

# 豆科植物—根瘤菌识别的分子机制及其共生多样性与生态环境的关系

常慧萍, 陶令霞, 夏铁奇, 李鹏 (1. 濮阳职业技术学院生物系, 河南濮阳475000; 2. 河南科技学院, 河南新乡453003)

**摘要** 豆科植物—根瘤菌的相互识别属亲和性(阴性)识别系统, 吸附的专化性取决于分子识别, 参与分子识别的物质包括豆科植物凝集素、类黄酮和根瘤菌表面的胞外多糖、荚膜多糖及脂多糖。介绍了这些识别子的研究进展及豆科植物—根瘤菌相互识别的分子机制, 并揭示豆科植物—根瘤菌共生多样性与生态环境的关系。

**关键词** 豆科植物—根瘤菌; 识别子; 分子识别机制; 共生多样性; 生态环境

中图分类号 Q948.12 文献标识码 A 文章编号 0517-6611(2007)15-04412-01

共生关系是指一个以上的有机体, 双方建立互利共存或一方有利对方无害地生活在一起的一种关系, 生物之间共生关系有利于共生体对外界自然环境的生存适应。根瘤菌与相应的豆科植物及少数非豆科植物根系共生形成根瘤, 能将空气中的分子态氮还原为植物可利用的氨, 对自然界的氮素循环起着十分重要的作用, 豆科植物为根瘤菌提供生长繁殖所需的能量和营养物质。根瘤菌感染豆科植物形成根瘤共生体, 是由根瘤菌和寄主植物2方面的遗传因素所决定, 根瘤菌具备实现固氮功能的全部遗传因子, 寄主植物提供固氮作用所需的条件。

## 1 豆科植物—根瘤菌相互识别的分子机制

**1.1 参与分子识别的物质** 从生物化学和分子生物学角度来看, 吸附的专化性取决于分子识别, 参与分子识别的物质包括豆科植物凝集素(lectin)、类黄酮和根瘤菌表面多糖, 并将它们分别称为植物识别子(cognor)与细菌识别子(cognon)。分子识别即植物识别子与细菌识别子间结构互补的特异结合<sup>[1]</sup>。

**1.1.1 豆科植物凝集素。**豆科植物的凝集素是其分泌的一种糖蛋白, 它在吸附中有3种功能: 作为媒介联结菌体和根毛细胞; 对糖残基结合的特异性使吸附具有专化性; 与细菌的cognon结构互补、相互联结。1973年Hamblin和Kert首次报道了根瘤菌与凝集素相互作用, 把菜豆根瘤菌的悬浮液加入到菜豆凝集素中, 二者发生了凝集作用。根据根瘤菌在豆科植物上形成根瘤的专一性, 构成了“互接种族”关系<sup>[2]</sup>。在同一互接种族内的植物可以互相利用其根瘤菌结瘤, 于是他们提出了假说: 与菜豆凝集素结合的根瘤菌到达菜豆的根, 在适当的位点感染植物。1975年Dazzo和Hubbell发现了三叶草根表面凝集素能够凝集具有感染能力的根瘤菌, 提出了交联桥假说: 三叶草凝集素特异性地识别根瘤菌表面的抗原, 形成交联桥, 从而形成正确的分子界面结构, 保证根瘤菌特异性地吸附到三叶草根表面。1978年Dazzo等报道了与根瘤菌结合的三叶草凝集素存在于根毛尖端。1989年Diaz报道豌豆凝集素在根表面的位置存在于易受豌豆根瘤菌侵染的正在分化生成毛细管的根表皮细胞, 而豌豆根尖成熟的根毛区表面不含凝集素, 不受根瘤菌的侵染。转豌豆凝集素基因的三叶草, 在感染豌豆根瘤菌后结瘤, 且固氮作用还有所提高, 说明引入豌豆凝集素基因可去除豌豆根瘤菌对宿主专一性的屏障, 因凝集素基因的转化而扩大了豌豆根瘤菌的主

主范围。1991年Ekwards等分别将豌豆凝集素基因转入马铃薯、烟草中, 研究了凝集素在转基因植株中的细胞生物学定位及其表达<sup>[2]</sup>。

**1.1.2 类黄酮。**类黄酮属于植物次生物质, 不直接参与豆科植物—根瘤菌分子识别反应。Peters等(1986)首次证实了从苜蓿中得到的毛地黄酮能专一地诱导苜蓿根瘤菌nod基因的表达。Lerouge(1990)等在提纯NodRm因子时, 在根瘤菌培养基中加入适量的毛地黄酮, 诱导nod基因的表达, 从而刺激NodRm因子的产生。TonVan Brussel等认为nod基因的诱导物是nod基因本身, 并发现豌豆根瘤菌胞外多糖能诱导8种新的诱导nod基因表达的类黄酮产生, 这种受根瘤菌诱导而新合成的类黄酮又通过诱导nod基因的表达而控制根瘤菌表面多糖的产生, 这样识别信号不断放大。

**1.1.3 根瘤菌表面多糖。**根瘤菌表面具有与凝集素有特异结合能力的多糖, 包括胞外多糖、荚膜多糖和脂多糖: EPS是根瘤菌分泌到细胞之外的多糖, CPS存在于根瘤菌的荚膜中, LPS是细胞壁成分。根瘤菌的cognon依互作体系的不同而不同, 是3种多糖中的1、2或3种, 它们调节不同类型的吸附, 并非同时参与作用。EPS或CPS本身是一种可以与相应植物凝集素特异结合的半抗原, 而LPS作为cognon时必须是完全型的, 即含O-抗原; O-抗原中的糖组分有细菌种的特异性, 使LPS在作为cognon起作用时表现出专化性。Sander等(1978)从豌豆根瘤菌和寄主共生的相互作用中, 证实了豌豆根瘤菌荚膜多糖和胞外多糖的重要性, 他们指出豌豆根瘤菌的突变株由于不能合成正常量的胞外多糖, 以致不能使豌豆植物结瘤。

**1.2 豆科植物和根瘤菌的识别及结瘤过程** 豆科植物—根瘤菌相互识别属亲和性(阴性)识别系统<sup>[1]</sup>, 病菌需先吸附到寄主根毛上, 由侵染线侵入寄主后诱发根瘤。选择吸附学说认为, 根瘤菌对豆科寄主植物与非寄主植物根毛吸附的选择性, 是致瘤专化性的重要原因, 一种根瘤菌或其特定菌系(菌株)只能特异性地侵染其来源寄主和少数其他寄主并诱发根瘤。Kosuge T将豆科植物—根瘤菌互作分为9个发展阶段<sup>[3]</sup>: 根瘤菌在豆科植物根表增殖群集、根毛附着、根毛卷曲、侵染线形成、根瘤起始与发育、根瘤菌释放、根瘤菌(结构)分化、固氮、根瘤形成及功能稳定性。前面某个阶段的行为缺失突变可使后面的反应不能继续, 这9个阶段的发展包括植物和根瘤菌多种基因的作用。豆科植物根部的四羟基黄酮多环化合物和甲氧苯乙烯酮化合物是根瘤菌启动结瘤基因的信号, 它与根瘤菌组成型表达基因nodD的产物共同

**作者简介** 常慧萍(1971-), 女, 河南原阳人, 讲师, 从事微生物生态的教学和研究工作。

收稿日期 2007-01-24

(下转第4438页)

(上接第4412页)

作用,诱导其他基因的表达,产生信号分子 Nod 因子,然后激活植物共生基因的转录,开始形成根瘤,根瘤形成后分泌的根瘤素又促使根瘤发育。研究证明植物中的 RH42 和 RH44 蛋白可使根毛细胞得到增强,因此,推测这2种蛋白可能与根毛的变形与弯曲有关,但它们的基因需要 nod 基因产物的诱导才能表达。

## 2 豆科植物—根瘤菌共生多样性与生态环境的关系

根瘤菌研究初期,认为豆科植物与根瘤菌之间存在“宿主专一性”、“互接种族”关系。“宿主专一性”曾被作为分类的主要依据,但近20多年来的研究否定了这种观点,在实验室及自然界均发现大量根瘤菌越过“互接种族”界限结瘤的现象。而分子生物学研究也发现根瘤菌与豆科植物的共生关系是相当复杂的<sup>[4]</sup>。目前认为生态环境对豆科植物—根瘤菌共生体有重要的影响。作为宿主的豆科植物本身要适应环境压力,而与其结瘤的根瘤菌则面临共生宿主和环境的双重选择,结果只能是适应当地环境的菌株被保留下来,并造成可供豆科植物选择的共生伙伴的种类受局限。

同一种植物在不同生态条件下与不同种的根瘤菌结瘤固氮是一个较为普遍的现象,而且根瘤菌与豆科植物的共生关系因区域地理环境的差异而具多样性。同一种豆科植物在差异大的生态环境中其共生体为不同的根瘤菌属、种,国内外的研究表明,大豆可以与属于慢生根瘤菌属、中华根瘤菌属和中慢生根瘤菌属的7种细菌结瘤固氮。比较这些种的地理分布,可以发现,中国东北地区的大豆主要与 *Bradyrhizobium japonicum* 及 *B. liaoningense* 共生固氮;华北地区的大豆与 *Bradyrhizobium japonicum*、*B. elkanii* 或 *Sinorhizobium fredii* 形成共生体;新疆地区的大豆主要与 *S. xinjiangense* 和 *Mesorhizobium tianshanense* 结瘤。根瘤菌的共生专一性取

决于其共生基因。依据种、属的不同,共生基因或定位于质粒上,或在染色体上,且可以在菌株间或种间转移。由于共生基因的差异,有的根瘤菌具有非常广泛的宿主范围,如来自非洲几内亚的1个未作分类鉴定的菌株 NGR234,可与112个属的豆科植物及非豆科植物——榆科(*Ulmaceae*)中的 *Parasponia andersonii* 结瘤固氮。同样的情况也发现于弗雷德中华根瘤菌的一些菌株中<sup>[5]</sup>。

而在同一生态地区很多不同属种豆科植物的共生菌却属于同一种根瘤菌。在海南岛山蚂蝗(*Desmodium spp.*)、猪屎豆(*Gutalaria spp.*)等7属18种豆科植物共生的慢生根瘤菌均属于 *Bradyrhizobium japonicum* 一个种;而来自同一区域的蝴蝶豆(*Centrosema spp.*)、野百合(*Gutalaria jurcea*)等9属12种豆科植物上分离的快生根瘤菌均为 *Rhizobium hainanense*。

共生固氮的研究自1886年 H Hellriegel 和 H Wilfarth 开始,已从经典的生态学、生理学和遗传学研究进入了分子生物学领域,这些研究对提高豆科植物共生固氮作用和非豆科植物固氮奠定了科学基础。豆科植物根瘤的形成是植物宿主和根瘤菌对抗与协调的统一,此过程不但受到豆科宿主和根瘤菌双方基因的调节和控制,还与其生态环境的影响密不可分。

## 参考文献

- [1] 董汉松. 植物识别子与病原细菌识别子间的相互作用[J]. 植物生理学通讯,1991(27):391-396.
- [2] 王逸群,荆玉祥. 豆科植物凝集素及其对根瘤菌的识别作用[J]. 植物学通报,2000,17(2):127-132.
- [3] 熊维全,万群. 植物凝集素及其在生物固氮中的作用[J]. 热带农业科技,2005,28(2):25-30,33.
- [4] PERRET X, STEAHELIN C, BROUGHTON WJ. Molecular basis of syntrophic promiscuity[J]. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 2000, 64:180-201.
- [5] 陈文新,汪恩涛,陈文峰. 根瘤菌—豆科植物共生多样性与地理环境的关系[J]. 中国农业科学, 2004, 37(1):81-86.