

水稻病毒与植物寄主互作研究新进展

张合红 李雁军 孙宗涛 燕 飞 陈剑平*

(宁波大学植物病毒学研究所, 农产品质量安全危害因子与风险防控国家重点实验室,
农业农村部 and 浙江省植物保护生物技术重点实验室, 浙江 宁波 315211)

摘要: 水稻是维持世界一半以上人口生存的主要粮食作物, 其产量和品质关系到社会稳定。近年来, 水稻病毒引起的病毒病严重影响作物的产量及品质。植物在与病毒长期的互作过程中进化出了多种有效的防御机制来抑制病毒侵染。本文围绕近年来国内外关于水稻抗病毒的研究进展, 对植物激素、自噬与水稻病毒的互作关系进行总结, 并提出了水稻病毒研究过程中所涉及的一些问题, 以期开展水稻抗病育种相关研究提供参考。

关键词: 水稻病毒; 植物激素; 细胞自噬; 抗病毒免疫

Recent advances in the studies of rice virus-plant host interaction

Zhang Hehong Li Yanjun Sun Zongtao Yan Fei Chen Jianping*

(State Key Laboratory for Managing Biotic and Chemical Threats to the Quality and Safety of Agro-products, Key
Laboratory of Biotechnology in Plant Protection of Ministry of Agriculture and Rural Affairs and Zhejiang
Province, Institute of Plant Virology, Ningbo University, Ningbo 315211, Zhejiang Province, China)

Abstract: Rice (*Oryza sativa* L.) provides a staple food source for more than half of the global population, and the stability of rice quality and production directly affects social stability. During the long-term plant-virus interaction, rice has evolved a variety of effective antiviral immunity mechanisms to inhibit virus infection. Based on the recent advances of rice antiviral defense, this paper mainly summarized the roles of plant hormones and autophagy in rice virus infection, and pointed out the issues in studying rice-virus interaction. Finally, we provided some suggestions for the research of rice breeding for disease resistance.

Key words: rice virus; phytohormone; autophagy; antiviral immunity

水稻作为主要的粮食作物之一, 广泛种植于全球 100 多个国家, 其中亚洲是主要的种植区 (Zeigler & Barclay, 2008; Muthayya et al., 2014)。然而, 近年来随着气候的变暖、耕作制度的改变以及品种单一化的种植, 许多水稻病毒病在中国及东亚地区发生严重 (Nicaise, 2014)。到目前为止, 水稻上已发现的病毒病有 17 种, 其中水稻黑条矮缩病毒 (rice black-streaked dwarf virus, RBSDV)、南方水稻黑条矮缩病毒 (southern rice black-streaked dwarf virus, SRBSDV)、水稻条纹病毒 (rice stripe virus, RSV) 和水稻

矮缩病毒 (rice dwarf virus, RDV) 等 10 余种病毒严重威胁着我国水稻粮食安全生产 (Sasaya et al., 2014; 庄新建等, 2020)。RBSDV 和 SRBSDV 亲缘关系比较相近, 同属于呼肠孤病毒科 *Reoviridae* 斐济病毒属 *Fijivirus* 第 2 组成员。SRBSDV 是近年来在我国长江以南广大稻区普遍发生的由白背飞虱 *Sogatella furcifera* 传播的一种新的病毒 (Zhou et al., 2013)。南方水稻黑条矮缩病于 2009 年至 2011 年在我国水稻产区连续 3 年大暴发, 造成大面积的水稻绝收 (张彤和周国辉, 2017)。RSV 引致的水稻条纹

叶枯病广泛分布在江苏、云南、福建和山东等18个省市,流行严重年份甚至引起绝收(王旭东等,2007)。大多数水稻病毒均由介体昆虫稻飞虱或叶蝉进行传播,为了降低介体昆虫的虫口密度,近年来大量使用杀虫剂,造成严重的环境污染。此外,水稻病毒病具有潜隐性强、危害重、防控困难的特性,存在随时暴发的可能,对水稻生产安全造成很大威胁。

水稻病毒专性寄生于寄主体内,完成自身复制、病毒蛋白表达以及侵染运动。因此,开展水稻病毒致病机制以及寄主抗性途径等方面的研究工作,挖掘重要的水稻抗病相关基因并用于培育水稻抗病材料对水稻病毒病的可持续控制具有重要意义。植物分为主动抵抗病毒侵染以及被动抵抗病毒侵染,在植物与病毒长期互作的过程中,水稻与病毒形成一种“军备竞赛”模式。植物采用多种防御途径来限制病毒的复制和运动,其中包括几个经典的抗性途径,如R基因介导的抗病毒免疫途径、RNA沉默途径、植物激素途径以及自噬介导途径(Collum & Culver, 2016; Wang et al., 2021)。有关RNA沉默介导的抗病毒免疫方面的综述已被国内外研究学者广泛报道(Wu et al., 2017; Rosa et al., 2018; 邱红艳等, 2019)。因此,本文主要针对近期研究比较多的植物激素与水稻病毒的关系以及自噬在水稻病毒侵染中的作用进行总结,以期开展水稻病毒病相关研究提供参考。

1 植物激素与水稻病毒的互作关系

植物激素在植物生长和免疫各个方面都发挥着重要作用,既是植物生长发育的重要调控因子,又是植物抗病免疫中的重要扮演者(Yang et al., 2013)。近10年才发现,植物激素与水稻免疫途径共同形成一个既有协同作用又有拮抗作用的复杂调控网络(de Vleeschauwer et al., 2013)。其中,植物激素与水稻病毒的相互作用机理研究取得了突破性进展。水稻病毒成功侵染后,寄主会激活自身的防御机制抵抗病毒的侵染,深入了解植物激素在水稻抗病免疫中的作用,将为后续病害防控工作提供理论指导。本文将主要总结当前经典的防御激素水杨酸(salicylic acid, SA)、茉莉酸(jasmonic acid, JA)、生长素、赤霉素(gibberellic acid, GA)、油菜素甾醇(brassinosteroid, BR)、脱落酸(abscisic acid, ABA)和乙烯(ethylene, ET)在调节水稻-病毒互作中的作用。

1.1 不同类型激素介导的抗病毒免疫反应

1.1.1 SA介导的抗病毒免疫反应

SA作为酚类植物激素中的一种,广泛参与植物的生理过程,如产热、开花、植物防御信号以及系统获得性抗性(systemic acquired resistance, SAR)等(Vlot et al., 2009)。早期研究显示,SA与植物抗病毒有关,因此大家一直专注于其在植物-病毒互作中的作用(Palukaitis et al., 2017)。SA在植物对病毒的基础抗性中发挥着重要作用。超敏反应(hypersensitive induced reaction, HIR)基因3(*HIR3*)是超敏反应的关键基因,Li et al. (2019)研究发现该基因能通过病害易感性增强(enhanced disease susceptibility, EDS)基因1(*EDS1*)介导的SA信号转导途径促进水稻对RSV的基础抗性。近期有关SA参与抗病毒的研究发现,如水稻*STVII*抗性位点基因*STVII-R*编码的磺基转移酶(sulfotransferase 1, Os-SOT1)催化SA转化为磺化SA(sulphonated SA, SSA),从而增强水稻对RSV的抗性(Wang et al., 2014)。然而,SA介导寄主对RSV抗性的详细机制仍有待进一步研究。此外,Huang et al. (2018)研究表明外源喷施SA能显著提高水稻对RBSDV侵染的抗性,经SA处理后发病植株的症状减轻,其发病率及病毒含量明显降低。

1.1.2 JA介导的抗病毒免疫反应

JA及其代谢产物都被统称为JAs,是重要的脂质衍生调节剂,在植物防御和生长发育过程中发挥着重要作用(Wasternack & Hause, 2013; 李永华等, 2021)。近期有关于JA在植物-病毒相互作用中如何发挥功能的相关报道,He et al. (2017)和Yang et al. (2020)对JA与RSV的互作进行了较为全面的研究,发现JA信号和RNA沉默协同增强了水稻抗病毒防御能力。RSV外壳蛋白(coat protein, CP)会触发JA的积累,进而上调JA途径转录因子(R2R3-type MYB transcription factor gene, JAMYB)的表达以及诱导茉莉酸转录抑制蛋白6(rice jasmonate-zim-domain protein 6, JAZ6)的泛素化降解,从而释放JAMYB。在JA信号的下流反应中,转录因子JAMYB直接结合*AGO18*基因的启动子,从而转录激活*AGO18*的表达。过量的*AGO18*可以结合微小RNA168(microRNA168, miR168),从而增加*AGO1*的表达,来增强水稻抗病毒能力(Yang et al., 2020)。然而,关于CP蛋白如何激活寄主的JA信号途径目前尚不清楚。Han et al. (2020)研究同样表明RSV CP可以激活JA途径,从而增强水稻对RSV的防御,

但同时表达CP的转基因水稻会吸引更多的灰飞虱 *Laodelphax striatellus* 取食,从而促进RSV的传播,这是关于JA在RSV、寄主和介体昆虫三者相互作用中的首次报道。

在长期的协同进化过程中,病毒为了逃脱植物的防御反应,也向着自身有利的方向不断进化,编码一系列的致病因子与宿主植物相互作用,最终抑制植物防御反应来增强病毒自身的致病性以及完成自身生命周期所需的生命活动。最新研究发现,SRBSDV的SP8蛋白、RSV的P2蛋白以及RSMV的M蛋白是一类具有抑制转录活性的转录抑制子,它们都能与JA信号途径的关键成分水稻中介体25(rice mediator 25, OsMED25)、茉莉酸转录抑制蛋白(rice jasmonate-zim-domain protein, OsJAZ)、茉莉酸bHLH转录因子2(rice JA-inducible basic helix-loop-helix transcriptional factor 2, OsMYC2)和茉莉酸bHLH转录因子3(rice JA-inducible basic helix-loop-helix transcriptional factor 3, OsMYC3)相互作用。这些转录抑制因子通过直接干扰OsMED25-OsMYC复合物,抑制OsMYC2和OsMYC3的转录激活功能,然后与OsJAZ蛋白结合,共同减弱JA途径,从而促进病毒侵染(Li LL et al., 2021)。该研究为病毒致病性与宿主防御之间的相互作用提供了新的科研视角。另外,研究表明RBSDV编码的病毒蛋白P5-1通过与水稻COP9信号小体亚基5a(rice COP9 signalosome complex subunit 5a, OsCSN5A)相互作用阻碍了COP9信号复合体(COP9 signalosome, CSN)介导的水稻泛素类蛋白1(rice cullin homologue 1, OsCUL1)的羟基化和去羟基化,导致SCF-COI1复合物(Skp1/Cullin1/F-box/COI1, SCF-COI1)的完整性受损,并抑制SCF复合体E3连接酶的泛素化活性,从而抑制JA响应途径,增强RBSDV的侵染(He L et al., 2020)。

1.1.3 生长素介导的抗病毒免疫反应

生长素作为一类重要的植物生长类激素,不但调控植物生长发育而且在植物与病原物互作中扮演着重要角色(Benjamins & Scheres, 2008),尤其是近年来很多报道表明生长素信号途径在植物-病毒互作中发挥着重要功能。在生长素途径与RBSDV互作研究中,发现生长素途径一方面通过激活JA途径,另一方面通过正调控水稻活性氧爆发氧化酶(rice respiratory burst oxidase homolog, OsRboh)介导的活性氧积累进而防御病毒的侵染(Zhang et al., 2019a)。目前关于生长素转录因子(rice auxin re-

sponse factor, OsARF)在水稻抗RDV侵染中的作用有详细报道。Qin et al.(2020)研究发现生长素处理会显著降低Aux/IAA蛋白10(rice Aux/IAA transcription factor gene 10, OsIAA10)的含量,从而释放OsARF,激活下游的抗病毒免疫反应。值得注意的是,水稻25个OsARF对病毒防御的调节作用多种多样,如生长素转录因子12(rice auxin response factor 12, OsARF12)及生长素转录因子6(rice auxin response factor 6, OsARF6)缺失突变体水稻对RDV侵染的抗性降低,然而生长素转录因子11(rice auxin response factor 11, OsARF11)缺失突变体对RDV侵染的抗性增强,表明OsARF11、OsARF12及OsARF16调控水稻抗病毒能力存在差异。

近期研究发现植物RNA病毒通过自身的病毒蛋白干扰生长素信号途径是一种常见的病毒致病策略。例如,RDV编码的P2蛋白与Aux/IAA蛋白OsIAA10互作后,会稳定OsIAA10蛋白,从而抑制植物生长素信号转导途径。因此,RDV侵染的水稻植株表现出典型的矮化、分蘖增多等RDV症状(Jin et al., 2016)。除此以外,SRBSDV的SP8蛋白、RSV的P2蛋白以及RSMV的M蛋白能够靶向生长素转录因子17(rice auxin response factor 17, OsARF17),进一步试验证实SP8蛋白通过干扰OsARF17的二聚体化作用,P2蛋白通过直接干扰OsARF17的DNA结合能力,进而影响OsARF17的转录激活功能,M蛋白也能够通过互作直接抑制OsARF17的转录激活功能。OsARF17在植物防御病毒侵染中发挥正调控作用(Zhang et al., 2020),上述研究表明虽然不同类型病毒蛋白与OsARF17互作的作用方式不同,但都是通过影响OsARF17的功能去削弱其介导的抗病毒防卫反应,从而有利于病毒的侵染。

1.1.4 GA介导的抗病毒免疫反应

GA途径在农业上具有重要意义,研究该途径有助于更好地推进绿色革命进程。GA是由4个异戊二烯组成的二萜类物质,能够调控植物生理发育各个方面,前期对其在植物-病毒互作中的功能知之甚少(Yamaguchi, 2008)。目前有关水稻-病毒互作的研究显示,RDV侵染会降低水稻中GA₁的含量,并且可以通过外源喷施GA₃来缓解症状的发生。进一步研究表明,RDV编码的P2蛋白与贝壳杉烯氧化酶相互作用,减少水稻抗毒素的生物合成,从而更有利于病毒的侵染复制(Zhu et al., 2005)。除此之外,RBSDV编码的P7-2蛋白可以与水稻赤霉素信号通路的受体2(gibberellin insensitive dwarf 2,

GID2)互作(Tao et al., 2017)。RBSDV侵染后,水稻体内GA的含量会显著降低(Huang et al., 2018)。上述研究表明GA在RBSDV侵染过程中发挥着重要作用。

1.1.5 ABA-ET介导的抗病毒免疫反应

ET作为三大经典防御激素之一,在植物发育阶段发挥着重要作用,例如衰老以及对抗坏死型病原菌(Zhao et al., 2017)。目前,关于ET参与植物-病毒互作的研究较少。Zhao et al. (2017)研究发现RDV编码的Pns11蛋白与水稻S-腺苷-L-蛋氨酸合酶(*S*-adenosyl-L-methionine synthetase, SAMS1)(乙烯合成途径的关键组成部分)互作,增强了SAMS的酶活性,从而促进ET的积累,有利于病毒侵染,上述研究结果揭示了一种ET与病毒互作的新机制,即RDV的病毒蛋白能操纵乙烯的生物合成途径,从而促进病毒自身的侵染。

ABA是一种能抑制植物生长的激素,能促使叶片脱落、芽休眠以及块茎形成。与SA、JA和ET等植物激素相比较,ABA在植物先天免疫中发挥着多方面的作用。ABA在植物免疫中的作用可分为2个阶段,在第1阶段侵染初期,ABA通过诱导气孔关闭和胼胝质沉积,调控植物防御能力;在第2阶段侵染后期,通过拮抗SA或JA信号途径,减弱植物的免疫(Ton et al., 2009)。研究结果显示,ABA参与水稻对病毒的防御反应,RBSDV侵染后,ABA途径被显著激活。ABA途径能够抑制JA途径,并在水稻抵抗RBSDV侵染过程中发挥负调控作用(Xie et al., 2018),首次证明了脱落酸途径负向调控水稻抗病毒能力。

1.2 激素交叉互作介导的抗病毒免疫反应

1.2.1 JA-BR介导的抗病毒免疫反应

BR是植物内源合成的一类重要的生长促进型甾醇类激素,是植物重要的生长类激素(Yang et al., 2011)。BR和JA信号途径的交叉互作在水稻抗病毒免疫途径中扮演着重要角色。He et al. (2017)前期研究发现,JA和BR在RBSDV侵染水稻过程中发挥不同功能,其中,JA途径在病毒侵染中发挥抗病作用,而BR途径发挥负调控作用,JA途径诱导的水稻抗病性能抑制BR途径诱导的水稻易感性,然而其作用机制尚不清楚。近期,He YQ et al. (2020)进一步明确了BR途径与JA途径互作的机制,揭示了BR信号途径抑制子糖原合成激酶3同源物(rice glycogen synthase kinase3-like kinase, OsGSK2)通过与茉莉酸转录抑制蛋白4(rice jasmonate-zim-do-

main protein 4, OsJAZ4)互作激活JA途径从而提高植物抗病性的分子机制。BR信号转导途径的重要抑制子OsGSK2不但能够抑制BR途径介导的病毒侵染敏感性,而且能与OsJAZ4互作,促使OsJAZ4-OsJAZ11复合体解离,游离的OsJAZ11和OsJAZ4通过26S蛋白酶降解,从而激活JA应答以及JA途径介导的水稻抗病毒防卫反应(图1)。那么,BR途径是如何促进病毒侵染的呢? Zhang et al. (2019b)研究发现,BR途径一方面通过抑制JA及SA两大植物防御激素,另一方面通过转录抑制过氧化物酶(peroxidases, OsPrx)介导的活性氧积累,负调控水稻防御病毒侵染。上述研究为了解JA和BR相互拮抗调控水稻免疫RBSDV的分子机理提供了一个较清晰的认识。

那么病毒是如何进行反防御策略的呢? Hu et al. (2020)研究表明RSV可以通过劫持BR信号通路来抑制JA介导的抗性反应,RSV侵染会显著抑制BR信号通路,从而促进抑制子OsGSK2的积累,过量的OsGSK2与OsMYC2互作并磷酸化OsMYC2,最终导致OsMYC2的泛素化降解,从而减弱JA介导的对RSV侵染的抗性。表明BR介导的对RSV的抗性需要JA信号途径的激活,该研究对了解激素交叉互作在RSV侵染中的作用具有重要意义。

1.2.2 生长素-GA介导的抗病毒免疫反应

生长素和GA的功能在植物生长发育的很多方面有着重叠交叉,主要集中在细胞分裂和分化等过程(Fu & Harberd, 2003)。Zhu et al. (2005)对GA和生长素信号在植物免疫中的作用进行研究,发现外源GA₃处理能恢复RDV侵染后引起的矮化表型,但生长素处理不能恢复;GA₃处理能恢复RDV侵染后引起的生长发育缺陷,但并不影响病毒积累量。目前,关于RDV侵染后GA和生长素之间的相互机理尚不清楚。上述研究表明植物激素JA、ABA、BR以及生长素等信号途径间的交叉互作在水稻病毒侵染过程中发挥着重要作用(图1)。

2 自噬在水稻-病毒互作中的作用机制

2.1 植物细胞自噬

植物在整个生存过程中会不断遭遇环境因素以及病虫害等非生物及生物胁迫,细胞内完整的蛋白降解机制对维持细胞的稳态具有重要意义。植物体内主要存在2条蛋白降解途径,一条途径是26蛋白酶体途径,另外一条途径是细胞自噬途径,它可对细胞内功能异常的细胞组分进行大批量降解(Klion-

新的选择性自噬受体与P3蛋白以及自噬途径关键蛋白ATG8互作,将P3携带到自噬体中介导P3的自噬降解,从而抑制RSV的侵染(Jiang et al., 2021)。上述研究不但鉴定出一个新的自噬受体,还为自噬参与抵抗负义链RNA病毒侵染提供了首个证据。Zhang et al.(2021)最新研究发现,在正常条件下,真核翻译起始因子(eukaryotic initiation factor 4A, eIF4A)通过干扰自噬相关蛋白5(autophagy-related

protein 5, ATG5)与ATG12的互作抑制细胞自噬;RSV侵染后,病毒来源的小RNA(virus-derived small interfering RNAs, vsiRNA)会降解eIF4A,从而释放ATG5激活自噬,促进P3的降解。该研究结果揭示了一种新机制,即细胞自噬的负调控因子可以被病毒来源的小干扰RNA(small interfering RNA, siRNA)降解,从而诱导自噬,抑制病毒侵染(表1)。

表1 水稻中自噬介导的抗水稻条纹病毒免疫

Table 1 Autophagy-mediated antiviral (rice strip virus) immune responses in rice

靶标的病毒蛋白	涉及的寄主因子	对寄主病毒相互作用的影响	参考文献
Viral factor targeted	Host factor(s) involved	Effect(s) on host-pathogen interactions	Reference
NS3	P3IP	P3IP与P3以及自噬途径关键蛋白ATG8互作,将P3携带到自噬体中介导P3的自噬降解,从而抑制RSV的侵染 P3IP interacts with P3 and ATG8, a key protein in the autophagy pathway, and carries P3 to the autophagosome to mediate the autophagy degradation of P3, thus inhibit RSV infection	Jiang et al., 2021
NSvc4	eIF4A/ATG5	正常条件下,eIF4A通过干扰ATG5与ATG12的互作抑制细胞自噬;RSV侵染后,vsiRNA会降解eIF4A,从而释放ATG5激活自噬,促进P3的自噬降解,抑制RSV的侵染 Under normal conditions, eIF4A suppresses autophagy by interacting with ATG5. Upon RSV infection, eIF4A mRNA is targeted by vsiRNAs for cleavage. Thereby, ATG5 is released to activate autophagy, which inhibits RSV infection by degrading p3 protein	Zhang et al., 2021

有趣的是,病毒蛋白不仅仅会被自噬降解,还可以进行反防御劫持寄主的自噬反应。最近研究发现RSV侵染会诱导非折叠蛋白反应(unfolded protein response, UPR)。UPR在RSV侵染中扮演双重角色,一方面UPR会激活细胞自噬,使RSV编码的运动蛋白pc4被降解;另一方面,UPR会激活烟草remorin蛋白(tobacco remorin protein, NbMIP1)的表达, NbMIP1通过与pc4互作,保护pc4不被自噬降解,并且两者的结合有助于RSV的细胞间运动(Li CY et al., 2021)。研究表明RSV与宿主植物之间存在一个“军备竞赛”。Fu et al.(2018)研究也表明,RSV可以利用寄主的蛋白水解机制来调节寄主防御相关蛋白的表达以有利于自身侵染。Remorin蛋白是构成质膜和胞间连丝的主要成分,可以有效抑制RSV的细胞间运动。最新研究显示,RSV的pc4可以干扰remorin蛋白的S-酰化,并通过自噬途径诱导其降解,促进RSV的细胞间运动(表2)。

3 展望

本文主要从植物激素以及细胞自噬2方面总结

了当前水稻与病毒互作方面的研究工作。深入了解水稻病毒致病机制以及寄主抗性途径,有助于后续开发有效的病害防控手段提供理论基础。尤其是近年来,随着生命科学的飞速发展和基因组测序技术的进步,水稻中的抗性基因被逐步鉴定,很多新的抗病毒机制被发现,但仍有一些基本问题未得到解答。在不久的将来以下领域是值得特别关注的。第一,水稻中的许多抗病毒基因已经定位在基因组区间内,如何在不影响现有品种的主要农艺性状的情况下,将新的抗性基因转入水稻中,是很有挑战性的工作。第二,越来越多的植物RNA病毒的反向遗传学系统正在丰富研究学者对病毒-寄主相互作用的理解,发现部分基因对不同类型水稻病毒具有广谱抗性,如何利用它们的关系开发防控病毒病的方法,值得重视。第三,植物激素互作网络是极其复杂的,当前的研究主要集中在不同类型的植物激素如何调控水稻病毒方面(Zhao & Yi, 2021)。未来几年更多的研究应该集中在植物激素在水稻-病毒互作中的作用以及不同激素途径之间的交叉互作对病毒的影响,从植物激素调控的抗病途径为方向去防治水稻

病毒病。第四,水稻病毒不能通过种子传播给后代,那么水稻种子中是否存在某种抗病毒机制类似于植物干细胞决定基因介导的抗病毒免疫(Wang et al., 2021),这还有待于未来研究探索。

表2 水稻条纹病毒调控自噬
Table 2 Autophagy is manipulated by rice strip virus

病毒蛋白	靶标的寄主因子	对寄主病毒相互作用的影响	参考文献
Viral protein	Host factor(s) involved	Effect(s) on host-pathogen interactions	Reference
NSvc4	NbMIP1/OsDjA5	RSV 侵染后,未折叠蛋白反应会激活NbMIP1/OsDjA5 的表达。pc4 与NbMIP1/OsDjA5 互作,保护pc4 不被自噬降解,并且有助于RSV 的细胞间运动 Upon RSV infection, the unfolded protein response activates the expression of NbMIP1 and OsDjA5. pc4 interacts with NbMIP1 and OsDjA5 to protect itself from autophagic degradation and help RSV cell-to-cell movement	Li CY et al., 2021
	NbREM1	RSV pc4 可以干扰remorin 的S-酰化,并通过自噬途径诱导其降解,促进RSV 的细胞间运动 RSV can interfere with the S-acylation of remorin, and induce its degradation through the autophagy pathway to promote RSV cell-to-cell movement	Fu et al., 2018

植物病虫害造成农作物减产,是世界各国农业生产中的主要威胁。为控制农业病虫害,我国每年的农药使用对生态环境和人民健康造成很大压力。培育抗病虫品种是农作物抗病虫绿色防控的重要手段,如何从遗传学角度进行深入验证是未来研究的一个重要内容;如何挖掘抗病基因和培育抗病品种以及推广应用更是未来水稻病毒病害研究的终极目标。

参 考 文 献 (References)

Benjamins R, Scheres B. 2008. Auxin: the looping star in plant development. *Annual Review of Plant Biology*, 59: 443–465

Chiramel AI, Brady NR, Bartenschlager R. 2013. Divergent roles of autophagy in virus infection. *Cells*, 2(1): 83–104

Collum TD, Culver JN. 2016. The impact of phytohormones on virus infection and disease. *Current Opinion in Virology*, 17: 25–31

Crotzer VL, Blum JS. 2005. Autophagy and intracellular surveillance: modulating MHC class II antigen presentation with stress. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(22): 7779–7780

de Vleeschauwer D, Gheysen G, Höfte M. 2013. Hormone defense networking in rice: tales from a different world. *Trends in Plant Science*, 18(10): 555–565

Fu S, Xu Y, Li CY, Li Y, Wu JX, Zhou XP. 2018. *Rice stripe virus* interferes with S-acylation of remorin and induces its autophagic degradation to facilitate virus infection. *Molecular Plant*, 11(2): 269–287

Fu XD, Harberd NP. 2003. Auxin promotes *Arabidopsis* root growth by modulating gibberellin response. *Nature*, 421: 740–743

Han KL, Huang HJ, Zheng HY, Ji MF, Yuan Q, Cui WJ, Zhang HH, Peng JJ, Lu YW, Rao SF, et al. 2020. *Rice stripe virus* coat protein induces the accumulation of jasmonic acid, activating plant defence against the virus while also attracting its vector to feed. *Molecular Plant Pathology*, 21(12): 1647–1653

He L, Chen X, Yang J, Zhang TY, Li J, Zhang SB, Zhong KL, Zhang HM, Chen JP, Yang J. 2020. *Rice black-streaked dwarf virus*-encoded P5-1 regulates the ubiquitination activity of SCF E3 ligases and inhibits jasmonate signaling to benefit its infection in rice. *New Phytologist*, 225(2): 896–912

He YQ, Hong GJ, Zhang HJ, Tan XX, Li LL, Kong Y, Sang T, Xie KL, Wei J, Li JM, et al. 2020. The OsGSK2 kinase integrates brassinosteroid and jasmonic acid signaling by interacting with OsJAZ4. *The Plant Cell*, 32(9): 2806–2822

He YQ, Zhang HH, Sun ZT, Li JM, Hong GJ, Zhu QS, Zhou XB, MacFarlane S, Yan F, Chen JP. 2017. Jasmonic acid-mediated defense suppresses brassinosteroid-mediated susceptibility to *Rice black streaked dwarf virus* infection in rice. *New Phytologist*, 214(1): 388–399

Hu JL, Huang J, Xu HS, Wang YS, Li C, Wen PZ, You XM, Zhang X, Pan G, Li Q, et al. 2020. *Rice stripe virus* suppresses jasmonic acid-mediated resistance by hijacking brassinosteroid signaling pathway in rice. *PLoS Pathogens*, 16(8): e1008801

Huang RY, Li YY, Tang GL, Hui SG, Yang ZY, Zhao JW, Liu HB, Cao JB, Yuan M. 2018. Dynamic phytohormone profiling of rice upon rice black-streaked dwarf virus invasion. *Journal of Plant Physiology*, 228: 92–100

Jackson WT. 2015. Viruses and the autophagy pathway. *Virology*, 479–480: 450–456

Jiang LL, Lu YW, Zheng XY, Yang X, Chen Y, Zhang TH, Zhao X, Wang S, Zhao X, Song XJ, et al. 2021. The plant protein NbP3IP

- directs degradation of *Rice stripe virus* p3 silencing suppressor protein to limit virus infection through interaction with the autophagy-related protein NbATG8. *New Phytologist*, 229(2): 1036–1051
- Jin L, Qin Q, Wang Y, Pu Y, Liu L, Wen X, Ji S, Wu J, Wei C, Ding B, et al. 2016. Rice dwarf virus P2 protein hijacks auxin signaling by directly targeting the rice OsIAA10 protein, enhancing viral infection and disease development. *PLoS Pathogens*, 12(9): e1005847
- Kabeya Y, Kamada Y, Baba M, Takikawa H, Sasaki M, Ohsumi Y. 2005. Atg17 functions in cooperation with Atg1 and Atg13 in yeast autophagy. *Molecular Biology of the Cell*, 16(5): 2544–2553
- Klionsky DJ, Emr SD. 2000. Autophagy as a regulated pathway of cellular degradation. *Science*, 290(5497): 1717–1721
- Klionsky DJ. 2005. The molecular machinery of autophagy: unanswered questions. *Journal of Cell Science*, 118: 7–18
- Levine B, Kroemer G. 2008. Autophagy in the pathogenesis of disease. *Cell*, 132(1): 27–42
- Li CY, Xu Y, Fu S, Liu Y, Li ZD, Zhang TZ, Wu JX, Zhou XP. 2021. The unfolded protein response plays dual roles in rice stripe virus infection through fine-tuning the movement protein accumulation. *PLoS Pathogens*, 17(3): e1009370
- Li LL, Zhang HH, Chen CH, Huang HJ, Tan XX, Wei ZY, Li JM, Yan F, Zhang CX, Chen JN, et al. 2021. A class of independently evolved transcriptional repressors in plant RNA viruses facilitates viral infection and vector feeding. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 118(11): e2016673118
- Li SS, Zhao JP, Zhai YS, Yuan Q, Zhang HH, Wu XY, Lu YW, Peng JJ, Sun ZT, Lin L, et al. 2019. The *hypersensitive induced reaction 3* (*HIR3*) gene contributes to plant basal resistance via an EDS1 and salicylic acid-dependent pathway. *The Plant Journal*, 98(5): 783–797
- Li YH, Xiao NW, Liu YB. 2021. Mechanisms of repression and termination of jasmonate signaling in plant defense. *Journal of Plant Protection*, 48(3): 563–569 (in Chinese) [李永华, 肖能文, 刘勇波. 2021. 植物防御中茉莉酸信号通路抑制与终止的作用机制. *植物保护学报*, 48(3): 563–569]
- Liu Y, Bassham D. 2012. Autophagy: pathways for self-eating in plant cells. *Annual Review of Plant Biology*, 63(1): 215–237
- Liu YM, Xiong Y, Bassham DC. 2009. Autophagy is required for tolerance of drought and salt stress in plants. *Autophagy*, 5(7): 954–963
- Muthayya S, Sugimoto JD, Montgomery S, Maberly GF. 2014. An overview of global rice production, supply, trade, and consumption. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1324: 7–14
- Nicaise V. 2014. Crop immunity against viruses: outcomes and future challenges. *Frontiers in Plant Science*, 5: 660
- Palukaitis P, Yoon JY, Choi SK, Carr JP. 2017. Manipulation of induced resistance to viruses. *Current Opinion in Virology*, 26: 141–148
- Qin QQ, Li GY, Jin L, Huang Y, Wang Y, Wei CH, Xu ZH, Yang ZR, Wang HY, Li Y. 2020. Auxin response factors (ARFs) differentially regulate rice antiviral immune response against rice dwarf virus. *PLoS Pathogens*, 16(12): e1009118
- Qiu YH, Wang CN, Zhang YJ, Zhu SF. 2019. Research advances in the roles of plant small RNAs during viral pathogenicity. *Journal of Plant Protection*, 46(1): 17–24 (in Chinese) [邱红艳, 王超楠, 张永江, 朱水芳. 2019. 植物小RNA在病毒致病过程中的作用研究进展. *植物保护学报*, 46(1): 17–24]
- Rosa C, Kuo YW, Wuriyangan H, Falk BW. 2018. RNA interference mechanisms and applications in plant pathology. *Annual Review of Phytopathology*, 56: 581–610
- Sasaya T, Nakazono-Nagaoka N, Saika H, Aoki H, Hiraguri A, Netsu O, Uehara-Ichiki T, Onuki M, Toki S, Saito K, Yatou O. 2014. Transgenic strategies to confer resistance against viruses in rice plants. *Frontiers in Microbiology*, 4(2): 409
- Tao T, Zhou CJ, Wang Q, Chen XR, Sun Q, Zhao TY, Ye JC, Wang Y, Zhang ZY, Zhang YL, et al. 2017. *Rice black streaked dwarf virus* P7-2 forms a SCF complex through binding to *Oryza sativa* SKP1-like proteins, and interacts with GID2 involved in the gibberellin pathway. *PLoS ONE*, 12: 5
- Ton J, Flors V, B. Mauch-Mani B. 2009. The multifaceted role of ABA in disease resistance. *Trends in Plant Science*, 14(6): 310–317
- Vlot AC, Dempsey DA, Klessig DF. 2009. Salicylic acid, a multifaceted hormone to combat disease. *Annual Review of Phytopathology*, 47: 177–206
- Wang L, Xie HT, Zheng XY, Chen JS, Zhang S, Wu JG. 2021. Recent advances and emerging trends in antiviral defense networking in rice. *The Crop Journal*, 9(3): 553–563
- Wang Q, Liu YQ, He J, Zheng XM, Hu JL, Liu YL, Dai HM, Zhang YX, Wang BX, Wu WX, et al. 2014. STV11 encodes a sulphotransferase and confers durable resistance to rice stripe virus. *Nature Communications*, 5: 4768
- Wang XD, Wu HG, Bai XS, Wang SW. 2007. Summary of occurrence characteristics and control techniques of rice stripe virus disease. *Anhui Agricultural Science Bulletin*, 13(5): 146 (in Chinese) [王旭东, 吴怀刚, 柏新盛, 王书文. 2007. 水稻条纹叶枯病发生特点及防治技术综述. *安徽农学通报*, 13(5): 146]
- Wasternack C, Hause B. 2013. Jasmonates: biosynthesis, perception, signal transduction and action in plant stress response, growth and development. An update to the 2007 review in *Annals of Botany*. *Annals of Botany*, 111(6): 1021–1058
- Wu JG, Yang RX, Yang ZR, Yao SZ, Zhao SS, Wang Y, Li PC, Song XW, Jin L, Zhou T, et al. 2017. ROS accumulation and antiviral defence control by microRNA528 in rice. *Nature Plants*, 3: 16203
- Xie KL, Li LL, Zhang HH, Wang R, Tan XX, He YQ, Hong GJ, Li JM, Ming F, Yao XF, et al. 2018. Abscisic acid negatively modulates plant defence against rice black-streaked dwarf virus infection by suppressing the jasmonate pathway and regulating reactive oxygen species levels in rice. *Plant Cell and Environment*, 41(10): 2504–2514
- Yamaguchi S. 2008. Gibberellin metabolism and its regulation. *Annual Review of Plant Biology*, 59: 225–251

- Yang CJ, Zhang C, Lu YN, Jin JQ, Wang XL. 2011. The mechanisms of brassinosteroids' action: from signal transduction to plant development. *Molecular Plant*, 4(4): 588–600
- Yang DL, Yang YN, He ZH. 2013. Roles of plant hormones and their interplay in rice immunity. *Molecular Plant*, 6(3): 675–685
- Yang M, Ismayil A, Liu YL. 2020. Autophagy in plant-virus interactions. *Annual Review of Virology*, 7(1): 403–419
- Yang ZR, Huang Y, Yang JL, Yao SZ, Zhao K, Wang DH, Qin QQ, Bian Z, Li Y, Lan Y, et al. 2020. Jasmonate signaling enhances RNA silencing and antiviral defense in rice. *Cell Host Microbe*, 28(1): 89–103
- Zeigler RS, Barclay A. 2008. The relevance of rice. *Rice*, 1(1): 3–10
- Zhang HH, He YQ, Tan XX, Xie KL, Li LL, Hong GJ, Li JM, Cheng YE, Yan F, Chen JN, et al. 2019a. The dual effect of the brassinosteroid pathway on rice black-streaked dwarf virus infection by modulating the peroxidase-mediated oxidative burst and plant defense. *Molecular Plant Microbe Interactions*, 32(6): 685–696
- Zhang HH, Li LL, He YQ, Qin QQ, Chen CH, Wei ZY, Tan XX, Xie KL, Zhang RF, Hong GJ, et al. 2020. Distinct modes of manipulation of rice auxin response factor OsARF17 by different plant RNA viruses for infection. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 117(16): 9112–9121
- Zhang HH, Tan XX, Li LL, He YQ, Hong GJ, Li JM, Lin LX, Cheng YJ, Yan F, Chen JN, et al. 2019b. Suppression of auxin signalling promotes rice susceptibility to rice black streaked dwarf virus infection. *Molecular Plant Pathology*, 20(8): 1093–1104
- Zhang T, Zhou GH. 2017. Advances in the researches on the southern rice black-streaked dwarf disease. *Journal of Plant Protection*, 44(6): 896–904 (in Chinese) [张彤, 周国辉. 2017. 南方水稻黑条矮缩病研究进展. *植物保护学报*, 44(6): 896–904]
- Zhang XX, Yin YY, Su YH, Jia ZX, Jiang LL, Lu YW, Zhang HY, Peng JJ, Rao SF, Wu GW, et al. 2021. eIF4A, a target of siRNA derived from rice stripe virus, negatively regulates antiviral autophagy by interacting with ATG5 in *Nicotiana benthamiana*. *PLoS Pathogens*, 17(9): e1009963
- Zhao S, Yi L. 2021. Current understanding of the interplays between host hormones and plant viral infections. *PLoS Pathogens*, 17(2): e1009242
- Zhao SS, Hong W, Wu JG, Wang Y, Ji SY, Zhu SY, Wei CH, Zhang JS, Li Y. 2017. A viral protein promotes host SAMS1 activity and ethylene production for the benefit of virus infection. *eLife*, 6: e27529
- Zhou GH, Xu DL, Xu DG, Zhang MX. 2013. Southern rice black-streaked dwarf virus: a white-backed planthopper-transmitted *Fijivirus* threatening rice production in Asia. *Frontiers in Microbiology*, 4: 270
- Zhu S, Gao F, Cao X, Chen M, Ye G, Wei C, Li Y. 2005. The *Rice dwarf virus* P2 protein interacts with entkaurene oxidases in vivo, leading to reduced biosynthesis of gibberellins and rice dwarf symptoms. *Plant Physiology*, 139: 1935–1945
- Zhuang XJ, Xu HM, Gan HF, He Z, Liu F, Zhang K. 2020. Research progress on identification methods of common rice virus diseases in China. *Journal of Zhejiang Agricultural Sciences*, 61(9): 1821–1832 (in Chinese) [庄新建, 徐红梅, 甘海峰, 贺镇, 刘芳, 张坤. 2020. 中国常见水稻病毒病鉴定方法研究进展. *浙江农业科学*, 61(9): 1821–1832]

(责任编辑:王璇)