

水杨酸诱导植物抗性的研究进展*

张春光,荆红梅,郑海雷,赵中秋

(厦门大学 生命科学学院,中国福建 厦门 361005)

摘要:水杨酸是一种重要的内源信号分子,能够激活一系列植物抗性防卫反应.为了研究这种抗性反应,对水杨酸诱导植物抗病性、抗旱性、抗盐性及与乙烯作用的新进展作了概述,并从水杨酸与过氧化氢及其代谢酶类相互作用的角度探讨了水杨酸诱导植物抗性生理的分子机理.

关键词:水杨酸;过氧化氢;植物抗性;乙烯

中图分类号:Q954 **文献标识码:**A **文章编号:**1007-7847(2001)S0-0185-05

Progress in Plant Resistance Induced by Salicylic Acid

ZHANG Chun-guang, JING Hong-mei, ZHENG Hai-lei, ZHAO Zhong-qiu

(School of Life Sciences, Xiamen University, Xiamen 361005, Fujian, China)

Abstract: Salicylic acid is an important endogenous signal molecule. It can activate several plant defense responses. New progresses in plant disease resistance, drought resistance, salt resistance and the interaction of salicylic acid with ethylene, and the molecular mechanisms of salicylic acid inducing plant resistance have been established at the interaction of salicylic acid with hydrogen peroxide and its metabolizing enzymes.

Key words: salicylic acid; hydrogen peroxide; plant resistance; ethylene

(Life Science Research, 2001, 5(Suppl): 185~189)

水杨酸(salicylic acid, SA)是植物体内普遍存在的一种小分子酚类物质,化学名称为邻羟基苯甲酸.早在一个世纪以前人们就已从柳树叶片和树皮中分离到具有镇痛解热作用的柳醇(Salicin, C₁₃H₁₈O₇)、水杨酸苷和水杨酸盐.10年后 Piria 将这种活性组分命名为水杨酸.1974年德国人首先合成了SA,其功效与1989年Bayer公司推出的阿斯匹林相似,可见SA是植物组织中的一种天然活性物质^[1,2].SA能溶于水,易溶于乙醇,当被301 nm波长的光激发时,会发出波长412 nm的荧光.利用这一特性可以检测出组织中SA的含量^[2].近年来,对SA的研究成为当代生物学研究的一大热点.现已证实,SA参与调节植物体内的多种生理生化过程,如植物开花、产热、种子发芽、

气孔关闭、膜通透性及离子的吸收等^[3,4].因此Raskin提出,SA可作为一种新的植物内源激素^[5].近来又发现SA能诱导植物提高抗病性,产生抗盐性状,还可提高植物抗脱水能力,及抗瘟性,另外人们还发现SA抑制植物体内乙烯的生成.有关植物SA合成代谢途径、SA的作用机制、SA信号传导途径等方面的研究也取得了重大进展,本文介绍近年来SA诱导植物抗性的新进展.

1 SA与植物抗病性

据报道,在34种主要农作物的叶片和繁殖器官中都含有SA,在不同植物及同一植物的不同组织中SA的含量不同.通常SA的含量很低,但在产热植物花序和受病原物侵染的植物组织中含量

* 收稿日期:2000-06-20

作者简介:张春光(1978-),女,山东人,硕士研究生,从事植物生理生态研究;郑海雷(1966-),男,浙江人,通讯联系人,教授,从事植物生理生态研究.

很高^[6],由此人们推测 SA 可能与植物抗病性有关,后来证实 SA 确实与植物抗病性有关.70 年代后,有人证实外源 SA 在植物抗病反应中也起重要作用,90 年代以来,SA 的作用机理成为研究植物抗病机制的热点之一.

1.1 SA 在植物抗病中的作用

许多研究证实,SA 不仅是植物产生过敏反应(hypersensitive response, HA)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.SA 在植物抗病中的重要作用主要表现在以下几个方面:

1) 外源 SA 诱发植物积累病原相关蛋白(pathogenesis-related proteins, PRs)并产生抗病性.PRs 是一类逆境蛋白,因具有壳多糖酶和 α -1,3-葡聚糖酶的活性而被认为在植物的抗病性中起重要作用.外源 SA 可诱发烟草、黄瓜、马铃薯、菜豆、豇豆、水稻和拟南芥等多种植物积累 PRs,并产生对真菌、细菌、病毒等多种病原物的抗性^[3,7,8].

2) SA 也是植物产生 SAR 所必需的.以坏死型病原物接种或其他诱抗因子处理植株下部叶片,上部未处理叶片也能获得对二次接种病原物的抗性,这种抗病性即为 SAR.近年来用分子生物学技术证明了水杨酸是诱导 SAR 的内源信息物质^[9~12].把细菌中编码水杨酸羟化酶(salicylate hydroxylase)的 *nahG* 基因转入烟草和拟南芥后发现,病原物侵染后这两种转基因植物的 SA 积累受到了抑制,从而削弱了它们限制病原物扩展和产生 SAR 的能力^[12,13].

3) SA 促进叶片中木质素含量的增加.通过莽草酸途径合成的木质素在细胞壁上沉积,导致细胞壁的木质化,这种木质化作用通过增强植物细胞壁的机械强度,降低寄主细胞壁对外酶降解的敏感性,产生对病原菌的毒害作用以及使病原菌菌丝发生木质化等途径,阻止病原菌的进一步穿透和侵染.蔡新忠等^[14]的实验证明用 0.01 mmol/L SA 喷雾处理后,叶片中木质素含量迅速增加,因此 SA 可能通过这种方式提高植物的抗病性.

4) SA 诱导植物保卫素(PA)的产生.PA 是受病原菌侵染或某些非生物制剂处理后由植物合成并在植物组织内积累起来的对病原物有毒性的低分子量物质.PA 的快速合成与积累是植物重要的抗病防卫反应.水稻中已经鉴定到至少 7 种 PA,

即 Momilactone A、B, Oryzalexin A、B、C、D、E.蔡新忠等^[14]用 0.01 mmol/L SA 喷雾处理稻苗后,稻叶中迅速产生了含有 Momilactone A 的抑菌物质,它们对稻瘟菌分生孢子的萌芽有很强的抑制作用.

1.2 SA 诱导植物抗病性的分子机理

SA 在植物抗病性中的机制也是近年来研究的热点,Chen 等^[15,16]从烟草组织细胞中分离并纯化到一种水溶性 SA 结合蛋白(SA-binding protein, SABP).后来通过分子生物学和酶学的研究表明,SABP 是一种过氧化氢酶(catalase, CAT).Chen 等认为 SA 可能通过专一地抑制 CAT 活性,从而提高植物体内 H_2O_2 的含量,最终导致与 SAR 有关的防卫基因表达和植物抗病性的诱导.然而 John Ryals 等的实验结果却表明 SA 不是通过积累 H_2O_2 的途径诱发 SAR,而是通过积累 SA 的途径诱发植物抗病性,即在以 SAR 为终点的信号传导链中,SA 作用位置在 H_2O_2 的下游.后来 Chen 等研究发现,SA 除了能抑制 CAT 的活性外,还能诱导脂过氧化,产生的脂过氧化物能诱发 PRs 积累和抗病性的产生,SA 抑制 CAT 活性的过程与诱导脂过氧化的过程是相互偶联的.可见,SA 与 SABP 的结合可以间接地诱发 PRs 的积累和抗性的产生.最近 Du 等^[17]采用高比活的 [3H]SA 在烟草叶片中发现了一种 SA 高度亲和、低丰度的可溶 SABP₂,与 Chen 等发现的 SABP 在分子量、丰度及 SA 结合的特性等方面显著不同,SABP₂ 可能和远离侵染部位 SA 充分结合,从而起到发送 SA 信号的作用.

以上表明,SA 可能通过多种途径来调节植物的各种生理代谢过程,从而达到不同的生理效应,而且不同植物或相同植物的各个不同组织 SA 诱导植物抗病性的机制上都可能有所不同,SABP 的多样性也证明了这一点.

2 SA 和植物抗盐性

2.1 SA 在诱导植物抗盐性中的作用

在植物抗病研究中,人们发现 SA 及其类似物往往诱导植物产生抗盐性状,如诱导气孔关闭,降低叶片蒸腾强度,提高膜质不饱和度,降低细胞内电解质的外渗,还能提高硝酸还原酶活性,参与植物细胞线粒体抗氰呼吸和非磷酸化途径,以及植物体内茉莉酸代谢^[1,2,9,18~21].目前,关于 SA 诱导植物抗盐性方面的报道不是很多,根据张士功^[22,23]等人的研究,在盐胁迫条件下,SA 能提高

小麦种子发芽率、发芽指数和活力指数,降低幼苗叶片质膜透性和盐胁迫对细胞膜的伤害,提高幼苗体内超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)等细胞保护酶的活性,减少膜脂过氧化作用产物丙二醛的积累,降低 Na^+ 和提高 K^+ 的向上运输选择。

2.2 SA 诱导植物抗盐性的机理

盐胁迫条件下加入 SA 可提高小麦种子发芽率、发芽指数和活力指数,这与 SA 提高盐胁迫下小麦胚乳内 α -淀粉酶和蛋白酶的活力及其作用产物——可溶性糖、可溶性蛋白质、游离氨基酸的含量有关^[23]。

由于植物 SA 受体蛋白基因与 POD 基因高度同源,外源 SA 进入体内能够激活 SOD 酶^[21],同时 SA 还参与植物体内茉莉酸代谢,后者能够提供水分胁迫下花生幼苗 SOD、POD 和 CAT 的活性。SOD 和 POD 主要功能是通过消除盐胁迫诱导产生的细胞内活性氧自由基,抑制膜内不饱和脂肪酸过氧化作用及其产物 MDA 的积累。SA 提高盐胁迫下小麦 SOD 和 POD 的活性和降低膜质过氧化,对于维持细胞质膜的稳定和完整性,降低盐胁迫对质膜的伤害,提高其对离子吸收和运输的选择性都有一定的意义。

Pitman^[24]提出, Na^+ 、 K^+ 的向上运输选择能够反映植物体在盐胁迫条件下对 Na^+ 、 K^+ 的吸收和向上运输的选择性,植物体地下部分的 Na^+ 向上运输选择性越大,地下部分 K^+ 向上运输选择性越小,植物体抗盐性越小,所受盐害越大。而在盐胁迫条件 SA 能够显著提高 Na^+ 向下运输的选择性和 K^+ 向上运输的选择性,因此能显著提高植物体的抗盐性。

3 SA 和植物抗旱性

3.1 SA 在诱导植物抗旱性中的作用

SA 的类似物乙酰水杨酸能改善干旱条件下小麦叶片的水分状况,保护膜的结构。1%的乙酰水杨酸拌种处理玉米种子,可提高玉米幼苗叶片抗脱水能力^[25]。根据陶宗娅等^[26]的研究,用含 1.0 mmol/L SA 的不同渗透势 PEG 溶液漂浮处理小麦幼苗叶片,结果表明:SA 降低了叶片 CAT 的活性,轻度胁迫下 SA 对稳定膜结构和功能有一定作用,在较严重的渗透胁迫和 SA 处理下叶片失水量、膜相对透性和丙二醛(MDA)含量有所增加, H_2O_2 和 O_2^- 积累也较快,但与不加 SA 处理比较,

SOD 和 POD 活性仍较高,脂质过氧化程度稍有加重。

在植物体内,水分亏缺程度与游离脯氨酸含量的增加呈正相关,它在一定程度上反映了组织的水分亏缺状况,是组织脱水的敏感标记^[27,28],根据李雪萍等^[29]的研究,用 SA 和 8-羟基喹啉(8-HQC)处理玫瑰切花,其游离脯氨酸含量在前期保持较低水平,后期逐渐上升,说明 SA 和 8-HQC 处理能够提高游离脯氨酸含量,较好地改善切花组织的水分平衡状况,延长玫瑰切花的保鲜时间。

3.2 SA 诱导植物抗旱性的机理

多数学者认为 SA 通过抑制 CAT 的活性,使 H_2O_2 和 O_2^- 积累,并进一步激活 SOD 等保护酶的活性来提高植物对逆境的抵抗力。SA 仅在一定胁迫强度内可以通过抑制 CAT 活性诱导植物提高抗旱性,原因可能是, H_2O_2 作为底物诱导酚特异性过氧化物酶(PPOD)活性,较高的 PPOD 活性表明细胞内发生了一系列分解和利用 H_2O_2 的过氧化反应。但随着 PEG 溶液渗透势的进一步降低,SOD 和 PPOD 活性的提高, H_2O_2 含量和 O_2^- 产生速率也随之增加,较高的保护酶活性并不能有效地抑制 H_2O_2 和 O_2^- 生成,表明 SA 还可能通过调节其它与 H_2O_2 和 O_2^- 产生有关的过程,使它们的生成加快。伴随 H_2O_2 和 O_2^- 积累的增加,叶片失水加快,膜透性和 MDA 含量增加,SOD 和 PPOD 活性有所降低,使膜系统和酶受到损伤。

不同条件下 SA 在参与和影响植物代谢过程中信号传导途径及其对代谢调控的机理可能存在差异。外源 SA 及其类似物的作用位点之一可能在细胞膜上,引起跨膜电势快速去极化,从而增加膜透性,使 K^+ 等小分子物质的外渗量增加^[30~32]。大量外渗的 K^+ 等物质可能进一步降低溶液渗透势,增加渗透胁迫强度。

4 SA 与乙烯相互作用

新近研究表明 SA 是乙烯生物合成的一种新的抑制剂。阎田等^[33]用 SA 处理番茄、苹果、梨等果实后,多聚半乳糖醛酸(Polygalacturonic acid, PG)活性比对照低,而且硬度大,抗病力强,无病好果率比对照提高 10% 以上,其原因可能是 SA 处理抑制了果实组织中乙烯的产生,从而延缓了果实后熟,使硬度下降减慢,果实贮存寿命延长。

外源 SA 处理梨果肉^[34,35]和苹果果肉^[36],发现 SA 作用于 ACC(1-氨基环丙烷-1-羧酸)向乙

烯转化的反应,从而抑制乙烯生物合成,与 O_2 参与乙烯合成的作用部位相同^[37],这使人们推测 SA 与活性氧代谢和乙烯生物合成之间似乎存在某种内在联系.最近的研究表明,SA 通过结合 CAT 从而抑制其活性,由于 SA 对 CAT 性的抑制,导致 H_2O_2 积累,虽然低浓度 H_2O_2 在信号传导中起重要作用^[38],但高水平 H_2O_2 则易引起过氧化伤害.

不同浓度的 SA 均能显著地提高被处理叶片 SOD 和 POD,而且还能诱导同株的非处理叶片中 SOD 和 POD 活性增加. O_2^- 是与膜结合的乙烯合成酶(EFE)的激活剂,任何破坏膜完整性的物质和 O_2^- 清除剂都影响 EFE 活性^[39].柯德森等^[40,41]最近提出,果实成熟过程中 O_2^- 大量产生引起了 EFE 活性迅速上升,从而导致乙烯产生速率急升.SA 能够显著降低超氧化物阴离子含量和提高 CAT 水平,但它对 CAT 活性的抑制作用很弱,表明 SA 提高体内 CAT 含量的原因主要是通过提高 SOD 活性而不是抑制 CAT 活性.

另据报道 SA 可能是一种开花诱导因子,能诱导植株花芽分化^[19],其诱导花芽分化的作用机理可能和 IAA 有关,因为 SA 能影响 IAA 的代谢过程.这一问题还有待于进一步研究.

5 展望

近年来,许多科学家都对 SA 进行了多方面的研究,SA 作为一种新的内源激素,可能通过多种途径调节植物的各种生理代谢过程,从而达到不同的生理效应,而且不同植物或相同植物的不同组织 SA 诱导植物抗性的机制上均可能有所不同,SABP 的多样性也证明了这一点.要全面了解 SA 诱导植物抗性机制,还有待进一步研究.

参考文献(References):

- [1] 李德红,潘瑞焱.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] RASKIN I. Role of salicylic acid in plant[J]. Annu Rev Plants Physiol Plant Mol Biol,1992 43:439-463.
- [3] KLESSING D F, MALAMY J. The salicylic acid signal in plants[J]. Plant Mol Biol,1994,26:1439-1458.
- [5] RASKIN I. Salicylate, a new hormone[J]. Plant physiol,1992 90:799-803.
- [6] RASKIN I, SKUBATZ H, TANG W, et al. Salicylic acid levels in thermogenic and nonthermogenic plants[J]. Ann Bot,1990,66:369-373.
- [7] MALAMY J, CARR J P, KLESSING D F, et al. Salicylic acid—a likely endogenous signal in the resistance response of tobacco to viral infection[J]. Science,1990,250:1002-1004.
- [8] MNYEDI A J, YALPANI N, SILVERMAN P, et al. Localization, conjugation and function of salicylic acid in tobacco during the hypersensitive reaction to tobacco mosaic virus[J]. Proc Natl Acad Sci USA,1992,89:2480-2484.
- [9] WHITE R F. Acetyl salicylic acid (Aspirin) Induces resistance to tobacco mosaic virus in tobacco [J]. Virology,1979,99:410-412.
- [10] MALAMY J, CARR J P, KLESSING D F, et al. Salicylic acid—a likely endogenous signal in the resistance responses of tobacco to viral infection[J]. Science,1990,250:1002-1004.
- [11] METRAUX J P, et al. Increase in salicylic acid at the onset of systemic acquired resistance in cucumber [J]. Science,1990,250:1004-1006.
- [12] GRAFFNEY T, FRIEDRICH L, VERNOOIJ B, et al. Requirement of salicylic acid for the induction of systemic acquired resistance [J]. Science,1993,261:754-756.
- [13] DELANEY T P, UKNES S, VERNOOIJ B, et al. A central role of salicylic acid in plant disease resistance [J]. Science,1994,266(5188):1247-1250.
- [14] 蔡新忠,郑重,宋凤鸣.水杨酸对水稻幼苗抗瘟性的诱导作用[J].植物病理学报,1996,26(1):7-12.
- [15] CHEN Z, KLESSING D F. Identification of a salicylic acid-binding protein that may function in signal transduction in the plant disease-resistance response[J]. Proc Natl Acad Sci USA,1991,88(18):8179-8183.
- [16] CHEN Z, RICCIANO J W, KLESSING D F. Purification and characterization of a soluble salicylic acid-binding protein from tobacco[J]. Proc Natl Acad Sci USA,1993,90(20):9533-9537.
- [17] DU H, KLESSING D F. Identification of a soluble, high-affinity salicylic acid-binding protein in tobacco[J]. Plant Physiol,1997,113(4):1319-1327.
- [18] RASKIN I. Regulation of heat production in inflorescence of anarrumilly by endogenous salicylic acid [J]. Proc Natl Acad Sci USA,1989,86:2214-2218.
- [19] 原永兵,曹宗巽.水杨酸在植物体内的作用[J].植物学报,1994,11(3):1-3.
- [20] PPEAN-CORTES. Aspirin prevents wounding-induced gene expression in tobacco levels by blocking jasmonic acid biosynthesis [J]. Planta,1993,191:123-128.
- [21] CHEN B C, FANG J W, DU H. Application of acetosalicylic acid on transplanting of late rice seedlings [J]. Acta Agric Zhejiangensis,1994,4(1):42-43.
- [22] 张士功,高吉寅,宋景芝.水杨酸和阿司匹林对小麦盐害的缓解作用[J].植物生理学通讯,1998,25(2):159-164.
- [23] 张士功,高吉寅,宋景芝.水杨酸和阿司匹林对盐胁迫下小麦种子萌发的作用[J].植物生理学通讯,1999,35(1):29-32.
- [24] PITMAN MG. Transport across the root and shoot/ root interaction [A]. Salinity tolerance in plant - strategies for crop improvement

- [C]. New York: Jone, Wiley and Sons, 1984. 93 - 123.
- [25] 王淑芬, 贾炜琰, 杨丽莉, 等. 药剂处理玉米种子对种子萌发及苗期抗旱力的影响[A]. 中国植物生理学会. 中国植物生理第七次全国会议学术论文汇编[C]. 太原: 中国植物生理学会, 1996, 331.
- [26] 陶宗娅, 邹琦, 彭涛, 等. 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.
- [27] 陈少裕. 膜质过氧化对植物细胞的伤害[J]. 植物生理学报, 1991, 27(2): 84 - 90.
- [28] 汤章成. 逆境条件下植物脯氨酸的累积及其可能的意义[J]. 植物生理学通讯, 1984, (1): 15 - 21.
- [29] 李雪萍, 庞学群, 张昭其, 等. 水杨酸对玫瑰切花保鲜机理的研究[J]. 福建农业学报, 1999, 14(3): 38 - 42.
- [30] CLASS A D M. Influence of phenolic acid on ion uptake. . Depolarization of membrane potentials[J]. Plant Physiol, 1974, 54: 855 - 858.
- [31] HOEBERICHTS J A, HULSFOS Th J H, VAN WEZENBEEK PMGF, *et al.* The site of action of 2,4-dinitrophenol and salicylic acid upon the uncoupler-induced K^+ efflux from non-metabolizing yeasts[J]. Biochem Biophys Acta, 1980, 595: 126 - 132.
- [32] MACRI F, VIANELLO A, DENNAXIO S. Salicylate-collapsed membrane potential in pea stem mitochondria[J]. Physiol Plant, 1986, 67: 136 - 140.
- [33] 阎田, 沈全光, 刘存德. 水杨酸(SA)对果实成熟的影响[J]. 植物学通报, 1998, 15(3): 61 - 64.
- [34] LESLIE C A, ROMANI R J. Salicylic acid: a new inhibitor of ethylene biosynthesis[J]. Plant Cell Reprots, 1986, 5: 144 - 146.
- [35] LESLIE C A, ROMANI R J. Inhibition of ethylene biosynthesis by salicylic acid[J]. Plant Physiol, 1988, 88: 833 - 837.
- [36] ROMANI R J, HESS B M, LESSLIE C A. Salicylic acid inhibition of ethylene production by apple discs and other plant tissues[J]. Plant Growth Regul, 1989, 8: 63 - 69.
- [37] 柯德森, 王爱国, 罗广华. 植物的超氧化物自由基与乙烯形成的关系[J]. 植物生理学通讯, 1995, 31(6): 447 - 450.
- [38] 李兆亮, 原永兵, 刘成连, 等. 水杨酸对黄瓜叶片抗氧化酶系的调节作用[J]. 植物学报, 1998, 40(4): 356 - 361.
- [39] SACHEZ-CASAA P, KLESSING D F. A salicylic acid-binding activity and a salicylic acid-inhibitable catalase activity is present in a variety of plant species[J]. Plant Physiol, 1994, 106: 1675 - 1679.
- [40] 柯德森, 王爱国, 罗广华. 植物的超氧化物自由基与乙烯形成的关系[J]. 植物生理学通讯, 1995, 31(6): 447 - 450.
- [41] 柯德森, 王爱国, 罗广华. 成熟香蕉果实活性氧与乙烯酶活性的关系[J]. 植物生理学报, 1998, 24(4): 313 - 319.