

植物诱导抗病性及其信号转导途径

余朝阁, 李天来, 杜妍妍, 魏爽, 周娣

(沈阳农业大学工厂化高效农业工程技术中心, 辽宁省设施园艺重点实验室, 110161)

摘要: 植物诱导抗病性是当前研究的热点。综述了植物诱导抗病性的相关概念、诱导机制和两条重要的抗病信号转导途径, 并对两条信号途径及二者关系进行比较和分析。

关键词: 植物; 诱导抗病性; 信号转导途径

中图分类号: S 432.2 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-0009(2007)07-0073-04

植物与病原生物在长期互作、协同进化中逐渐形成一系列的防卫机制, 但这一过程在正常生长发育中并不总是表现出来, 常常需要外界诱导才能快速、充分表达, 即产生诱导抗病性。植物诱导抗病性是植物受物理的、化学的或生物的方法处理后, 对随后某种或某些病原物的侵染所产生的抗性^[1,2]。

1 植物抗病性可被诱导

诱导植物产生防御反应的各种因子统称为激发子(Elicitor), 按其来源可分为生物源激发子和非生物源激发子; 凡由病原物、其它微生物、寄主植物或寄主-病原互作过程中所产生的激发子均为生物源激发子; 而具诱导功能的化学物质或物理作用为非生物源激发子^[2,3]。

人们对生物源激发子认识源于植物病毒间的交叉保护, Salaman (1933) 发现, 烟草接种烟草花叶病毒(TMV)弱毒系 G 后, 第 4 天接种中度致病毒系 L 或强毒系 S, 则不表现 L 或 S 毒系的症状。随后人们发现真菌和细菌也存在交叉保护现象, 而且范围也由同种病原物扩展到不同类型病原物之间^[4]。Shivanna 等利用腐生真菌诱导了黄瓜对炭疽病的抗性^[4]。蔡新忠等用叶霉病菌非亲和小种 4 诱接种番茄第 3 叶片, 5 d 后用其亲和小种 5 挑战接种第 3 叶和第 4 叶, 挑战接种后 15 d 调查发病程度, 结果发现, 诱导植株的第 3 叶和第 4 叶发病程度均显著低于对照^[5]。Leeman 等发现, *P. fluorescens* 及其产生的多聚糖能诱导萝卜抗枯萎病, 减少植株的死亡^[6]。

非生物源激发子诱导植物抗病性的研究非常广泛,

特别是化学激发子已成为当前研究热点。Achoo E A 和 Audenaert K 等用适宜浓度的 SA 类似物 BTH 处理土壤或叶片, 显著降低番茄灰霉的发病程度^[7,8]。而 Cohen 等报道 茉莉酸(JA)和茉莉酸甲酯(MJ)可诱导番茄对疫霉菌产生局部或系统抗性, 诱导的抗性类型与浓度高度相关, 低浓度时诱导局部抗性, 高浓度时则诱导产生系统抗病性^[9]。油菜素内酯类(BRs)、草酸、 β -氨基丁酸等物质诱导植物抗病性也有广泛研究和报道。另外, 机械损伤、热处理、射线处理等物理刺激也能诱导植保素的产生和积累, 从而诱导植物产生抗病性。

2 植物抗病性诱导机制

2.1 抗病基因与防御反应基因

人们普遍认为, 植物抗病性诱导中先后有两套基因起作用, 即抗病基因和防御反应基因。抗病基因是与病原物无毒基因互作的基因, 其产物是一种无直接杀菌作用的效应分子, 是无毒基因产物专化性受体, 它决定寄主-病原物互作的专化性。防御反应基因是调节植物防御反应的抗病相关基因, 其产物具直接杀菌作用, 是一种功能因子, 该基因是诱导表达的, 不决定寄主-病菌互作的专化性^[10]。抗病基因产物与无毒基因产物相互识别产生信号分子, 这种信号通过一系列的传递因子或调控因子传导, 诱导寄主防御反应基因表达, 引起植物在形态和生理上发生一系列变化, 产生防御反应, 从而抑制病原物的侵入和扩展。植物诱导抗病性主要是通过防御反应基因实现的, 其主要途径有二: 一是诱导潜在的防御反应基因活化, 二是诱导已经活化的防御反应基因特异表达或增强表达。

2.2 诱导抗病性发生过程

诱导抗病性可分为两种类型: 一是在诱导部位发生的局部、快速的过敏性坏死反应(hypersensitive response, HR); 二是系统性获得抗性(systemic acquired resistance, SAR), 即植物受病菌侵染或诱抗剂处理后, 未被侵染或处理的部位对随后的挑战接种也产生抗性。Mcdowell、Dangl 等认为, 离子流、活性氧中间体(ROIs)、一氧化氮(NO)、水杨酸(SA)等参与调节植物的 HR 和

第一作者简介: 余朝阁(1973-), 男, 助理研究员, 在读博士, 从事设施蔬菜病害及无公害治理、植物诱导抗性和病理生理研究, E-mail: yuchg@syau.edu.cn.

通讯作者: 李天来(1955-), 男, 教授, 博士生导师, 从事设施蔬菜栽培与生理方面的研究工作, Email: lil@syau.edu.cn.

基金项目: 辽宁省重大项目(2006215001); 沈阳农业大学校青年基金资助项目(2006120).

收稿日期: 2007-04-02

SAR。诱导的信号分子和细胞受体结合而为植物所感受,通过跨膜离子流的变化,对细胞内 NO 和 ROIs 产生影响,这种影响可能具有正反馈的效应,把信号逐渐放大,NO 和 ROIs 一方面和 SA 产生关联,进而诱导防卫基因的表达和产生局部抗性;另一方面 HR 通过进一步信号转导产生 SAR^[1]。

植物抗病性诱导可分为三个阶段:一是诱导处理;二是诱导的抗病信号传递和转导,即抗病信号传递到相邻细胞或未被诱导处理的植物组织,使植物处于敏感状态;三是病原物侵染(挑战接种)。处于敏感状态的植物细胞一旦感受到挑战接种的刺激信号,将迅速启动和增强防御基因的活化,产生强烈的非特异性防御反应,从而使植物表现出更强的抗病性^[12,13]。上述过程中,抗病信号转导是植物诱导抗病性形成的关键和内在机制所在,诱导的信号通过复杂的信号传递途径(如水杨酸途径、茉莉酸途径等)启动或增强防御反应基因活化和表达;同时将信号级联放大,使植物在形态和生理上向着阻遏病原物侵染和抑制其扩展的方向变化(即植物产生防御反应),最终表现为对病原物的抗病性。不同诱导因子引起的信号转导途径可能相同,同一诱导因子在不同条件下引起的信号转导途径也可能不同。植物的抗病信号传递途径既有专一性,也存在着复杂的多样性、广谱性,甚至交叉性的特点,植物的多条抗病信号转导途径之间的协同交叉,形成了复杂的信号转导网络^[3,14]。

2.3 植物抗病信号转导途径

在植物的抗病信号转导途径中,SA 途径和 JA 途径是研究较为深入的两条抗病信号传递途径。

2.3.1 SA 介导的抗病信号传递途径 SA 在植物抗病信号转导过程中极为重要。研究发现,当烟草或黄瓜受病原菌侵染后,SA 含量成倍增加,并诱导产生 SAR;而用外源 SA 处理植物,也能诱导植物对病菌侵染抗病性增强,产生 SAR^[15]。在转 NahG(salicylate hydroxylase)基因的拟南芥和番茄中,病原物侵染不能激活 PR-1 基因表达,也不诱导产生 SAR(但能产生 HR),转基因植株抗病性明显低于野生株(WT)。以上现象从正反两方面说明 SA 是植物抗病信号转导和产生 SAR 的必不可少的信号分子。

SA 信号从作用部位到产生生理效应,必然经过一系列紧密联系的级联环节。SA 从产生部位传递到效应部位,必须与靶细胞上 SA 受体结合形成 SA-受体复合物,该复合物将信息传递至胞内第二信使,第二信使经胞内信号转导产生生理效应^[6]。H₂O₂是继 SA 之后的第二个信使,Chen 等从烟草中鉴定出一种可溶性的 SA 结合蛋白(SABP),它具有过氧化氢酶活性^[17]。而 SA 及其类似物能够抑制该酶的活性,导致了 H₂O₂水平升高,激活 PR-1 基因表达,形成 SAR。余迪求等认为,SA 自由基(SA·)可启动脂质过氧化反应并修饰其它大分子,

进而激活抗性基因的表达^[18]。动力学和光谱学方面的研究表明,SA 作为电子供体可以为过氧化物酶提供一个电子,使其处于相对不活跃状态(还原态),从而抑制该酶的活性;而 SA 则转变为带有一个单电子处于氧化态的 SA 自由基(SA·)^[13]。

NPR1(nonexpressor of PR)基因是控制 SA 积累的关键基因,能够激活多种抗病相关基因(PR1、PR5)的表达,是抗病信号传递途径下游的一个多功能调节子和 SA 依赖途径中的分支点^[12,19,20]。NPR1 基因的过量表达,可提高植物的抗病性。拟南芥 NPR1 的突变体对诱导植物产生 SAR 的生物或化学激活剂不敏感,不表达 PR 基因,不表现抗病特征,但体内仍积累与野生型植株同等数量的 SA,这说明 NPR1 基因位于 SA 信号传递途径下游,而在 PR 基因表达的上游。

2.3.2 茉莉酸和乙烯(JA/ET)介导的抗病信号传递途径 JA/ET 途径是植物的另一条重要的抗病信号传递途径。拟南芥下部叶片接种 *Alternaria brassicicola* 后,接种叶片及非接种叶片中均积累防卫素,且 JA 含量增高。外源施用 MeJA 后,植株积累防卫素并产生 SAR,而不用 MeJA 处理的拟南芥突变株 *coil* 接种后不积累防卫素;同样,外源应用 ET 也可诱导拟南芥植株积累防卫素,而不用 ET 处理的拟南芥突变株 *ein2* 接种后不积累防卫素,也不能表现 SAR。抑制 JA/ET 合成的物质也同样抑制一些蛋白酶抑制基因的表达,所以 JA/ET 也被认为是参与抗性信号传递、诱导植物产生 SAR 的第二信使。用 JA 和 ET 处理可降解 SA 的转基因拟南芥,仍然诱导产生 SAR,说明 JA/ET 介导的抗病信号转导不依赖于 SA 途径。在烟草和拟南芥中,JA/ET 主要诱导碱性 PR 基因的表达,而 SA 主要诱导酸性 PR 基因表达。

通过研究与 ET 信号转导有关的 ETR1、EIN2 基因和与 JA 信号转导有关的 *coil* 基因对植物防御素 PDF1.2 基因表达的影响,发现 JA 和 ET 都与 PDF1.2 的合成有关。外源 JA 和 ET 均可提高 PDF1.2 基因的转录和翻译水平,而 SA 不能诱导 PDF1.2 基因的表达。在拟南芥中 PDF1.2 具有抗 *A. brassicicola* 的活性;在 ET 不敏感突变体 *ein2* 中,虽然阻断了 PDF1.2 基因的表达,但并不影响其对 *Botrytis cinerea* 的抗性。JA 不敏感突变体 *jar1* 和 *coil* 突变体不能应答 JA 的诱导作用,并阻断了 JA 介导的抗性反应。*coil* 基因编码一种富含亮氨酸重复序列和具 F-box 基序的蛋白,含这种结构的蛋白具有以下特点:与某些抑制蛋白结合后,由泛素的酶解系统来识别并降解抑制蛋白^[21]。所以, *coil* 可能与感应 JA 的负调控因子结合形成复合体,而泛素识别并降解复合体,从而消除负调控因子的抑制作用。MeJA 诱导产生的一种抗菌肽硫堇 Thi2.1 的合成也不受 SA 的诱导,在转基因拟南芥中,过量表达 Thi2.1 可提高寄

主对镰孢菌的抗性²³。

2.3.3 两条抗病信号传递途径的关系 SA 途径和 JA/ET 途径是有所区别的。一般认为, SA 主要介导植物对寄生性强的病原物的抗病信号转导, 而 JA/ET 主要介导对寄生性弱的病原物的抗病信号传递。转 NahG 基因拟南芥对活体营养病菌抗性降低, 对死体营养病菌抗性则不受影响; 而拟南芥 coi1 突变株对死体营养病菌抗性减弱, 对活体营养病菌的抗性却未发生改变²³。但事实并非如此简单, E. A. Achuo 等发现, 转 NahG 基因的番茄对死体营养真菌 *B. cinerea* 的感病性显著提高, 但不改变其对 *Oidium neolycopersici* 的感病性; 而转 NahG 基因的烟草对 *O. neolycopersici* 的感病性增强, 却不改变其对 *B. cinerea* 的感病性。所以他们认为, 植物以何种抗病途径介导对病原物的防卫反应, 取决于“寄主-病原物”互作体系具体情况, 互作体系不同, 其抗病防御反应特点也可能不同²⁴。

SA 途径和 JA/ET 途径之间不是孤立的, 它们之间存在一定的交谈(cross-talk)机制, 二者相互抑制或互相增强。如前所述, SA 主要诱导酸性 PR 蛋白, JA 主要诱导碱性 PR 蛋白; 在成熟的烟草叶片中, 所有碱性 PR 蛋白都被 SA 抑制, 而所有酸性 PR 蛋白都被 JA 抑制。这说明 SA 途径和 JA 途径之间存在拮抗作用。另有研究发现, 番茄被昆虫取食后, 植株内不仅启动了 JA/ET 途径而且 SA 途径也同时被启动, 这说明了 SA 途径和 JA/ET 途径之间也可能协同表达²⁵。SA 途径和 JA/ET 途径之间的对话, 是通过信号转导网络中的“节点”基因实现的。NPR1 基因是研究较清楚的“节点”基因之一, 它不仅在细胞核中对 SA 途径直接正向调控而且在细胞质内还对 SA 和 JA 信号传导途径之间进行协调²⁶。另外, LI Jing 等人研究发现, 转录因子 WRKY70 对 SA 和 JA 两条抗病途径之间也有着重要的调节作用, 而且这种作用产生于 NPR1 基因下游²⁷。

3 存在的问题及其应用前景

诱导抗病性为植物病害防治提供一条新的有效途径, 但当前这一技术并未被广泛应用, 主要存在以下问题: 第一、诱导效果不够显著, 防效通常在 20%~50%之间, 不及化学农药防效明显; 第二、持效期不够长, 通常诱导后 3~7 d 植物抗病性强, 然后迅速下降。第三、苗期诱导效果好, 成株期诱导效果相对较差。随着人们对植物抗病机制和诱导机制的深入研究, 逐渐明确诱导的抗病信号转导途径, 研制开发出高效持久、经济实用的新型诱抗剂及其复配剂, 诱导抗病性将成为植物病害可持续治理的重要环节。

参考文献

[1] 余朝阁, 李天来, 须晖. 植物诱导抗病性及诱抗剂的研究[J]//彭友良. 中国植物病理学会 2004 年学术论文集. 北京: 中国农业出版社, 2004: 335-339.
[2] 赵继红, 孙淑君, 李建中. 植物诱导抗病性与诱抗剂研究进展[J]. 植

物保护, 2003, 29(4): 7-10.

[3] 王生荣, 朱克恭. 植物系统获得抗病性研究进展[J]. 中国生态农业学报, 2002(10): 32-35.
[4] Shivanna M B, Meera M S. Plant growth promoting fungi induced systemic resistance in cucumber. *Advanced in Biological*[J]. *Control of Plant Disease*, 1996, 30(3): 175-184.
[5] 蔡新忠, 郑重, 徐幼平. 叶霉菌非亲和小种对番茄系统抗性的诱导及植株内水杨酸动态[J]. *植物病理学报*, 1999, 29(3): 261-264.
[6] Leeman M, Van Pelt J A, Dan Ouden FM, et al. Induction of systemic resistance against Fusarium wilt of radish by lipopolysaccharides of *Pseudomonas fluorescens*[J]. *Phytopathology*, 1995, 85(9): 1021-1027.
[7] Achuo E A. The salicylic acid-dependent defence pathway is effective against different pathogens in tomato and tobacco[J]. *Plant Pathology*, 2004, 53(1): 65-72.
[8] Audenaert K et al. Abscisic acid determines basal susceptibility of tomato to *Botrytis cinerea* and suppresses salicylic acid-dependent signaling mechanisms[J]. *Plant Physiology*, 2002, 128(2): 491-501.
[9] Cohen Y. Local and systemic protection against *Phytophthora infestans* induced in potato and tomato plants by jasmonic acid and jasmonic methyl ester[J]. *Phytopathology*, 1993, 83(10): 1054-1062.
[10] 王金生. 分子植物病理学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1999.
[11] McDowell J M, Dangl J L. Signal transduction in the plant immune response[J]. *Trends Biochem Sci*, 2000, 25(2): 79-82.
[12] 陈英, 黄敏仁, 诸葛强, 等. 植物抗病信号传导途径及其相互作用[J]. *南京林业大学学报*, 2002, 26(3): 85-90.
[13] 赵淑清, 郭剑波. 植物系统获得抗病性及其信号转导途径[J]. *中国农业科学*, 2003, 36(7): 781-787.
[14] HE Z H. Signal Network of Plant Disease Resistance[J]. *Acta Phytophysiologica Sinica*, 2001, 27(4): 281-290.
[15] Mitraux J P, Singer H, Ryals J A, et al. Increase in salicylic acid at the onset of systemic acquired resistance in cucumber[J]. *Science*, 1990, 250: 1004-1006.
[16] 刘悦萍, 宫飞, 赵晓萌. 水杨酸介导的信号转导途径与植物逆境性[J]. *中国农学通报*, 2005, 21(7): 227-229.
[17] Chen Z X, Malamy J, Hemming J, et al. Induction, modification and transduction of the salicylic acid signal in plant defense response[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1995, 92: 4134-4137.
[18] 余迪求, 岑川, 杨明兰, 等. 水杨酸诱导烟草培养细胞的脂质过氧化和保护基因表达的研究[J]. *植物学报*, 1999, 41(2): 977-983.
[19] 贾燕涛. 植物抗病信号转导途径[J]. *植物学通报*, 2003, 20(5): 602-608.
[20] 刘士旺, 吴学龙, 郭泽建. 拟南芥的抗病信号传导途径[J]. *植物病理学报*, 2003, 33(2): 104-111.
[21] Xie D X, Feys B F, James S, et al. COI1, an Arabidopsis gene required for jasmonate-regulated defense and fertility[J]. *Science*, 2000, 280: 1091-1094.
[22] Epple P, Apel K, Bohlmann. Overexpression of an endogenous thionin enhances resistance of Arabidopsis against *Fusarium oxysporum*[J]. *Plant Cell*, 1997(9): 509-520.
[23] Thomma B P H J, Eggenmont K, Penninx I A M I, et al. Separate jasmonate dependent and salicylate-dependent defense-response pathways in Arabidopsis are essential for resistance for distinct microbial pathogens[J]. *Proc Natl. Acad. Sci. USA*, 1998, 95: 15107-15111.
[24] Achuo E A, Audenaert K, Meziere H, et al. The salicylic acid-dependent defence pathway is effective against different pathogens in tomato and tobacco[J]. *Plant Pathology*, 2004, 53(1): 65-72.
[25] 彭金英, 黄勇平. 植物防御反应的两种信号转导途径及其相互作用[J]. *植物生理与分子生物学报*, 2005, 31(4): 347-353.

影响植物吸收镉的因素

李 森, 亢秀平, 邢国明

(山西农业大学, 太谷 030801)

摘 要: 综述了植物种类及品种、土壤镉含量及形态、pH、Eh、有机物质、离子拮抗、生产措施对植物吸收镉的影响。通过研究影响因素来合理调节植物的生长环境, 控制镉从土壤中向植物体的迁移。最终, 可以降低植物体的镉浓度。

关键词: 镉; 植物; 土壤

中图分类号: S143.7⁺2 **文献标识码:** A

文章编号: 1001-0009(2007)07-0076-03

20世纪世界各国的工业飞速发展, 给人类的工作和生活带来了巨大的变化。但是在发展的过程中却忽视了对环境的保护。重金属污染就是伴随着工业“三废”的排放而来的。而镉是重金属污染的主要元素之一, 并且属于“五毒”金属元素之一, 在生物圈中移动性大、毒性强, 极易被植物吸收并累积, 超过一定限度不仅严重影响作物产量和品质, 而且通过食物链富集危害人体健康。但是, 直到1968年在日本的富山县神通川流域出现了“骨痛病”之后, 有关镉污染及其生物毒性问题才开始引起全世界的关注。

第一作者简介: 李森(1982-), 男, 在读硕士, 主要从事无公害蔬菜生产研究及生长延缓剂在花弁穴盘苗上的应用, Email: study312@sina.com.

收稿日期: 2007-04-04

镉(Cd)位于元素周期表第五周期、第IIB族, 价电子构型 $4d^{10}5s^2$, 主要为+2价和0价。Cd是一种具有银白色光泽、软性、延展性好、耐腐蚀的稀有金属。研究表明, 单质Cd本身并没有毒性, 然而其化合物具有毒性及腐蚀性, 如镉蒸汽, 尤其是镉的氧化物, 可以对人和动物产生累积性毒害^{1,2}。

自然界中原有的镉的化学循环处于生态平衡中, 不会造成公害, 但在人类活动参与下, 将地下岩石圈中含镉的矿物开发利用, 又将大量废弃物以渣、烟和废水的形式向环境中排放, 从而引起环境有害的变化, 甚至威胁到人类健康, 这种状况就称之为镉污染^{3,5-8}。我国Cd污染状况较严重, 20世纪90年代中期就有1.33万 hm^2 农田受Cd污染⁹。

另一方面, 随着生活水平的提高, 人们对蔬菜消费的要求越来越高, 提倡无公害蔬菜。而蔬菜生产基地一般位于城市郊区、可灌溉区、交通便利的地区等, 而这些区域的污染程度明显高于其他地方。因此减少土壤中的镉含量, 降低镉对蔬菜植物的影响, 控制镉向植物体的迁移, 生产无公害蔬菜成为一个热门课题。

近年来, 国内外做了很多关于这些方面的研究。已经报道过的有镉污染土壤的植物修复技术、有机-中性化修复技术、微生物修复技术以及镉污染对植物生理生化性状的影响等等, 但是在实际生产中取得的成效却不是很理想^{10,11}。因此在镉污染土壤未能修复的情况下, 必须考虑到影响植物吸收镉的因素, 合理调节植物的生长环境, 从而来控制镉向植物体的迁移, 降低镉对生态环境的危害。

1 影响植物吸收镉的因素

1.1 不同种类、品种的植物对镉吸收的影响

不同植物以及同种植物不同品种在同样Cd水平下对Cd的吸收以及体内Cd分配存在差异。董艺婷等研

[26] 张红志, 蔡新忠. 病程相关基因非表达子1(CNPR1): 植物抗病信号网络中的关键节点[J]. 生物工程学报, 2005, 21(4): 511-515.

[27] Li J, Brader G, Palva E T. The WRKY70 transcription factor: a node of

convergence for jasmonate-mediated and salicylate-mediated signals in plant defense[J]. Plant Cell, 2004, 16: 319-333.

Plant Induced Resistance and Its Signaling Pathways

YU Chao-ge, LI Tian-lai, DU Yan-yan, WEI Shuang, ZHOU Di

(The Engineering and Technology Center of Factorial High-Efficiency Agriculture in Shenyang Agricultural University, The Key Lab of Protected Horticulture in Liaoning Province, Shenyang 110161)

Abstract: Plant induced resistance is becoming the hot spot in phytopathology. The related conception and mechanism of induced resistance were briefly discussed. The relation between SA-dependent and JA/ET-dependent signaling transduction pathways were also compared and evaluated.

Key words: Plant; Induced resistance; Signal transduction pathway