

水杨酸对植物的抗性诱导

王晓玲¹, 张玉星¹, 刘鸿儒²

(1. 河北农业大学 园艺学院 河北 保定 071001; 2. 河北工业大学, 天津 300130)

摘要: 水杨酸是一类存在于植物体的酚类物质, 能够诱导植物系统获得抗性, 因此被广泛地应用于植物抗逆研究。现综述了近年来有关水杨酸在抗逆诱导方面的研究。

关键词: 水杨酸; 抗性诱导

中图分类号: Q 946.82⁺8.3 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-0009(2008)09-0048-03

1 植物体内的水杨酸

1763年, 英国的 Edmund Stone 首先发现柳树皮有很强的收敛作用, 可以治疗疟疾和发烧, 后来发现这是由于柳树皮中含有的大量水杨酸糖苷在起作用。后来研究证明水杨酸在植物界普遍存在。水杨酸是一种小分子的酚类化合物, 它含有一个芳香环, 带一个羟基, 纯品是针状结晶或单斜棱晶, 微溶于水, 易溶于极性有机溶剂, 其水溶液呈酸性反应, 其饱和水溶液的 pH 值为 2.4, 低毒, 能与机体蛋白发生反应, 有腐蚀作用, 在空气中稳定, 但遇光渐改变颜色, 当水杨酸被 301 nm 波长的光激发时, 会发出波长 412 nm 的荧光, 可利用这个性质去检测植物体内水杨酸的含量。

水杨酸在植物体内的合成途径: 莽草酸→苯丙氨酸 PAL→反式肉桂酸→苯甲酸 BA→水杨酸 SA→2-O-B-水杨酸葡萄糖苷(或甲基水杨酸)^[1]。此合成途径的限速步骤是反式肉桂酸的 B-氧化, 水杨酸在植物组织中的水平一旦超过了一定限度, 则会诱导产生 UDP-葡萄糖:水杨酸葡萄糖转移酶, 该酶是专一性的, 可使游离的水杨酸转变为 B-O-D-葡萄糖水杨酸。

SA 广泛存在于单子叶和双子叶植物中, SA 在植物中的分布, 一般以产热植物的花序较多, SA 含量随着花序开花时期和花周期而波动。SA 有 2 种结合状态, 一是 SA 葡糖苷, 二是 SA 甲酯。SA 葡糖苷不能在体内移动, SA 甲酯可作为一种气传信号, 使自身或邻近植物抗性提高, 受侵染的烟草叶片产生 SA 甲酯而创伤的叶片则不能^[2-3]。在植物组织中, 非结合态的水杨酸能在韧皮部中运输, 质量分数(鲜重可达 1 mg/g, 水杨酸(0.01~1 mmol/L)能提高玉米幼苗硝酸还原酶的活性,

还拮抗脱落酸对萝卜幼苗生长的抑制作用^[2], 结合水杨酸有保持自由 SA 的适当浓度以免达到 SA 毒害浓度的作用。外源水杨酸可以显著提高蚕豆幼苗细胞内源细胞分裂素的水平, 提高叶片中生长素的含量, 根系饲喂水杨酸后, 根中生长素含量前期下降, 后期提高^[5]。水杨酸对植物的许多生理过程如植物开花、产热、性别分化、乙烯合成、呼吸、蒸腾、种子发芽、气孔关闭、膜通透性及离子的吸收等起调控作用^[1,6-7]。

2 水杨酸与植物的抗病诱导

20 世纪 90 年代以来, 围绕 SA 能诱导植物抗病性的许多研究证实, SA 不仅是植物产生过敏反应(Hypersensitiveresponse, HR)和系统获得性抗性(Systemic acquired resistance, SAR)所必需, 而且也是病原物侵染植物后活化一系列防卫反应的信号传递过程中的重要组成成分, 研究表明^[8], 在 HR 发生前, 有一个短暂的氧爆发阶段, 使细胞中活性氧的浓度明显提高, 而 H₂O₂ 等活性氧可以直接杀伤病原物、参与膜脂过氧化、导致 HR, 而且能促进寄主细胞壁木质化, 增强细胞壁的结构, 诱导木质素的产生, 同时, H₂O₂ 是一种能自由扩散的小分子。可以跨过细胞膜进入病原物侵染以外的组织中, 作为第二信使来激活防卫基因的表达, 提高植物抗病性。SA 正是通过增加超氧化物歧化酶(Superoxidedismutase, SOD)等 H₂O₂ 产生酶类活性和抑制 CAT/APX, 抗坏血酸过氧化物酶等 H₂O₂ 降解酶的活性, 最终积累 H₂O₂ 达到提高植物抗病性的目的^[9]。某些抗病植物在受到病原侵染后, 其体内水杨酸含量升高, 在一种抗烟草花叶病毒的烟草中, 烟草花叶病毒的感染使叶片中的内源水杨酸提高 20~50 倍。在黄瓜叶片中由于接种病毒而出现抗性枯斑后, 韧皮部伤流液中水杨酸水平可升高 10~100 倍, 水杨酸能诱导植物抗病基因的活化而产生抗性^[10]。20 世纪 90 年代以来, 已经把水杨酸作为一种植物对胁迫反应所需的信号分子来研究, 积累了大量的资料^[11], 水杨酸的主要作用之一是参与植物对病原防御反应, 将病害和创伤传递到植物的其它部分引起系统

第一作者简介: 王晓玲(1981-), 女, 在读博士, 现从事果树结实生理与分子生物学研究工作。E-mail: best20052008@yahoo.com.cn.

通讯作者: 张玉星。E-mail: jonsonzhxy@yahoo.com.cn.

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30270928)。

收稿日期: 2008-04-08

获得性抗性^[12-13],除了水杨酸之外,茉莉酸、甲基茉莉酸、乙烯以及系统肽等都参与植物防御系统的信号传导^[14]。水杨酸喷雾处理的稻苗,稻叶的白叶枯病病情指数分别比对照降低50.8%,稻瘟病病情指数比对照降低59.8%,并延长了抗性的持久性^[15]。水杨酸不仅参与因病毒感染而发生的系统获得性抗性,还涉及细菌性和真菌性病原所引发的系统获得性抗性。水杨酸被认为是植物内源的类信号分子触发病理相关蛋白的基因表达^[16-17]。

3 水杨酸与植物的抗旱诱导

杨剑平等研究表明^[18],用10 mmol/L的水杨酸喷施玉米幼苗,并用聚乙二醇(PEG 6000)对植株进行水分胁迫处理,SA处理导致叶片中过氧化氢酶(CAT)活性下降,过氧化氢(H₂O₂)含量上升,丙二醛(MDA)含量增加。在之后的水分胁迫过程中,经SA处理的叶片较未处理叶片CAT活性提高,H₂O₂含量降低,MDA含量减少,因此SA处理可保护膜脂免于水分胁迫下的过氧化作用。束良佐证实^[19],水杨酸浸种预处理使水分胁迫下的玉米幼苗叶片超氧化物歧化酶、过氧化物酶、抗坏血酸过氧化物酶活性极显著升高,超氧阴离子自由基产生速率极显著下降,脂质过氧化作用减弱,水杨酸浸种提高了水分胁迫下玉米幼苗叶片蛋白质和叶绿素含量及叶绿素a/b值,增强了光合速率,同时也增强了叶片保水力和干重含水量,改善了植株体内的水分代谢从而减轻水分胁迫对玉米幼苗的伤害。外源阿司匹林能够提高小麦苗期抗旱生理效应,延缓干旱胁迫下小麦苗期叶片的相对含水量、叶绿素含量和蛋白质含量的下降趋势,提高超氧化物歧化酶、过氧化物酶、过氧化氢酶等保护酶的活性,降低质膜透性^[20]。水杨酸苗期不断处理(浸种+浇灌+渗透(PEG+SA))可保护中度水分下的小麦幼苗叶片免受水分胁迫引起的膜损伤^[21]。水杨酸类物质对干旱下小麦灌浆期活性氧代谢与产量的影响:用乙酰水杨酸在小麦开花末期和灌浆中期进行叶面喷洒处理,丙二醛的含量和膜透性显著降低,叶绿素含量显著增加,灌浆速度和最大灌浆速度增加,最大灌浆速度时间延长,千粒重和穗粒数也有所增加。水杨酸对植物的抗旱诱导可能与水杨酸能够诱导某些植物气孔关闭有关,蚕豆表皮细胞对水杨酸高度敏感,1 mmol/L水杨酸就使气孔关闭。水杨酸能降低菜豆和鸭跖草的蒸腾,但也有水杨酸逆转ABA诱导气孔关闭的报道^[22]。干旱下水杨酸还可能诱导某些抗性基因的表达^[123]。

4 水杨酸与植物的抗盐诱导

余小平发现^[24],盐胁迫条件下水杨酸能提高幼苗相对含水量,降低Na⁺、K⁺向上运输的选择性,通过促进子叶内超氧化物歧化酶、过氧化物酶活性降低膜脂过氧化产物丙二醛含量和质膜透性,缓解了盐胁迫对幼苗生长的抑制。叶梅荣试验表明^[25],水杨酸浸种处理后,水

稻幼苗叶绿素含量增加,过氧化物酶活性提高,电导率降低,丙二醛含量降低,能够有效地提高水稻幼苗的抗性。盐胁迫条件下水杨酸和阿司匹林能提高小麦种子发芽率、发芽指数和活力指数,提高萌发的小麦胚乳内α-淀粉酶的活性、蛋白酶的活性以及可溶性糖、可溶性蛋白质、SOD、POD和游离脯氨酸的含量,降低叶片质膜透性,减少膜脂过氧化作用产物丙二醛的积累,降低根系Na⁺和提高根系K⁺的向上运输选择性。所有这些变化都有利于缓解盐胁迫对小麦的伤害,提高其对盐胁迫的适应性。100 mg/L的水杨酸或200mg/L的乙酰水杨酸能够相对提高盐分条件下小麦幼苗叶片的相对含水量,降低叶片质膜透性,提高SOD、POD等细胞保护酶的活性,提高幼苗体内的ATP的含量,维持幼苗能量代谢和供应的正常进行^[26]。

5 水杨酸与植物的抗冷诱导

康国章发现^[27],在常温下用0.5 mmol/L SA水溶液处理香蕉幼苗。能明显提高香蕉幼苗的抗氰呼吸和细胞色素呼吸。增加总呼吸量,提高产热量。水杨酸喷雾黄瓜幼苗,可显著提高黄瓜幼苗的壮苗指数,并可提高低温胁迫时黄瓜幼苗的膜系统的稳定性,抑制叶片中丙二醛的积累,进而提高黄瓜幼苗的抗低温胁迫能力^[28]。用水杨酸浸种后的黄瓜幼苗的茎粗与株高比明显地高于对照,幼苗生长健壮,而且当幼苗经4℃低温胁迫72 h后,叶片内细胞膜透性降低,过氧化物酶活性降幅减少,耐冷性增强。用水杨酸处理水稻根部,能提高幼苗膜脂肪酸的不饱和度,降低细胞电解质外渗率。

参考文献

- [1] 李德红,潘瑞炽.水杨酸在植物体内的作用[J].植物生理学通讯,1995,31(2):144-149.
- [2] 沈文彪,张荣铎.水杨酸对小麦叶片抗坏血酸过氧化物酶活性的抑制[J].南京农业大学学报,1998,21(3):126-128.
- [3] Jetal E A. Signal molecules in systemic plant resistance to pathogens and pests[J]. Cell, 1992, 70: 879-886.
- [4] Vetal S. Methylsalicylate-an airborne signal in pathogen resistance[J]. Nature, 1997, 385: 718-721.
- [5] 刘新,李云,张蜀秋.水杨酸对蚕豆幼苗生长及内源细胞分裂素和生长素的影响[J].植物生理学通讯,2000,36(12):512-514.
- [6] 陶宗娅,邹琦.水杨酸对小麦活性氧代谢的调节及其与乙烯形成的关系[J].西南农业学报,1999,12(1):39-44.
- [7] Liang W S, Liang H G. Enhancement of Ethylene Production BY Salicylic Acid During Aging of Potato Tubers[J]. Acta Phytophysiologica Sinica, 1998, 24(1): 11-16.
- [8] 赵淑清,郭剑波.植物系统获得的抗性及其信号转导途径[J].中国农业科学,2003,36(7):781-787.
- [9] 沈文彪,徐朗莱,叶茂炳.水杨酸诱导植物抗病性的新进展[J].生物化学与生物物理进展,1999,26(3):237-240.
- [10] 张晓燕.水杨酸诱导植物抗病性机制的研究进展[J].河北林果研究,2000,15(3):288-291.

蔗糖代谢相关酶在果实中的作用

苏 艳, 原牡丹, 侯智霞, 苏淑钗

(北京林业大学 省部共建森林培育与保护教育部重点实验室 北京 100083)

摘 要: 蔗糖积累是果实品质形成的关键, 而蔗糖代谢又是糖积累的重要环节, 现综述近年来果树中蔗糖代谢关键酶——转化酶、蔗糖磷酸合成酶(SPS)、蔗糖合成酶(SS)在果实发育期间对果实内糖类物质代谢的作用特性, 以期为果品生产中适时采取措施合理调控糖类代谢, 提高果实品质提供参考。

关键词: 果实; 转化酶; 蔗糖磷酸合成酶; 蔗糖合成酶

中图分类号: Q 533⁺.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-0009(2008)09-0050-05

蔗糖是高等植物光合作用的主要产物, 是同化物在韧皮部运输的主要形式^[1-2], 蔗糖从叶片通过韧皮部向库器官输送碳源和能量, 供应植物的生长和淀粉、脂肪等贮藏物质的合成。果实是果树中主要的库器官, 蔗糖作为光合产物经韧皮部运输, 进入果实后被迅速代谢, 转化为己糖、有机酸、淀粉等, 以保持韧皮部运输及卸载的蔗糖浓度梯度, 使蔗糖源源不断的向果实运转并积累。

糖积累是果实品质形成的关键, 而蔗糖代谢又是糖积累的重要环节, 故许多学者试图从蔗糖代谢相关酶的活性变化来探讨果实糖积累的机理。近十多年来, 人们对苹果^[3-4]、梨^[5]、葡萄^[6]、柑橘^[7-9]、甜瓜^[10-11]、荔枝^[12]、番茄^[13-14]、油桃^[15]等的研究表明, 蔗糖代谢相关酶对果实糖的积累、运输和转化起重要作用, 蔗糖合成酶(SS)、转化酶、蔗糖磷酸合成酶(SPS)是蔗糖积累的关键酶。

1 转化酶

1.1 转化酶的基本性质

转化酶是蔗糖代谢的关键酶, 参与蔗糖的分解, 在植物体内具有重要的生理作用, 早在 1913 年, Michaelis 和 Mentens 就对转化酶进行了研究。在过去的几十年中, 已从许多植物和组织中分离纯化了转化酶, 并对其生化特性和生理功能进行了广泛的研究, 尤其是

第一作者简介: 苏艳(1983-), 女, 在读硕士, 主要研究方向是经济林植物生理栽培。E-mail: suyan19830909@163.com。

通讯作者: 侯智霞。E-mail: hzx2004@163.com。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30500349); 北京市教委共建资助项目(JD100220648)。

收稿日期: 2008-03-19

[11] Malamy J, Carr J P, Klessig D F et al. Salicylic acid—a likely endogenous signal in the resistance response of tobacco to viral infection [J]. Science, 1990, 250: 1001-1004.

[12] 饶力群, 官春云. 过氧化氢、水杨酸与植物抗病性关系的研究进展[J]. 湖南农业大学学报, 2000, 26(1): 9-14.

[13] Vernooij B, Friedrich L, Morse A et al. Salicylic acid is not the translocated signal responsible for inducing systemic acquired resistance but is required in signal transduction [J]. Plant Cell, 1994, 6: 959-968.

[14] Sticherl. systemic acquired resistance [J]. Annu Rev Phytopathol, 1997, 35: 235-270.

[15] 刘凤权, 王金生. 水杨酸诱导水稻幼苗抗白叶枯病研究[J]. 植物保护学报, 2000, 27(1): 47-52.

[16] 蔡新忠, 郑重. 植物系统性获得抗病性的产生机理和途径[J]. 植物保护学报, 1999, 26(1): 83-90.

[17] Raskini. Role of Salicylic acid in plant [J]. Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 1992, 43: 439-463.

[18] 杨剑平, 段碧华, 潘金豹, 等. 水杨酸和水分胁迫对玉米苗过氧化氢代谢的影响[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2002, 18(2): 8-11.

[19] 束良佐, 李爽. 水杨酸浸种对水分胁迫下玉米幼苗某些生理过程的影响[J]. 南京农业大学学报, 2002, 25(3): 9-11.

[20] 陶宗娅, 程水源. 水杨酸在小麦幼苗渗透胁迫中的作用[J]. 西北植物学报, 1999, 19(2): 296-302.

[21] 汪晓峰, 张宪政. ASA 提高小麦抗旱性效应的研究[J]. 植物学通报, 1998, 15(3): 48-50.

[22] Aptev, Lalorayamm. Inhibitory action of phenolic compounds on abscisic acid induced abscission [J]. J Exp Bot, 1982, 33: 826-829.

[23] He J X, Wen J Q, Chong K, et al. Changes in transcript levels of chloroplast psbA and pabD genes during water stress in wheat leaves [J]. Physiol Plant, 1998, 102: 49-54.

[24] 余小平, 贺军民, 张键, 等. 水杨酸对盐胁迫下黄瓜幼苗生长抑制的缓解效应[J]. 西北植物学报, 2002, 22(20): 401-405.

[25] 叶梅荣. NaCl 胁迫下水杨酸浸种对水稻幼苗生长的影响[J]. 安徽技术师范学院学报, 2002, 16(4): 44-46.

[26] 张士功, 高吉寅. 水杨酸和阿斯匹林对小麦盐害的缓解作用[J]. 植物生理学报, 1999, 25(2): 159-164.

[27] 康国章, 孙谷畴, 王正询. 水杨酸对低温胁迫香蕉幼苗呼吸作用的影响[J]. 广西植物, 2004, 24(2): 359-362.

[28] 孙艳, 崔鸿文, 胡荣. 水杨酸对黄瓜幼苗壮苗的形成及抗低温胁迫能力的生理效应[J]. 西北植物学报, 2000, 20(4): 616-620.