

· 热点评述 ·

寄主监控昆虫唾液蛋白平衡植物抗性与生长发育

刘裕强¹, 万建民^{1, 2*}

¹南京农业大学, 作物遗传与种质创新利用全国重点实验室, 南京 210095; ²中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081

摘要 作物生产常遭受各类虫害威胁。揭示昆虫与寄主之间的互作机制, 对害虫的绿色防治具有重要意义。武汉大学何光存团队鉴定了褐飞虱(BPH)唾液蛋白BISP。在易感品种中, BISP靶向OsRLCK185并抑制其介导的基础防御。在携带褐飞虱抗性基因Bph14的水稻(*Oryza sativa*)品种中, BPH14直接结合BISP并激活寄主的免疫反应, 但会抑制水稻的生长。BISP-BPH14与自噬装载受体OsNBR1结合, 通过自噬途径降解BISP, 下调水稻对BPH的抗性, 恢复植株正常生长。该研究鉴定到首个被植物免疫受体感知的昆虫唾液蛋白, 揭示了寄主通过感知并调节昆虫效应蛋白水平来平衡水稻抗性与生长发育的分子机制, 为培育高产水稻抗虫品种提供了新思路。

关键词 水稻, 褐飞虱, 抗虫基因, 唾液蛋白, 自噬

刘裕强, 万建民 (2023). 寄主监控昆虫唾液蛋白平衡植物抗性与生长发育. 植物学报 58, 353–355.

在植物-昆虫漫长的协同进化过程中, 植物进化出各种防御策略以对抗植食性昆虫危害。与病原菌不同, 昆虫进食时可在植物体上迅速移动, 这使得研究植物-昆虫互作机制更具挑战性。草食昆虫觅食过程中通过分泌唾液以利于其从寄主植物中获取营养。此外, 一些唾液蛋白也可以触发宿主的防御反应(Huang et al., 2023)。在过去10年中, 通过图位克隆获得的刺吸式昆虫抗性基因多为NLR (nucleotide-binding leucine-rich repeat)类基因(Rossi et al., 1998; Du et al., 2009; Zhao et al., 2016)。NLR作为细胞内免疫受体直接或间接监测效应蛋白, 激活寄主免疫反应(Lolle et al., 2020)。然而, 能被植物NLR识别并触发寄主抗虫反应的昆虫无毒效应子一直未被发现。因此, 人们对寄主植物如何识别昆虫并调节自身抗性知之甚少。近期, 武汉大学何光存团队鉴定到首个被植物免疫受体NLR感知的昆虫唾液蛋白, 进而揭示出寄主与昆虫之间的互作机制(Guo et al., 2023)。

褐飞虱是危害水稻(*Oryza sativa*)生产的首要害虫, 广泛分布于水稻种植区, 常群居于稻株基部, 吸食汁液, 引起植株萎蔫枯死, 严重影响水稻的产量及



图1 褐飞虱危害感虫(左)与抗虫(携带褐飞虱抗性基因Bph14)(右)水稻的田间表现(图片由何光存教授提供)

Figure 1 Phenotype of the susceptible (left) and resistant (*Bph14*-carrying) (right) rice plants infested by brown planthoppers in the field (photo provided by Prof. Guangcun He)

品质(Dyck and Thomas, 1979) (图1)。近年来, 褐飞

收稿日期: 2023-05-17; 接受日期: 2023-05-24

基金项目: 国家自然科学基金(No.32088102)

* 通讯作者。E-mail: wanjianmin@caas.cn

虱危害日益加剧，仅我国每年的受害面积就达 $1.3\times10^7-2\times10^7\text{ hm}^2$ ，产量损失达 $1\times10^6-1.5\times10^6\text{ t}$ 。目前，对褐飞虱的主要防治方法仍依赖化学杀虫剂，不仅污染环境，危害人类健康，也促使害虫对化学杀虫剂产生抗性，杀死天敌，危及生物多样性，破坏生态平衡。培育抗虫品种被认为是防治褐飞虱最经济有效的措施。然而，研究发现褐飞虱对水稻品种具有极强的适应能力，导致单基因抗虫品种的抗性丧失。携带抗褐飞虱基因*Bph1*的水稻品种IR26大面积推广2年后，由于褐飞虱新致害性种群的出现，导致该品种抗性丧失。随后推出携带抗褐飞虱基因*Bph2*的水稻品种，仅推广2-3年其抗性即再次丧失(Cruz et al., 2011)。上述现象表明，植物与害虫之间可能存在类似植物与病原菌之间的“基因对基因”关系。

何光存团队前期完成了首个水稻抗褐飞虱基因*Bph14*的图位克隆，该基因编码1个NLR蛋白(Du et al., 2009)。*Bph14*通过激活水稻水杨酸(salicylic acid, SA)、胼胝质和胰蛋白酶抑制剂途径影响褐飞虱的取食(Du et al., 2009)。进一步研究发现，BPH14可以形成同源复合体，并与转录因子WRKY46和WRKY72互作，提高它们的蛋白积累量和转录激活活性。WRKY46和WRKY72可以直接结合胼胝质合酶基因和胞质类受体激酶基因RLCK281的启动子并激活它们的转录，进而启动对褐飞虱的防御反应(Hu et al., 2017)。随后，该团队克隆了NLR家族基因*Bph9*，并发现*Bph9*与之前报道的*Bph1*、*Bph2*、*Bph7*、*Bph10*、*Bph18*、*Bph21*和*Bph26*为复等位基因，8个基因分为4种单倍型，对不同生物型褐飞虱产生不同的抗性反应，表明*Bph9*的等位变异赋予水稻不同生物型的褐飞虱抗性(Zhao et al., 2016)。在抗病反应中，植物NLR蛋白通过对病原菌效应蛋白的特异识别感知病原体的入侵，进而快速、精准地激活植物免疫反应。然而，能被植物NLR蛋白识别并触发寄主抗虫反应的昆虫效应蛋白尚未见报道。

Guo等(2023)通过酵母双杂交实验筛选与BPH14互作的褐飞虱分泌蛋白，鉴定到1个与抗虫等位基因编码蛋白BPH14互作、但与感虫类型N14不互作的褐飞虱分泌蛋白BISP。BISP富含甘氨酸，不含已知保守结构域，在褐飞虱唾液腺中高表达，褐飞虱取食时BISP蛋白被分泌并进入水稻组织。通过RNAi下调褐飞虱体内*Bisp*的表达，可显著影响褐飞虱在感

虫品种上的生长和正常取食，表明*Bisp*对褐飞虱正常取食有重要作用。过表达*Bisp*的感虫水稻品种对褐飞虱更敏感。*Bisp*过表达植株中水杨酸合成及下游信号相关基因的表达显著下调，表明BISP可能抑制了水稻的基础抗性反应。BISP直接结合细胞质受体激酶OsRLCK185的激酶域并抑制其激酶活性。敲除OsRLCK185的感虫品种对褐飞虱更敏感，表明OsRLCK185正调控水稻对褐飞虱的基础免疫反应。

病原菌效应子通常直接或间接被NLR蛋白识别并触发植物的免疫反应。何光存研究团队发现BISP与BPH14的LRR结构域互作，并激活BPH14的活性。在携带*Bph14*的抗虫材料中过表达*Bisp*显著提高了WRKY72的转录水平和蛋白水平并增加SA含量，从而增强水稻对褐飞虱的抗性。正常褐飞虱在携带*Bph14*的抗虫品种上取食后其体重、蜜露排泄量及存活率均显著低于在感虫品种取食后，但*Bisp* RNAi的褐飞虱在抗感品种上取食后其体重、蜜露排泄量及存活率均无显著差异。上述结果表明，BISP作为昆虫效应子被BPH14识别并激活免疫反应。植物抗性和生长发育之间常存在负相关，组成型激活免疫反应往往会抑制生长发育。同样，在*Bph14*背景下过表达*Bisp*显著抑制水稻的生长，进而降低产量(Guo et al., 2023)。

研究发现，BISP与BPH14互作，并与选择性自噬受体OsNBR1结合，导致BISP经自噬途径降解。褐飞虱取食时，含有*Bph14*的材料自噬途径被激活，BISP不会过度积累，维持相对稳定。当褐飞虱停止取食后，BISP在36小时内被降解，BPH14介导的抗性反应逐渐减弱直至终止。该研究揭示了BPH14通过自噬降解BISP维持抗性-生长平衡的新机制(Guo et al., 2023)。

该研究是植物抗虫领域的重大进展，不仅鉴定到被植物NLR蛋白特异识别并触发寄主抗虫反应的昆虫效应蛋白，而且揭示了BISP-BPH14-OsNBR1互作系统调控植物抗虫反应的分子机制，提出了在不降低产量的前提下实现抗虫育种新策略，对培育高产抗虫水稻具有重要意义。

参考文献

- Cruz AP, Arida A, Heong KL, Horgan FG (2011). Aspects of brown planthopper adaptation to resistant rice varieties with the *Bph3* gene. *Entomol Exp Appl* **141**, 245–257.
Du B, Zhang WL, Liu BF, Hu J, Wei Z, Shi ZY, He RF, Zhu LL, Chen RZ, Han B, He GC (2009). Identification and

- characterization of *Bph14*, a gene conferring resistance to brown planthopper in rice. *Proc Natl Acad Sci USA* **106**, 22163–22168.
- Dyck VA, Thomas B** (1979). The brown planthopper problem. In: Brady NC, ed. *Brown Planthopper: Threat to Rice Production in Asia*. Los Baños: International Rice Research Institute. pp. 3–17.
- Guo JP, Wang HY, Guan W, Guo Q, Wang J, Yang J, Peng YX, Shan JH, Gao MY, Shi SJ, Shangguan XX, Liu BF, Jing SG, Zhang J, Xu CX, Huang J, Rao WW, Zheng XH, Wu D, Zhou C, Du B, Chen RZ, Zhu LL, Zhu YX, Walling LD, Zhang QF, He GC** (2023). A tripartite rheostat controls self-regulated host plant resistance to insect. *Nature* **618**, 799–807.
- Hu L, Wu Y, Wu D, Rao WW, Guo JP, Ma YH, Wang ZZ, Shangguan XX, Wang HY, Xu CX, Huang J, Shi SJ, Chen RZ, Du B, Zhu LL, He GC** (2017). The coiled-coil and nucleotide binding domains of BROWN PLANTHOPPER RESISTANCE 14 function in signaling and resistance against planthopper in rice. *Plant Cell* **29**, 3157–3185.
- Huang HJ, Wang YZ, Li LL, Lu HB, Lu JB, Wang X, Ye ZX, Zhang ZL, He YJ, Lu G, Zhuo JC, Mao QZ, Sun ZT, Chen JP, Li JM, Zhang CX** (2023). Planthopper salivary sheath protein LsSP1 contributes to manipulation of rice plant defenses. *Nat Commun* **14**, 737.
- Lolle S, Stevens D, Coaker G** (2020). Plant NLR-triggered immunity: from receptor activation to downstream signaling. *Curr Opin Immunol* **62**, 99–105.
- Rossi M, Goggin FL, Milligan SB, Kaloshian I, Ullman DE, Williamson VM** (1998). The nematode resistance gene *Mi* of tomato confers resistance against the potato aphid. *Proc Natl Acad Sci USA* **95**, 9750–9754.
- Zhao Y, Huang J, Wang ZZ, Jing SL, Wang Y, Ouyang YD, Cai BD, Xin XF, Liu X, Zhang CX, Pan YF, Ma R, Li QF, Jiang WH, Zeng Y, Shangguan XX, Wang HY, Du B, Zhu LL, Xu X, Feng YQ, He SY, Chen RZ, Zhang QF, He GC** (2016). Allelic diversity in an NLR gene *BPH9* enables rice to combat planthopper variation. *Proc Natl Acad Sci USA* **113**, 12850–12855.

The Host Controls the Protein Level of Insect Effectors to Balance Immunity and Growth

Yuqiang Liu¹, Jianmin Wan^{1, 2*}

¹State Key Laboratory of Crop Genetics & Germplasm Enhancement and Utilization, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; ²Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China

Abstract Crop production is constantly threatened by various insect pests, revealing the mechanism underlying insect and host interaction is essential for environmentally-friendly pest management. Guangcun He and colleagues from Wuhan University identified and characterized a saliva protein BISP of the brown planthopper (BPH). In susceptible varieties, BISP targets OsRLCK185 and inhibits the basic defense. In varieties carrying the brown planthopper resistance gene *Bph14*, BPH14 directly binds to BISP and activates the host immune response but inhibits rice growth. BISP-BPH14 binds to the autophagic cargo receptor OsNBR1 and results in the degradation of BISP through the autophagic pathway, downregulating rice resistance against BPH and restoring the plant growth. This study illustrated the first insect salivary protein perceived by plant immune receptor, and revealed the molecular mechanism underlying the balance of immunity and growth in host by perceiving and regulating the protein level of insect effectors, which provides new ideas for developing high-yield insect resistant rice varieties.

Key words rice, brown planthopper, insect resistance gene, saliva protein, autophagy

Liu YQ, Wan JM (2023). The host controls the protein level of insect effectors to balance immunity and growth. *Chin Bull Bot* **58**, 353–355.

* Author for correspondence. E-mail: wanjianmin@caas.cn

(责任编辑: 白羽红)