

植物诱导抗病性的研究进展

王 军

(华南农业大学林学院, 广州, 510642)

摘要 阐述植物诱导抗病性的定义、类型及基本现象。概括诱导抗性的几个共通特征: 即非特异性、滞后性、不完全性和耗能性。分析诱导抗性发生的基本原理和运作机制。讨论诱导抗性的应用前景及局限性。

关键词 植物; 诱导抗病性; 系统性 诱导抗性; 局部性诱导抗性

中图分类号 S432.1

植物的诱导抗病性, 又称获得性抗病性或植物免疫是植物在一定的生物或非生物因子的刺激或作用下, 对随后的病原物侵染具有较不受处理的情况下更强的抵抗性的特征。植物初次接受处理的因子, 叫做诱导因子或诱导物, 经一定时间后进行挑战接种的病原物称为挑战因子或挑战物。病原物本身或其弱株系以及其它非病原微生物都可以成为生物性的诱导因子。非生物因子包括有化学药剂、植物组织抽提液和物理及机械损伤刺激等等。根据植物诱导接种与挑战接种部位之间的距离关系, 诱导抗性又可分为局部性诱导抗性和系统性诱导抗性。前者只发生在植物接受初次刺激处或其紧邻地区; 后者则能在植物上距离诱导处一定距离的地方表现出来。两者表现形式不同, 所涉及的机理也有差别。系统性诱导抗性是研究较多的一类, 因此也是本文的侧重。

1 现象

虽然在植物上至今还没有确实地证明存在着等同于动物那样的抗原——抗体系统, 但植物上存在着的诱导抗性现象很早便已有了记录 (Chester, 1933)。Matta (1979) 列举了 149 条报道有关诱导抗性的文献, 其中涉及木本植物的只有 7 条。近年来, 在广泛而多样的植物及植物组织中对诱导抗性的报道日益增多。这些植物包括有黄瓜、西瓜、烟草、西红柿、大麦、梨、棕榈、康乃馨及杨树等。它们中绝大多数是草本性的农作物, 木本树种还较为稀少。但是有些测试植物并未发现诱导抗性的存在 (Carruso et al, 1984; Paine et al, 1987; Wang et al, 1992)。也有的甚至出现负效应, 即诱导感病性 (Anderbrahan et al, 1980)。尽管如此, 大多数研究表明诱导抗病性是植物中普遍存在着的一种遗传特性, 它是植物在特殊情况下潜力的表达; 其防御功能对于各种病原物都有一定作用。

2 特征

引起植物诱导抗性的刺激因子以及发生诱导抗性的植物种类都是多种多样的。每一种植物诱导系统都各有其自身特点。但概括起来, 它们也有一些共通的特征: 即非特异性、滞后性、不完全性和耗能性等。

1993-12-08 收稿

2.1 非特异性

当植物被一定因子侵染或处理后,它们的活力便可能被激化或敏感化,从而产生对病菌再次侵染的有效抵抗。各种各样的生物和非生物因素能诱导出针对各种各样挑战接种病原物的抗性。这就是植物诱导抗性的非特异性。例如炭疽病菌 *Colletotrichum lagenarium*(Kuc et al, 1975),烟草坏死病毒(TNV)(Jenns et al, 1977),以及细菌 *Pseudomonas lachrymans*(Caruso, 1977)都能诱导出黄瓜对炭疽病的抗性。烟草花叶病毒(TMV)对敏感性烟草品种的接种能同时诱导出它对TMV、*Phytophthora parasitica* var *nicotianae*以及 *Pseudomonas tabacci*的系统性抗性;此外TMV还能诱导出对 *Peronospora tabacina*的抗性,并且降低蚜虫 *Myzus persicae*的繁殖率(McIntyre et al, 1981)。诱导抗性的这种非特异现象使它对保护植物抵御多种病原物的侵染成为可能。

2.2 滞后性

诱导处理的植物需经一定的时间间隔后才能显示出它对挑战接种物的抗性。这种抗性表达的滞后性在不同的植物诱导系统中是不尽相同的。一般来说系统性诱导抗性往往会伴随着植物诱导处的坏死而发生。菜豆 *Phaseolus vulgaris*在接种非病原菌 *Colletotrichum lindemuthianum* 24~36 h后显示出对 *Helminthosporium carbonum*和 *Alternaria* sp.的过敏性反应(Rahe et al, 1969)。而菜豆下胚轴在紫外光短时照射后立即接种会削弱其本身非致病性品系 *C.lindemuthianum*以及对 *C.lagenarium*的抗性。如果该植物在紫外光照射 24 h或 48 h后接种,则可产生对这些病原菌的诱导抗性(Anderbrahan et al, 1980)。可见,诱导处理与挑战接种之间的时间间隔长短不仅影响到诱导抗性的表达,而且还影响到诱导效果的性质。

2.3 不完全性

与动物不同,植物的诱导抗性一般并不引起植物对病原菌的绝对免疫,而只是侵染程度的减轻。诱导抗性对植物的保护是相对的,而不是绝对和完全的。一般来讲诱导物的接种强度与诱导效果之间存在着正相关的关系,较多的初期接种体会导致以后植物较为完全的保护。但高浓度的挑战接种,尤其是在低水平的诱导接种情况下,将降低诱导抗性的有效性(Dean et al, 1986a)。

植物诱导抗性保护作用的不完全性还体现在时间上。植物并不是一经诱导,就能永久地保持这种抗性。在黄瓜上,由 *C.lagenarium*或 TMV 侵染第一片真叶而诱导出的抗性可持续 3~6 个星期(Kuc et al, 1977)。在此期间加强接种,抗性可持续到开花和结果。而由 *Melampsora lini*的一个非毒性菌系接种亚麻诱导出的对毒性菌系的局部性抗性则只能持续 7 天(Hoes et al, 1979)。西红柿根经氟仿蒸汽处理后,可以促成对引起枯萎的镰刀菌 *Fusarium oxysporium*, f. sp. *lycopersici*的短暂抗性(Perucca et al, 1988);用热水处理西红柿根也得到类似效果(Anchisi et al, 1985)。相对于药剂及机械损伤,由病菌侵染对植物造成持续性压力更能引起植物的诱导抗性并保持较长时间。

2.4 耗能性

同植物正常抗病性一样,诱导抗性的产生是一个需要能量的过程。如果处理不当,可能也会产生负效应。如在花期对黄瓜进行诱导接种,那么诱导效果就会很不理想。而一旦黄瓜开始结果,则诱导不能成功(Guedes et al, 1980)。在烟草上,对矮于 20 cm 的植株注射 *Peronospora tabacina*以诱导对蓝霉病的抗性,由于该真菌的系统扩散,经常会引起植株的矮化(Cruickshank et al, 1960)。当然也有诱导植物的生长和产量都不受影响的报道

(Tuzun et al, 1986), 这可能涉及到其它更为复杂的原因。

3 机理

对于引起植物诱导抗性的机理, 目前还了解得不多。研究显示它是一个包括酶及基因激活, 信号传输以及植物组织生理生化发生变化的复杂过程。

3.1 信号传输

局部性诱导抗性的产生通常被认为是植物在时间上和空间上由于诱导物的占先从而对挑战物的入侵形成拮抗和阻挡作用; 它与侵染处累积植物抗毒素也有关。植物系统性诱导抗性的发生涉及到感受信号的形成和传递问题。Sequeira(1983)提出植物由于病伤造成胞壁酶的分解, 从而引发系列性的连锁生化反应而传播到植株全身。在黄瓜上诱导信号的存在已被证实(Dean et al, 1986b)。诱导叶在受侵染 72~92 h 后除去将不影响诱导叶上方的叶片表示出抗性, 说明信号已经传递出去。环割诱导叶叶柄会阻止系统性抗性的产生, 而环割挑战叶叶柄仅能阻止所环割之叶片抗性的表达(Guedes et al, 1980)。

3.2 组织生理变化

植物诱导抗性信号产生后, 迅速地通过维管束传递到其它部位而引起防御机制的敏感化。黄瓜经诱导后, 其叶片上 *C.lagenarium* 的分生孢子通过附着胞的穿透明显减少(Richmond et al, 1979)。表皮的迅速木质化是其主要原因(Dean et al, 1987)。宏观上抗性叶片比较少的病斑与稀少的寄主叶肉组织穿透是明显相关的。但烟草对 *P.tabacina* 的诱导抗性则是由在叶片穿透后对病菌发展的遏制而引起(Stolle et al, 1988), 这显然牵涉到生理因素。

3.3 酶及生化变化

一些酶及蛋白质活性的增加被认为与诱导抗性的产生有关。过氧化物酶的活性在 *C.lagenarium* 接种于黄瓜叶片后增加了 3 倍(Hammerschmidt et al, 1982)。而系统诱导的丝瓜、西瓜和黄瓜抽提液中, 可溶性氧化物酶的活性至少增加了两倍(Smith et al, 1983)。黄瓜幼苗在经过 40 s 50℃ 的热处理后, 增加了不溶性伸展蛋白的生产(Stermer et al, 1987), 较高水平的伸展蛋白与瓜类的抗病性有关。系统性抗性的诱导还倾向于伴随着被称为与病原性相关(PR)蛋白质的积累。PR 蛋白质具有低分子量、酸溶性、抗蛋白水解的特性, 并且在聚丙烯酰胺凝胶电泳中具有高度移动性, 它们中的一些还具有酶活性, 如几丁酶和 β -1, 3-葡聚糖酶。从对 TMV 过敏性反应烟叶中, 目前已探测到和描述了 13 种 PR 蛋白质(Pierpoint, 1986)。虽然几丁酶被认为对于含几丁质的真菌起着一定作用, 它能水解一些病原菌的细胞壁; 提纯的 β -1, 3-葡聚糖酶可部份地消解一些病菌的细胞壁, 但是 PR 蛋白质在植物抵御病原物侵染中的作用还有待进一步阐明。

3.4 遗传机制的活化

诱导植物防御反应的表达关联到相应遗传机制的活化。在从受处理的菜豆细胞悬浮液分离核中完成的转录本中发现, 苯丙氨酸氨裂解酶(PAL), 苯基苯乙烯酮合成酶(CHS)在诱导细胞或受侵胚轴中合成与累积的诱导反应了对应基因转录的显著刺激效果。转录的活化不仅发生在直接受侵之组织, 而且也发生在远处未受侵的组织(Lawton et al, 1987)。对抗性和感病大麦近等基因品种的研究, 证明抗性基因在侵染初期起着合成通常寄主 mRNAs 调节物的作用(Davidson et al, 1988)。

4 前景

与通常的植物抗病性比较,植物的诱导抗病性增加了一个诱导的过程。在抗病植物中,病原菌的入侵能迅速直接地诱发出寄主的抵抗反应。而在诱导抗性中,需要首先利用某种刺激因子将植物的防御机制活化并经一段时间积累足够的抗性物质或机能而产生抗性。局部性诱导抗性还涉及到诱导物与挑战物的相互作用。系统性诱导抗性体现出了植物保护自身抵御侵染的整体性功能。植物的抗病性似乎在某种程度上决定于其抗性机制遗传信息的表达速率和范围程度,而不是这些机制的存在与否。

显然,植物并不将所有防御机能任何时候都置于活化状态是有一定进化意义的,因为植物总是需要在生存与生长这一对矛盾中寻求能量的合理分配。过多地激活防御机制既不能承受,也没有变要。而当植物遇到某种刺激或警示时,原来处于蛰伏状态的防御机制就有可能得到激活而重新发挥作用。由于诱导抗性活化的是植物天然抗性机制,因此是安全和经久的。它的优点还在于可通过嫁接方式和组织培养传递(Tuzun et al, 1987);单一的诱导因子能对广泛范围的真菌、细菌和病毒病害起到抵抗作用。

然而诱导抗性的应用目前还不能与现代成熟的植保技术相竞争,它的利用还受到一些因素的制约。首先植物能够有效地通过诱导而得到保护的概念还未被足够认识,研究投入也相对较少;很多研究在方法和选择材料上仍处于摸索阶段,带有一定的盲目性。其次目前还缺少管理各种病菌使诱导接种既有效又安全,又能最低限度减少植物能耗的方法;而且对于诱导抗性相对于其它保护手段能达到对植物的保护程度也缺少实质性地分析。再者迄今对引起诱导抗性的有关分子辨积、信号性质及其形成和调节方式还知之甚少;对影响抗性的诱导和表达的环境因素也了解不够。所有这些都影响和延缓了诱导抗性应用于农林业生产的步伐,这也应是未来研究所努力的方向。

尽管如此,植物诱导抗病性由于自身独特的优点,对于保护那些品质好但较感病的植物品种具有特殊意义;尤其是可以使一些不可能用化学防治的病毒和细菌病害得到控制。随着研究的深入,特别是在诱导信号的鉴定及其运作系统方面的突破,将使运用简单的诱导合成剂施于植物根部、叶上及土壤中成为可能。通过将诱导剂只在植物敏感期或病害盛行期作用于植物敏感部位而激活植物防御功能并节省能量,最大限度地提高诱导抗性的保护效率。这对现代植物保护将具有深远的意义。

参 考 文 献

- Anchisi N, Gennari M, Matta A. 1985. Retardation of *Fusarium* with symptoms in tomato by pre and post inoculation treatments of the roots and aerial parts of the host in hot water. *Physiol Pl Path*, 26: 175~183
- Anderbrabant T, Wood R K S. 1980. The effect of ultraviolet radiation on the reaction of *Phaseolus vulgaris* to species of *Colletotrichum*. *Physiol Pl Path*, 17: 105 ~ 110
- Caruso F L. 1977. Protection of cucumber against *Colletotrichum lagenarium* by *Pseudomonas lachrymans*. *Proc Am Phytopathol Soc*, 3: 159 (Abstr)
- Caruso F L, Lody R H. 1984. Potential for induced resistance in apple against infection by *Venturia inaequalis*. *Can J Pl Path*, 6: 151 ~ 159

- Chester K S. 1933. The problem of acquired physiological immunity in plants. *Rev Biol*, 8:129~ 154
- Cruickshank I A M, Mandryk M. 1960. The effect of stem infestation of tobacco with *Peronospora tabacina* Adam on foliage reaction to blue mold. *J Aust Inst Agr Sci*, 26:369 ~ 372
- Davidson A D, Manners J M, Simpson R S, et al. 1988. Altered host gene expression in nearisogenic barley conditioned by different genes for resistance during infection by *Erisiphe graminis* f.sp.*hordei*. *Physiol Mol Pl Path*.32:127 ~139
- Dean R A, Kuc J. 1986a. Induced systemic protection in cucumber: the effect of inoculum density on symptom development caused by *Colletotrichum lagenarium* in previously infected and uninfected plants. *Phytopath*, 76:186 ~189
- Dean R A, Kuc J. 1986b. Induced systemic protection in cucumber: time of production and movement of the signal. *Phytopath*, 76:966 ~ 970
- Dean R A, Kuc J. 1987. Rapid lignification in response to wounding and infection as a mechanisms for induced systemic protection in cucumber. *Physiol Mol Pl Path*, 31: 69 ~81
- Guedes M E M, Richmond S, Kuc J. 1980. Induced systemic resistance to anthracnose in cucumber as influenced by the location of the inducer inoculation and fruiting. *Physiol Pl Path*, 17:229 ~233
- Hammerschmidt R, Nuckles E, Kuc J. 1982. Association of peroxidase activity with induced systemic resistance in cucumber to *Colletotrichum lagenarium* *Physiol Pl Path*, 20:73 ~82
- Hoes J A, Dorrell D G. 1979. Detrimental and protective effects of rust in flax plants of varying age. *Phytopath*, 69:695 ~698
- Jenns A E, Kuc J. 1977. Localized infection with tobacco necrosis virus protects cucumber against *Colletotrichum lagenarium*. *Physiol Pl Path*, 11:207 ~ 212
- Kuc J, Richmond S. 1977. Aspects of protection of cucumber against *Colletotrichum lagenarium* by *Colletotrichum lagenarium*. *Phytopath*, 67:533 ~ 536
- Kuc J, Shochley G, Kearney K. 1975. Protection of cucumber against *Colletotrichum lagenarium* by *Colletotrichum lagenarium*. *Physiol Pl Path*, 195~ 199
- Lawton M A, Lamb C J. 1987. Transcriptional activation of plant defense genes by fungal elicitor, wounding, and infection. *Mol Cell Biol*, 7:335~ 341
- Matta A. 1979. resistenza biologica indotta verso malattie batteriche fungine inf. *Fitopatol*, 8:17 ~ 29
- McIntyre J L, Dodds J A, Hare J D. 1981. Effects of localized infection of *Nicotiana tabacum* by tobacco mosaic virus on systemic resistance against diverse pathogens and an insect. *Phytopath*, 71:297 ~ 301
- Paine T D, Stephen F M. 1987. Influence of tree stress and site quality on the induced defense systems of loblolly pine. *Can J For Res*, 17:569~571
- Perucca A, Matta A. 1988. Induction of a transitory state of resistance to vascular wilt of tomato by means of different abiotic stresses. *Rev Pl Path*, 67:3621

- Pierpoint W S. 1986. The pathogenesis-related proteins of tobacco leaves *Phytochem*, 25:1595 ~ 1601
- Rahe J E, Kuc J, Chuang C M, et al. 1969. Induced resistance in *Phaseolus vulgaris* to bean anthracnose. *Phytopath*, 59:1641 ~ 1645
- Richmond S, Kuc J, Elliston J. 1979. Penetration of cucumber leaves by *Colletotrichum lagenarium* is reduced in plants systemically protected by previous infection with the pathogen. *Physiol Pl Path*, 14:329 ~ 338
- Sequeira L. 1983. Mechanisms of induced resistance in plants. *Annu Rev Microbiol*, 37: 51 ~ 79
- Smith J, Hammerschmidt R. 1988. Comparative study of acidic peroxidases associated with induced resistance in cucumber, muskmelon and watermelon. *Physiol Pl Path*, 33: 255 ~ 261
- Stermer B A, Hammerschmidt R. 1987. Association of heat shock induced resistance to disease with increased accumulation of insoluble extensin and ethylene synthesis *Physiol Mol Pl Path*, 31:453 ~ 461
- Stolle K, Zook M, Shain L, et al. 1988. Restricted colonization by *Peronospora tabacina* and phytoalexin accumulation in immunized tobacco leaves. *Phytopath*, 78: 1193 ~ 1197
- Tuzun S, Kuc J. 1987. Persistence of induced systemic resistance to blue mold in tobacco plants derived via tissue culture. *Phytopath*, 77:1032 ~ 1035
- Tuzun S, Nesmith W, Ferriss R S, et al. 1986. Effects of stem injections with *Peronospora tabacina* on growth of tobacco and protection against blue mold in the field. *Phytopath*, 76:938 ~ 941
- Wang J, van der Kamp B J. 1992. Resistance, tolerance, and yield of western black cottonwood infected by *Melampsora occidentalis*. *Can J For Res*, 22:183 ~ 192

DEVELOPMENT ON THE RESEARCHES OF INDUCED RESISTANCE IN PLANTS

Wang Jun

(College of Forestry, South China Agr. Univ., Guangzhou, 510642)

Abstract

Based on reviewing mostly current researches, four general characteristics of induced disease resistance were summarized. These are non-specific, protection-incomplete, time-dependent and energy-demanding. The mechanisms of occurrence of induced resistance were analyzed, and the application of induced resistance in plant protection along with its limitation was discussed.

Key words plant; induced disease resistance; systemic induced resistance; local induced resistance