主要科学问题之一。作物中已克隆的具有广谱抗病性的基因还非常有限,尤其是在玉米和小麦这类基因组比较复杂的作物中,采用传统图位克隆的方法获得抗病基因具有相当大的难度。水稻中虽然已克隆了一些具有广谱抗病性的基因,但深入找寻新的广谱抗

病基因遇到了瓶颈,一是缺少具有广谱抗病性的新种质资源,二是缺乏在已有抗病种质资源中挖掘新广谱抗病基因的高效手段。

其次,如何系统全面地解析抗性机制。目前而言,多数具有较强抗性的 R 基因所介导的抗性机理其实还很不清楚。例如大麦的 mlo 介导的抗性虽然已经在生产上应用并取得了很好的白粉病抗性效果,但其抗病分子机理至今仍未得到深入揭示^[47]。对一些 DR 基因的抗病调控机理虽然进行了一定阐释,但多限于单个基因如何调控免疫信号,DR 基因之间、DR 与 R 基因之间是否存在联系、如何协调植物广谱抗病信号等还很不清楚。

另外,抗病基因是否具有好的育种应用价值,除了考虑基因提供的抗性外,还得兼顾其在提高抗性时是否对产量性状、品质性状以及其他重要性状存在影响。一些基因虽然表现出了较好的广谱抗病性,但其引起的抗性反应过于强烈,会给作物生长发育带来诸多不利影响,在育种上难以直接利用,如 LMM 基因介导的抗性。此外,一些抗病基因与影响作物品质的基因紧密连锁,如 *pi21*^[30],传统育种方法难以将他们分开,导致育种上应用困难。

总之,作物产量和品质是满足人类消费的最终需求,抗病性是产量和品质的重要保障。在综合解决上述三个问题的基础上,还需要探究解决如何实现抗病性与产量、品质之间协同调控等关键问题,解决好抗病性如何与抗虫、耐非生物逆境胁迫等的协同调控,以培育高产、优质、广适新品种,实现作物绿色生态种植,保障粮食安全生产。

3 作物广谱抗病研究面临的机遇与挑战

我国是人口大国,也是传统的农业大国,解决好粮食安全生产问题一靠政策,二靠科技。新中国成立 70 年来,国家共颁布了至少 2259 项农业政策,为中国农业生产保驾护航,实现了从索取农业到反哺农业的演变^[63]。近年来,生态文明理念深入人心,生态文明建设有序推进。农业生态文明建设的關鍵之一就是实现农作物病害的绿色生态调控,保障农业的绿色可持续发展。从国家到省、市的各级政府和机构积极响应政策号召,在植物保护、病害绿色可持续防控上继续加大资助力度,以国家自然科学基金委员会为例,2019 年在植物保护学科领域资助各类项目 360 多项,金额达 1.7 亿元。

国家政策的引导和资金投入大力推动了我国作物广谱抗病研究的发展。通过国际、国内合作研究,

搭建优良研究平台,利用先进技术,结合自身创新,我国在植物抗病机理研究上取得了系列显著成果:中国科学院遗传与发育生物学研究所与清华大学联合,采用低温冷冻电镜技术首次解析了植物抗病小体(Resistosome)的结构,揭示了 NLR 蛋白激活免疫的全新机制^[64];北京大学研究团队通过与国内外多个研究团队合作,系统研究了水稻对病毒的抗性调控作用^[7];南京农业大学研究团队与美国俄勒冈州立大学合作发现了大豆疫霉菌胞外效应蛋白 XEG1,研究提出了作物疫霉菌“诱饵模式”致病机制模型,从分子水平揭示了作物疫病成灾机制^[65];由西北农林科技大学研究团队领衔的全国小麦条锈病研究协作组通过长期研究,发现了小麦锈病传播的规律,提出了小麦锈病生态防治的理论和方法,解决了小麦锈病绿色防治的难题等^[66, 67]。

此外,以转录激活样效应因子核酸酶(Transcription Activator-Like effector Nucleases, TALEN)和成簇有规律的间隔短回文重复序列(Clustered Regularly Interspaced Short Palindromic Repeat, CRISPR)为基础发展而来的新型基因编辑技术在农作物抗病种质资源的创制中正发挥着越来越重要的作用。例如,采用 TALEN 和 CRISPR/CAS9 技术对 *Mlo* 基因进行编辑,成功获得了对白粉病广谱抗性提高的小麦材料^[68]。对水稻 *SWEET11/13/14*、*Xa13* 等基因进行编辑,创制获得了白叶枯抗性增强的水稻^[69];对 *Pi21* 基因或同时对 *Pita*、*Pi2* 和 *ERF922* 三个基因进行编辑,都能获得对稻瘟病抗性显著提高的水稻新种质^[69, 70]。通过这些新型基因编辑技术改良的后代与传统的转基因植物不同,基因组中没有引入外源基因或基因片段,仅有小的核苷酸片段或个别碱基的改变,且这些核苷酸来源于水稻自身,与自然突变或人工诱变获得的种质类似。相信在不久的将来,这些新型的基因编辑技术,特别是 CRISPR 技术将会获得批准并进行育种应用,助力作物广谱抗病等领域更快、更好地发展。

作物广谱抗病研究既面临着大好机遇,也面临着严峻挑战。一方面,广谱抗病新基因的挖掘需结合新的研究方法和新技术,以提高基因发掘效率和准确性;另一方面,广谱抗病基因的抗性持久性问题、抗性与产量和品质的平衡问题还制约着抗病基因的育种应用。随着科技发展的日新月异,新的研究思路、方法、技术和手段层出不穷;科技工作者应该对新的科技工具加以大力革新,并应用于作物广谱抗

病研究和育种实践,有效克服作物病害,为粮食安全生产保驾护航。

4 未来作物广谱抗病的研究方向

针对作物广谱抗病研究面临的主要科学问题和挑战,我们既要有强烈的危机感和紧迫感,又要充满信心,积极应对。首先,应加大对已有广谱抗病作物种质资源,如水稻地谷、玉米 Chang7-2 和小麦广谱抗病近源种等的研究力度,挖掘新的抗病基因;继续寻找、创制和鉴定具有广谱抗病性的新种质,如抗病野生资源、地方种质资源以及利用各种物理化学和先进基因编辑手段等人工方式获得广谱抗病性增强的突变体材料。其次,采用大数据分析、组学研究手段以及多种新方法结合分析,迅速克隆目的广谱抗病基因并对其调控机理进行全面解析。例如,采用全基因组关联分析发现了水稻广谱抗稻瘟病遗传位点 *bsr-d1*^[49];整合代谢组和转录组分析,发现了番茄中法卡林二醇的生物合成基因簇,并揭示了番茄对病害的抗性调控机制^[71];利用 RNA 深度测序发现 miRNA 参与植物的抗病性,并揭示了多个 miRNA 参与病害调控的机理^[72, 73];采用结构生物学的手段进行研究解析了抗病小体结构,揭示了 NLR 蛋白调控免疫的新机理等^[64]。另外,应加强抗病关键蛋白尤其是受体蛋白结构的解析,鉴定重要蛋白结构域和关键氨基酸位点,以利于通过分子设计及利用新型基因编辑等技术手段改良和提高作物抗病性。在这些基础上,还应注重鉴定的广谱抗病基因在育种实践中的应用和评价,抗病基因在提高抗性的同时既要兼顾与产量和品质间的平衡,也要考虑与抗虫性和抗逆性等生态适应性间的关系。既能提高作物抗病性,又能兼顾产量和品质等其他性状的基因更能在生产上得到广泛应用,比如兼顾产量和品质的基因 *IPa1*、*bsr-d1* 和 *Pigm* 等。

我国是传统的农业大国,创造了灿烂的农耕文明,在向农业强国的转型发展过程中,植保科技工作者应积极响应国家号召,倡导绿色植保,促进农业与环境的和谐、可持续发展。广谱抗病作物品种的培育是解决病害威胁最为绿色高效、环境友好的策略,我国近年来特别重视作物广谱抗病理论和应用的研究,在该领域取得了突出成绩,但也遇到了一些瓶颈问题。在未来的研究中,应继续坚持利用广谱抗病品种解决农作物病害问题这一指导思想,加大广谱抗病资源的发掘和创制力度;利用新的方法与技术,加强对广谱抗病基因的克隆和抗病机制的解析;切

实推进基础研究与实际应用的有机结合,力争大幅提高作物广谱抗性,为实现农业绿色生态和可持续发展提供重要支撑。

参 考 文 献

- [1] Bailey-Serres J, parker JE, ainsworth EA, et al. Genetic strategies for improving crop yields. *Nature*, 2019, 575 (7781): 109—118.
- [2] Wood EJ. Cellular and molecular immunology (5th ed.): Abbas A. K., and Lichtman, A. H. *Biochemistry and Molecular Biology Education*, 2004, 32(1): 65—66.
- [3] Jones JD, Dangl JL. The plant immune system. *Nature*, 2006, 444(7117): 323—329.
- [4] Liu W, Liu J, Triplett L, et al. Novel insights into rice innate immunity against bacterial and fungal pathogens. *Annual Review of Phytopathology*, 2014, 52(1): 213—241.
- [5] Choi HW, Klessig DF. DAMPs, MAMPs, and NAMPs in plant innate immunity. *BMC Plant Biology*, 2016, 16 (1): 232.
- [6] Hua C, Zhao JH, Guo HS. Trans-Kingdom RNA silencing in Plant-Fungal Pathogen interactions. *Molecular Plant*, 2018, 11(2): 235—244.
- [7] Yang Z, Li Y. Dissection of RNAi-based antiviral immunity in plants. *Current Opinion in Virology*, 2018, 32: 88—99.
- [8] Ke Y, Deng H, Wang S. Advances in understanding broad-spectrum resistance to pathogens in rice. *Plant Journal*, 2017, 90(4): 738—748.
- [9] Li W, Chern M, Yin J, et al. Recent advances in broad-spectrum resistance to the rice blast disease. *Current Opinion in Plant Biology*, 2019, 50: 114—120.
- [10] Wissner R, Sun Q, Hulbert S, et al. Identification and characterization of regions of the rice genome associated with broad-spectrum. *Quantitative Disease Resistance*. *Genetics*, 2005, 169(4): 2277—2293.
- [11] McDowell JM, Woffenden BJ. Plant disease resistance genes: recent insights and potential applications. *Trends in Biotechnology*, 2003, 21(4): 178—183.
- [12] Zaidi S S-E-A, Mukhtar MS, Mansoor S. Genome editing: targeting susceptibility genes for plant disease resistance. *Trends in Biotechnology*, 2018, 36(9): 898—906.
- [13] Joshi R, Nayak S. Gene pyramiding—A broad spectrum technique for developing durable stress resistance in crops. *Biotechnology and Molecular Biology Reviews*, 2010, 5: 51—60.
- [14] Dean R, Van Kan JA, Pretorius ZA, et al. The Top 10 fungal pathogens in molecular plant pathology. *Molecular Plant Pathology*, 2012, 13(4): 414—430.
- [15] Dean RA, Talbot NJ, Ebbole DJ, et al. The genome sequence of the rice blast fungus *Magnaporthe oryzae*. *Nature*, 2005, 434(7036): 980—986.
- [16] 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(11): 1479—1507.
- [17] Ou SH. *Rice diseases*. 2nd edn ed. Great Britain: C. A. B. International Mycological Institute, 1985.
- [18] Fu D, Uauy C, Distelfeld A, et al. A kinase-START gene confers temperature-dependent resistance to wheat stripe rust. *Science*, 2009, 323(5919): 1357—1360.
- [19] He H, Zhu S, Zhao R, et al. Pm21, Encoding a typical CC-NBS-LRR protein, confers broad-spectrum resistance to wheat powdery mildew disease. *Molecular Plant*, 2018, 11 (6): 879—882.
- [20] Collins N, Drake J, Ayliffe M, et al. Molecular characterization of the maize Rp1-D rust resistance haplotype and its mutants. *The Plant Cell*, 1999, 11(7): 1365—1376.
- [21] Zhao B, Lin X, Poland J, et al. A maize resistance gene functions against bacterial streak disease in rice. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, 102(43): 15383—15388.
- [22] Qu S, Liu G, Zhou B, et al. The broad-spectrum blast resistance gene Pi9 encodes a nucleotide-binding site-leucine-rich repeat protein and is a member of a multigene family in rice. *Genetics*, 2006, 172(3): 1901—1914.
- [23] Liu G, Lu G, Zeng L, et al. Two broad-spectrum blast resistance genes, Pi9(t) and Pi2(t), are physically linked on rice chromosome 6. *Molecular Genetics and Genomics*, 2002, 267(4): 472—480.
- [24] Deng Y, Zhai K, Xie Z, et al. Epigenetic regulation of antagonistic receptors confers rice blast resistance with yield balance. *Science*, 2017, 355(6328): 962—965.
- [25] Chaipanya C, Telebanco-Yanoria MJ, Quime B, et al. Dissection of broad-spectrum resistance of the Thai rice variety Jao Hom Nin conferred by two resistance genes against rice blast. *Rice*, 2017, 10(1): 18.
- [26] Liu Y, Liu B, Zhu X, et al. Fine-mapping and molecular marker development for Pi56(t), a NBS-LRR gene conferring broad-spectrum resistance to *Magnaporthe oryzae* in rice. *Theoretical and Applied Genetics*, 2013, 126(4): 985—998.
- [27] Su J, Wang W, Han J, et al. Functional divergence of duplicated genes results in a novel blast resistance gene Pi50 at the Pi2/9 locus. *Theoretical and Applied Genetics*, 2015, 128(11): 2213—2225.
- [28] Zhou B, Qu S, Liu G, et al. The eight amino-acid differences within three leucine-rich repeats between Pi2 and Pi2-t resistance proteins determine the resistance specificity to *Magnaporthe grisea*. *Molecular Plant Microbe Interactions*, 2006, 19(11): 1216—1228.
- [29] Roychowdhury M, Jia Y, Jia MH, et al. Identification of the rice blast resistance gene Pi6 in the National Small Grains Collection. *Phytopathology*, 2012, 102(7): 700—706.

- [30] Fukuoka S, Saka N, Koga H, et al. Loss of function of a proline-containing protein confers durable disease resistance in rice. *Science*, 2009, 325(5943): 998—1001.
- [31] Zhao H, Wang X, Jia Y, et al. The rice blast resistance gene *Ptr* encodes an atypical protein required for broad-spectrum disease resistance. *Nature Communications*, 2018, 9(1): 2039.
- [32] Pruitt RN, Schwessinger B, Joe A, et al. The rice immune receptor XA21 recognizes a tyrosine-sulfated protein from a Gram-negative bacterium. *Science Advances*, 2015, 1(6): e1500245.
- [33] Wang C, Zhang X, Fan Y, et al. XA23 Is an executor R protein and confers broad-spectrum disease resistance in Rice. *Molecular Plant*, 2015, 8(2): 290—302.
- [34] Iyer-Pascuzzi AS, Jiang H, Huang L, et al. Genetic and functional characterization of the rice bacterial blight disease resistance gene *xa5*. *Phytopathology*, 2008, 98(3): 289—295.
- [35] Xie X, Chen Z, Cao J, et al. Toward the positional cloning of *qBlSr5a*, a QTL underlying resistance to bacterial leaf streak, using overlapping sub-CSSLs in rice. *PLoS One*, 2014, 9(4): e95751.
- [36] 李玮, 宋国琦, 李吉虎, 等. 小麦四个多效抗病基因的分子检测. *麦类作物学报*, 2020, 40(4): 395—400.
- [37] Krattinger SG, Lagudah ES, Spielmeyer W, et al. A putative ABC transporter confers durable resistance to multiple fungal pathogens in wheat. *Science*, 2009, 323(5919): 1360—1363.
- [38] Moore JW, Herrera-Foessel S, Lan C, et al. A recently evolved hexose transporter variant confers resistance to multiple pathogens in wheat. *Nature Genetics*, 2015, 47(12): 1494—1498.
- [39] Wang S, Li QP, Wang J, et al. YR36/WKS1-Mediated Phosphorylation of *PsbO*, an extrinsic member of photosystem II, inhibits photosynthesis and confers stripe rust resistance in wheat. *Molecular Plant*, 2019, 12(12): 1639—1650.
- [40] Su Z, Bernardo A, Tian B, et al. A deletion mutation in *TaHRC* confers *Fhb1* resistance to *Fusarium* head blight in wheat. *Nature Genetics*, 2019, 51(7): 1099—1105.
- [41] Wang H, Sun S, Ge W, et al. Horizontal gene transfer of *Fhb7* from fungus underlies *Fusarium* head blight resistance in wheat. *Science*, 2020, 368(6493): eaba5435.
- [42] Lorrain S, Vaillau F, Balague C, et al. Lesion mimic mutants: keys for deciphering cell death and defense pathways in plants?. *Trends in Plant Science*, 2003, 8(6): 263—271.
- [43] Xiaobo Z, Mu Z, Mawsheng C, et al. Deciphering rice lesion mimic mutants to understand the molecular network governing plant immunity and growth. *Rice Science*, 2020, 27(4): 278—288.
- [44] Johal GS, Hulbert SH, Briggs SP. Disease lesion mimics of maize: a model for cell death in plants. *BioEssays*, 1995, 17(8): 685—692.
- [45] Kamlofski CA, Antonelli E, Bender C, et al. A lesion-mimic mutant of wheat with enhanced resistance to leaf rust. *Plant Pathology*, 2007, 56(1): 46—54.
- [46] Li T, Bai G. Lesion mimic associates with adult plant resistance to leaf rust infection in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2009, 119(1): 13—21.
- [47] 韩德俊, 李振岐, 曹莉, 等. 大麦抗白粉病基因 *Mlo* 的研究进展. *西北植物学报*, 2003, 23(3): 496—502.
- [48] Wolter M, Hollricher K, Salamini F, et al. The *mlo* resistance alleles to powdery mildew infection in barley trigger a developmentally controlled defence mimic phenotype. *Molecular and General Genetics*, 1993, 239(1-2): 122—128.
- [49] 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(1): 114—126. e15.
- [50] Zhou X, Liao H, Chern M, et al. Loss of function of a rice TPR-domain RNA-binding protein confers broad-spectrum disease resistance. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2018, 115(12): 3174—3179.
- [51] Yang Q, He Y, Kabahuma M, et al. A gene encoding maize caffeoyl-CoA O-methyltransferase confers quantitative resistance to multiple pathogens. *Nature Genetics*, 2017, 49(9): 1364—72.
- [52] Li N, Lin B, Wang H, et al. Natural variation in *ZmFBL41* confers banded leaf and sheath blight resistance in maize. *Nature Genetics*, 2019, 51(10): 1540—1548.
- [53] Liang X, Zhou JM. Receptor-Like Cytoplasmic Kinases: central players in plant receptor Kinase-Mediated Signaling. *Annual Review of Plant Biology*, 2018, 69: 267—299.
- [54] Bigeard J, Colcombet J, Hirt H. Signaling mechanisms in pattern-triggered immunity (PTI). *Molecular Plant*, 2015, 8(4): 521—539.
- [55] Ranf S. Pattern recognition receptors—Versatile genetic tools for engineering broad-spectrum disease resistance in crops. *Agronomy*, 2018, 8(8): 134.
- [56] Wang Q, Li Y, Ishikawa K, et al. Resistance protein *Pit* interacts with the GEF *OsSPK1* to activate *OsRac1* and trigger rice immunity. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115(49): E11551—E11560.
- [57] Zhou Z, Pang Z, Zhao S, et al. Importance of *OsRac1* and *RAI1* in signalling of nucleotide-binding site leucine-rich repeat protein-mediated resistance to rice blast disease. *New Phytologist*, 2019, 223(2): 828—838.
- [58] Fan J, Bai P, Ning Y, et al. The Monocot-Specific Receptor-like Kinase *SDS2* controls cell death and immunity in rice. *Cell Host Microbe*, 2018, 23(4): 498—510.

- [59] Liu J, Park CH, He F, et al. The RhoGAP SPIN6 associates with SPL11 and OsRac1 and negatively regulates programmed cell death and innate immunity in rice. *PLoS Pathogens*, 2015, 11(2): e1004629.
- [60] Akamatsu A, Wong HL, Fujiwara M, et al. An OsCEBiP/OsCERK1-OsRacGEF1-OsRac1 module is an essential early component of chitin-induced rice immunity. *Cell Host Microbe*, 2013, 13(4): 465—476.
- [61] Wang J, Zhou L, Shi H, et al. A single transcription factor promotes both yield and immunity in rice. *Science*, 2018, 361(6406): 1026—1028.
- [62] 李伟滔, 贺闽, 陈学伟. ZmFBL41^{Chang7-2}: 玉米抗纹枯病的关键利器. *植物学报*, 2019, 54(5): 547—549.
- [63] 肖小虹, 王婷婷, 王超. 中华人民共和国成立70年来农业政策的演变轨迹——基于1949—2019年中国农业政策的量化分析. *世界农业*, 2019, 08(484): 33—48.
- [64] Wang J, Hu M, Wang J, et al. Reconstitution and structure of a plant NLR resistosome conferring immunity. *Science*, 2019, 364(6435): eaav5870.
- [65] Ma Z, Zhu L, Song T, et al. A paralogous decoy protects *Phytophthora sojae* apoplastic effector PsXEG1 from a host inhibitor. *Science*, 2017, 355(6326): 710—714.
- [66] Zhao J, Wang M, Chen X, et al. Role of alternate hosts in epidemiology and pathogen variation of cereal rusts. *Annual Review of Phytopathology*, 2016, 54: 207—228.
- [67] 杨阳. 领航“康之队”开拓新方向——记中国工程院院士康振生教授. *中国农村科技*, 2017, 000(012): 66—68.
- [68] Wang Y, Cheng X, Shan Q, et al. Simultaneous editing of three homoeoalleles in hexaploid bread wheat confers heritable resistance to powdery mildew. *Nature Biotechnology*, 2014, 32(9): 947—951.
- [69] Ahmad S, Wei X, Sheng Z, et al. CRISPR/Cas9 for development of disease resistance in plants: recent progress, limitations and future prospects. *Briefings in Functional Genomics*, 2020, 19(1): 26—39.
- [70] 徐鹏, 王宏, 涂燃冉, 等. 利用CRISPR/Cas9系统定向改良水稻稻瘟病抗性. *中国水稻科学*, 2019, 033(004): 313—322.
- [71] Jeon JE, Kim JG, Fischer CR, et al. A Pathogen-responsive gene cluster for highly modified fatty acids in tomato. *Cell*, 2020, 180(1): 176—187.
- [72] Yang L, Huang H. Roles of small RNAs in plant disease resistance. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2014, 56(10): 962—970.
- [73] Rose LE, Overdijk EJ, Damme MV. Small RNA molecules and their role in plant disease. *European Journal of Plant Pathology*, 2019, 153(1): 1—14.

Broad Spectrum Resistance in Main Crops: Recent Advances and Future Directions

Zhu Xiaobo¹ Li Weitao¹ He Min¹ Wang Jing¹ Yu Zhenliang² Chen Xuewei^{1*}

1. State Key Laboratory of Crop Gene Exploration and Utilization in Southwest China (In preparation)/Rice Research Institution, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130
2. Department of Life Sciences, National Natural Science Foundation of China, Beijing 100085

Abstract Breeding crop varieties with broad spectrum resistance (BSR) to pathogens is commonly known as the most economical and effective approach to control crop diseases. Thus, it is required to explore resistance resources, to identify *BSR* genes, and to elucidate their underlying resistance mechanisms. Over the past two decades, many progresses have been obtained on *BSR* studies, including several important *BSR* genes having been cloned, and their molecular mechanisms having been revealed. In this review, we summarized the advances of crop *BSR* studies, raised some key scientific issues to be resolved, and put forward the current opportunities and challenges in this field. In addition, we also made some perspectives on study of crop *BSR* for the future.

Keywords crop broad spectrum resistance; molecular mechanism; recent advances; scientific issues; future directions

(责任编辑 齐昆鹏 吴妹)

* Corresponding Author, Email: xwchen88@163.com