

植物免疫研究进展

位昕禹¹, 刘显元¹, 黄 琰², 高 扬³

(1. 黑龙江省农业科学院黑河分院, 黑龙江黑河 164300; 2. 鸡西大学安全与环境工程系, 黑龙江鸡西 158100 3. 东北农业大学农学院, 黑龙江哈尔滨 150030)

摘要: 众所周知, 动物和人类具有免疫能力, 但植物在长期的演化过程中, 也形成了许多抵抗病原生物侵袭的能力和特性, 其中包括植物自身的免疫性。早在 100 多年前, 人们就观察到对植物接种致病菌及一些病菌产物可以使植物产生对相关病害的免疫作用。自 20 世纪 50 年代以来, 人们陆续发现真菌、细菌、病毒可诱导烟草、蚕豆、豇豆等多种植物产生抵抗病菌的能力, 近年来的研究也说明植物自身具有免疫系统。本文主要对植物免疫的演化、诱导因素、免疫机制及在实践中的应用做简略阐述。

关键词: 植物免疫; 诱导因素; 机制

中图分类号: S432.2

文献标识码: A

文章编号: 1002-2767(2009)01-0147-03

Advances in Plant Immune

WEI Xin-yu¹, LIU Xian-yuan¹, HUANG Yan², GAO Yang³

(1. Heihe Sub-academy of Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Heihe, Heilongjiang 164300; 2. Safety and Environmental College of Jixi University, Jixi, Heilongjiang 158100; 3. Agronomy College of Northeast Agricultural University, Harbin, Heilongjiang 150030)

Abstract: It is well known that animals and humans have immunity, and in the long-term evolution of the process, plants have also a lot of resistance to pathogenic organisms and the ability of invasion, including their own immune. As early as 100 years ago, people observed that the plant pathogen inoculation and some bacteria could make plants produce products of the immune function related diseases. Since the 1950s, there has been gradually found fungi, bacteria, viruses could induce tobacco, broad beans, cowpea, and other plants to have the capacity to resist bacteria; the study in recent years also showed that the plant had its own immune system. This paper mainly briefly described on the evolution, induction factors and the mechanism of plants immune, and the application in practice.

Key words: plant immune; induction factors; mechanism

植物的自然免疫是适应自然环境逐步进化的必然结果。植物生存在地球上已经有几千万年的历史, 在其繁衍过程中形成了自身固有的特点, 为了适应复杂多变的自然环境, 植物也在不断的进化。由于长期的自然选择, 那些对病虫害没有抵抗能力的植物陆续被淘汰了, 现存的植物一般都有很好的防御保护系统。植物的防御能力表现为植物的某些结构和功能, 以及生理生化反应可以随环境的不同、植物发育阶段的不同而发生变化, 这些寄生物和寄主相互关系的复杂现象, 是通过长期的进化产生的。有关研究表明, 不同植物种类, 对环境中微生物的作用不同^[1]。研究证明: 松科、柏科、槭树科、木兰科、忍冬科和桃金娘科等很多植

物对结核杆菌有抑制作用。有人对 12 种植物的研究发现, 核桃、油松、白皮松、云杉和法国梧桐对葡萄球菌有抑制作用, 其中核桃的作用最大, 而毛白杨、紫薇、白蜡、早柳、花椒、侧柏、圆柏对葡萄球菌的抑制作用较弱, 同时, 12 种植物均对毒性强的绿脓杆菌有抑制作用, 其中云杉的作用最强^[2]。这说明植物的免疫能力在一定程度上具有广谱性, 同时也说明了植物对病原体的免疫能力有一定的特异性^[3]。B. n. 托金在他的《植物杀菌素》一书中不但指出了多种植物的杀菌物质可以杀死肺炎球菌、痢疾杆菌、结核菌和流感病毒等, 同时这些杀菌物质的产量与植物种类及植物的生长季节有关。

植物生长固定, 往往会受到外界各种因素的影响, 为此, 这些植物也会具有适应外界环境的独特的应答机制, 其中生物应力虽然由病虫害所致, 但它们对于真菌、细菌、病毒等不同感染机制病原菌的侵袭, 并非像

收稿日期: 2008-05-28

第一作者简介: 位昕禹(1984) 男, 黑龙江省佳木斯市人, 本科双学位, 在读硕士, 研究实习员, 从事作物遗传育种研究。Tel: 13634562080; E-mail: weixinyu2001@163.com

动物那样具有免疫组织,而是由植物自身产生独特的防御体系予以抗御。由于这种抗性能使植物体免遭病原菌的重新侵染,故而也可称为植物的免疫系统。最有效全株诱导植物对病害产生抗性系以局部产生抗性为主因,进而诱导整株植物获得抗性,即全株系统获得抗性(Systemic Acquired Resistance, SAR)。水杨酸在SAR中是很重要的化合物,对烟草花叶病毒(TMV)具抗性的烟草,当受到TMV侵染时,就会产生抗性反应。此时烟草中内源性水杨酸量就会增加。另外,当黄瓜受到烟草枯萎病毒或瓜类炭疽病菌侵袭诱导产生SAR时,黄瓜中内源性水杨酸浓度也会明显增加。有关研究也表明,植物对空气微生物的杀菌作用不但随物种而不同,也呈现季节性动态变化,这些季节性变化与植物的形态、功能特征、微生物生命活动特征相适应,可见,在植物进化的同时,细菌、真菌、病毒等也在进化,而植物对微生物的低抗能力也在逐步进化^[4]。因此,植物的自然免疫是植物适应自然环境逐步进化的必然结果。

1 植物免疫的诱导因素

自20世纪开始,应用免疫学方法使植物产生抗病性的报道不断增多。人们用各种诱导因素,首先接种于幼小植物,从而使植物整体免疫,以抵抗各种病害的发生。用病原体的非致病性部分,选择过的非病原体、弱致病性病原体、强致病性病原体,以及它们的代谢产物等作为诱导因素,通过叶片喷散或滴接、直接浇根或基部注射等诱导方法,都可诱使植株免疫。对同一种植物来说,诱导因素可以是多种的。诱导植物产生的抗性,也并不仅限于针对某一种病原菌,因而具有一定的广谱性。例如,美国人库茨用瓜类刺盘孢和烟草坏死病毒诱导黄瓜免疫,可使黄瓜同时对黑茎病、茎腐病、黄瓜花叶病、角斑病等10种病毒产生抗性;单一的诱导可使植株免疫4~6周,若再经一次强化诱导,免疫效应可延续到开花座果期^[5]。迄今,这方面工作做得最多的是烟草。人们常用烟草花叶病毒作为诱导因素,可使烟草抗黑茎病、番茄环斑病等病害。菜豆方面的研究较早,20世纪30年代,卡波和卡拉耶用灰葡萄孢代谢物浇根,使植物免疫。此外人们还在黄瓜、西瓜、甜瓜、马铃薯、小麦、苹果等多种作物上诱导植物免疫获得成功。

植物的免疫物质主要是次生物质,有些次生物质可以在健康即非诱导条件下产生的,参与植物正常的生理代谢^[6,7]。如吲哚乙酸、赤霉素作为植物激素直接参与生命活动的调节;叶绿素、类胡萝卜素是光合色素,参与光合作用;木质素是细胞次生壁的重要组成部分。而多数次生物质对维持生命有机体的基本生命过程无直接关系,并非生命活动所必需,但它们是预先生成的抑菌物质,当植物受感染时参与植物的免疫作用^[8]。

植保素是在诱导条件下产生的,一般来说,植物免疫的诱导因素有病原生物的直接感染,但植物的物理损伤也可以使植物受伤组织产生物理屏障和化学屏障。另外某种植物的诱导产物可以作为信号或它感信息诱导同类植物产生免疫反应,这在许多研究中已得到证实。还有研究指出,植保素的诱发是非专化的,即致病和非致病的菌株都能诱导植保素的形成,不仅如此,非生物因素如紫外光、真菌培养液或菌丝的提取物也能诱导植保素的形成^[9]。

2 植物免疫的机理

植物经诱导后产生的免疫现象是普遍存在的。植物在遭受外界不利因子,包括病原菌的侵犯时,形成各种防御机制。李淑清认为,主要包括以下几方面:

在组织上,植物在质膜和细胞壁间形成乳头状小突起,在叶表面等部位形成角质、蜡质。另一反应是有些植物组织高度木质化,在微生物侵染部位迅速产生木质素。木质素的形成,在抗性机制中具有很重要的作用^[10]。人们研究结果表明,木质素对病原菌是有效的防御物,它的机制^[11]可能是(1)它是物理障碍物;(2)它是亲脂的,因而使病原菌得不到营养;(3)它可以防止病原菌产生的毒素进入植物体内;(4)它是酚类化合物的聚合物,酚类化合物的前体对真菌、细菌是有毒的;(5)木质素可在多糖分和蛋白质分子的外面包上一层膜,这样植物组织不至被病原菌水解。

2.1 植物的物理型免疫

植物在叶表面等部位形成角质、蜡质层、受伤组织周围形成木栓组织,植物组织的高度木质化,组织形成的各种树浆和树脂等都可以有效防御病原微生物的入侵。B.n.托金还提出植物体表面的绒毛、气孔的结构和数量、细胞分裂的速度、植物株型、叶型、开花类型(如闭花传粉)等都有一定的免疫意义。一方面植物的防御结构可以在植物体表面或细胞外形成一道屏障,阻止病原生物的人侵,另一方面,由于木质化组织或其它组织产生的木质素、树浆、树脂及其它亲脂化合物也可以阻止病原生物的人侵。因为这些物质是亲脂的,可以使病原生物无法获得营养而不能长期生存,也可以防止病原生物产生的毒素进入植物组织,同时在植物组织外形成一层保护膜,使植物组织不被病原生物侵害。这些物理屏障一旦失守,植物便主要靠生化屏障进行防御。

2.2 植物的化学型免疫

可能的机理是:在对某些侵袭具有自然免疫性的组织内产生对病原生物有杀灭或抑制作用的物质。而这些物质通过次生代谢形成,称为次生物质。植物的次生物质种类繁多,性质各异,对植物自身的作用也不同。已知的次生物种类在2万种以上,主要类别有含氮化合物、萜类和酚类物质等。

研究表明,酚类物质能影响细胞膜的透性、ATP

的形成等, 它们在有关酶的作用下形成抗菌物质, 在植物抗病中起重要作用^[12]。众所周知, 木本植物的心材部分含有较高的萜类和酚类物质, 具有很强的抗腐性; 洋葱的抗性品种外部鳞叶中含有多量的原儿茶酚, 对斑点病菌具有高度毒性; 羽扇豆叶中含有羽扇豆酮和 2-脱氧羽扇豆酮, 对炭色长蠕孢菌丝体有抑制作用; 大蒜中的大蒜素可以抑制多种微生物的生长。目前已从多种植物中分离出抗菌物质, 这些物质是在植物体内预先形成的具有抑菌作用的化合物, 而且在植物受到感染时, 它还可以形成木质素、植保素、胂胂体等化合物阻止病原生物的生长^[13]。

2.3 植物免疫诱导的分子机理

近年来, 随着各个学科理论和技术水平的提高, 人们对植物免疫在分子水平上进行了初步研究。人们应用遗传学图谱和分子生物学技术已经对一些主要作物的重要抗病基因进行了定位和遗传研究。

病原无毒基因直接或间接编码信号分子(激发子), 被植物抗病基因所识别而编码病原信号分子的受体, 两者互作激活与抗病有关的信号传导级联网络, 最终使植物表达一系列的防卫反应^[13]。而当携带毒性基因的病原生物与携带感病基因的寄主互作时, 两者表现亲和, 即寄主表现感病。目前已经研究发现虽然植物种类不同。所拮抗的病原生物类型也不一样, 但植物抗病基因产物的序列结构上有许多共同特征, 如许多植物抗病基因编码的蛋白均有 C 端的富亮氨酸重复单位(LRR)和 N 端的核苷酸结合位点(NBS)等结构。在植物与病原生物的互作中, 这些蛋白可作为受体识别由病原生物无毒基因编码的激发子, 从而激发一系列防卫反应, 使植物表现出抗病性。

基因对基因学说提出了病原生物与寄主植物基因的不亲和性会产生抗病的机理。另外科学家推测可能还可通过病原生物与寄主植物发生基因亲和、或植物通过修饰甚至“丢弃”亲和基因的作用受体而实现抗性。目前还不清楚植物的抗病基因识别病原生物的无毒基因是如何进行信号传导的, 也不清楚编码蛋白的结构和功能及其在细胞中的定位以及植物抗病基因与相关基因的关系等诸多问题。

3 展望

国外有报道成功分离了对烟草病毒病具抗性的 N 基因细胞可作为抗病基因例子。其后, 对于抗病性信号的研究发展迅速^[14]。人们从各种植物中发现了各种抗病基因, 并将这些基因与病害防治进行联系开展研究, 且培育了一些卓越的抗病作物^[15]。但遗憾的是迄今还不能推向市场, 这或许是由于社会潮流对基因作物的看法, 仅就病害而言, 只有 1 个抗病基因是不完全的恐怕是最根本的原因。事实上, 以前育种系从野生种将抗病基因引入到作物体中, 但随着时间推移, 也屡有发生打破抗性病原的例子。在日本, 稻瘟病菌不断

地发生变异, 但目前日本的当家水稻品系则尚未对重要病害产生抗性基因。这是由于农业技术的进步, 也有利用 SAR 后的作用。SAR 对各种病原菌均无抗病性, 为了提高植物的抗病性, 进行了产生这种抗病性的病原菌突变株, 但至今尚未找到。另外, SAR 不仅在稻瘟病上, 而且对其他多种病害也同样有效, 因此, 其不仅可减少农药用量, 同时有益于环境保护^[16]。鉴此, 在世界各国都掀起了开发 SAR 诱导剂的热潮。但是, 如同本文所介绍的那样, SAR 往往以多形式存在。现已得知在这种调控中, 其与植物激素密切相关。除 SAR 外, 与杀菌剂一起综合使用进行防治也是一个重要方面。目前, 虽已取得一定成果, 但为了确保农业生产的稳定性, 不仅要进行 SAR, 还应考虑环境因子所产生的影响^[17]。为此, 应对如何保持 SAR 稳定性进行调控。这样, 不仅要用植物激活剂直接诱导抗性, 还要很好地应用植物生长调节剂, 以构建通过调控抗病性进行病害防治体系。

目前, 仍有许多植物的病虫害难以有效控制, 随着植物免疫学研究的不断深入, 相信科技的发展与进步定会为农业生产、环境保护、生态平衡做出应有的贡献。

参考文献:

[1] 史刚荣. 植物免疫研究现状及展望[J]. 甘肃省陇西师范学校, 1995(2): 9-10.

[2] 花晓梅. 树木杀菌作用研究初报[J]. 林业科学, 1960 16 (3): 236-240.

[3] B. n. 林伟光 译. 植物杀菌素[M]. 北京: 科学出版社, 1958: 18-23.

[4] 谢慧玲, 李树人, 袁秀云, 等. 植物挥发性分泌物对空气微生物杀灭作用的研究[J]. 河南农业大学学报, 1999, 33(2): 127-133.

[5] 成浩, 李素芳. 诱导免疫哈密瓜植株的苯丙烷类代谢酶活力及新蛋白质的出现. 植物免疫[J]. 生物学通报, 1991(6): 199.

[6] 杜近义, 胡国斌, 秦际威. 植物次生代谢产物的生态学意义[J]. 生物学杂志, 1999 16(5): 9-10.

[7] 冯丽贞, 陈友吾, 郭文硕. 植物次生物质与锥栗对某疫病抗性之间的关系[J]. 福建林学院学报, 1999, 19(1): 81-83.

[8] 李森, 吴新, 董效成, 等. 药用植物次生代谢物细胞工程的新进展[J]. 西北药学杂志, 1998 13(4): 173-174.

[9] 倪长春. 在植物免疫机构中植物激素的功能与调控的研究[J]. 世界农药, 2006(1): 16-20.

[10] 袁秀云. 植物免疫及其机制[J]. 2004, 29(9): 11-13.

[11] 李淑清. 谈植物免疫诱导机制[J]. 孝感师专学报(自然科学版), 1996, 16(1): 93-95.

[12] 欧阳察光, 薛应龙. 植物苯丙烷类代谢的生理意义及其调控[J]. 植物生理学通讯, 1988 24 (3): 9-16.

[13] 梁元存, 刘爱新. 植物系统获得抗性中的信号[J]. 山东农业大学学报(自然科学版), 2001(2): 138-142.

[14] 杨世诚. 植物的免疫及其应用[J]. 生物学杂志, 1996(3): 43-45.

[15] 杨春河. 植物免疫: 从设想到实践[J]. 世界农药, 2000, 22(4): 11-13.

[16] 郑康乐, Kochert G, 钱惠荣, 等. 应用 DNA 标记定位水稻的抗稻瘟病基因[J]. 植物生理学报, 1995, 25(4): 307-313.

[17] 宗兆锋. 植物人工免疫研究动态[J]. 植物医生, 1994(1): 4-5.