

小麦白粉病抗性研究

毕建秀, 余冬冬 (1. 青岛出入境检验检疫局, 山东青岛 266071; 2. 黄岛出入境检验检疫局, 山东青岛 266555)

摘要 介绍了白粉菌侵染后小麦细胞结构的变化, 包括细胞质聚集、形成乳突、出现晕圈等, 并论述了小麦生化成分与白粉病抗性的关系。

关键词 小麦; 白粉菌; 侵染

中图分类号 S435.121.4+6 文献标识码 A 文章编号 0517-6611(2008)28-12320-02

小麦白粉病是由禾布氏白粉菌(*Blumeria graminis* f. *sp. tritici*)引起的真菌性病害^[1]。小麦受害后, 可导致叶片早枯, 光合作用降低, 呼吸作用加强, 分蘖数减少, 成穗率降低, 千粒重下降, 一般可减产5%~10%, 重病田减产达20%以上^[2], 对生产带来很大的影响。因此, 笔者研究了白粉病侵染后小麦细胞结构的变化及其生化成分与白粉病抗性的关系, 旨在为相关研究提供参考。

1 白粉菌侵染后小麦细胞结构的变化

白粉菌是一种活性寄生菌, 它的侵染过程可分为3个阶段: 第1阶段为侵染前接触阶段, 分生孢子的一端形成附着胞芽管; 第2阶段是侵染寄主叶片细胞和扩展阶段, 在附着胞下面形成入侵栓并逐渐发展成为指状吸器; 第3阶段为叶表的扩展阶段, 在寄主表面形成的初生菌丝逐步扩展成为次生菌丝, 并形成具有次生吸器的菌落, 菌落产生孢子梗和串生分生孢子^[3]。

小麦感染白粉菌后, 通过植株形态、器官形态、植物表面角质层和细胞壁的厚度及组成的变化来限制和阻碍病菌侵入、扩展和再次侵染。该类不利于病菌孢子降落和水滴滞留等的植株形态, 在一定程度上可起到保护植物免受病害侵染的作用。其中, 细胞壁强化是寄主诱导抗性的第一个环节, 包括木质素沉积、乳突形成及胼胝质侵填体的产生等, 都可阻止病原物的侵入和扩展。小麦被白粉菌侵入后, 其细胞结构会发生一系列的变化:

1.1 细胞质聚集(Cytoplasmic aggregate, CA) 白粉菌侵入寄主细胞后, 初生芽管和附着胞顶端下方寄主叶片表皮细胞上形成具有荧光的环状区域, 这是因为寄主细胞质聚集, 可能进一步发展成为晕圈或乳突^[4-5]。白粉菌的附着胞及入侵栓作为选择压力可诱导被侵染细胞及其邻近细胞产生CA^[6]。

1.2 形成乳突(Papillae) 乳突是小麦被白粉菌侵染后, 诱导被侵染的寄主细胞在细胞质膜和细胞壁之间分泌形成类似于乳突状的细胞壁沉积物, 是小麦受白粉菌侵染时诱发的重要细胞水平抗病机制。乳突中含有胼胝质、木质素、胍类、蛋白质、可溶性硅、水解酶和多酚物等, 这些细胞壁多聚体相互交联使乳突具有抗碱性水解的作用。抗、感白粉菌的小麦受白粉菌侵染后都形成乳突, 但形成时间、速率、大小、形状及致密度等方面有差异^[7]。对白粉病菌具有不同抗感性状的小麦品种叶表细胞形成乳突百分率相近, 但抗病品种比感病品种乳突出现时间早。且抗病品种中, 80%诱发产生乳突

的分生孢子大多停留在附着胞阶段并不形成吸器, 而在感病品种中, 68%诱导产生乳突的分生孢子则能突破乳突形成吸器, 成功地与寄主建立寄生关系^[8]。

1.3 出现晕圈(Halo) 白粉菌入侵时, 附着胞下面形成入侵栓, 在白粉菌入侵栓形成前, 侵入点处寄主细胞上形成明显的环状晕圈, 它具有阻止入侵栓穿透寄主细胞壁的能力, 并减少侵染点寄主细胞的水分流失。晕圈中常含有纤维素、胼胝质、木质素等。有关研究证实了晕圈是寄主对化学伤口的反应, 寄主在形成伤口前, 通过增大由CA所形成的晕圈, 作为对白粉菌侵染的反应^[9]。

1.4 过敏性反应(Hypersensitive reaction) 过敏性反应是植物对病菌的一种主要的抗性机制。过敏性坏死反应是由于病菌侵染导致寄主细胞内膜系统破坏, 使酶释放出来而造成细胞的死亡。过敏性坏死反应是寄主抗病性的表现, 其作用为: 直接阻止病菌吸器的发育, 限制菌落的发展; 控制寄主营养被病菌吸收; 寄主细胞可产生对病菌有毒的化学物质, 进一步阻止病菌的扩展^[10]。

2 小麦生化成分与白粉病抗性的关系

2.1 H₂O₂与抗感病性的关系 许多研究表明, 在植物与病原菌不亲和反应中有活性氧类物质的积累, 活性氧激发植物的过敏性反应, 引起侵入点处局部细胞的坏死, 而H₂O₂在体内稳定, 并能在细胞间传递, 因此被认为是防卫反应过程中的重要信号因子。近年来H₂O₂作为植物中新的第2信号因子的发现, 使其与植物抗病性的研究成为新的热点^[11-13]。H₂O₂在激活抗病反应中可能起到一个二级信使的作用, 在转录水平上激活和调控植物体内各种防御相关基因的表达。在植物与病原菌互作过程中H₂O₂积累的机制并不清楚, 但H₂O₂在植物抗病反应中的作用得到了愈来愈多研究结果的支持, 综合前人所做的工作, 可以发现H₂O₂在植物抗病反应中所起的作用是多方面的: 直接抑制和毒害病原菌^[14]。

引发寄主膜脂过氧化, 导致过敏性反应。当加入外源的过氧化氢或加入产生活性氧的过氧化物酶及其底物后, 过氧化氢会破坏植物组织, 外源酶的加入会引起细胞的死亡^[15]。

促进寄主细胞壁的木质化和细胞壁结构蛋白的交联, 使得细胞壁的结构得以增强, 是病原菌侵染后植物产生的主要防御反应之一。在植物组织木质素积累的位点可检测到H₂O₂^[16]。诱导植保素的合成, 植保素是植物受到生物或非生物因子侵袭时在体内合成并积累的一类低分子量抗菌性物质。外源H₂O₂的加入可诱导植保素的合成^[17]。对基因表达的调控作用^[18]。

对于H₂O₂与寄主对白粉菌的抗性的研究, 国内外有许

多报道。Thordal-Christen 等用 DAB 方法首次在亚细胞水平原位观察到白粉菌侵入大麦后,所形成的乳突和过敏性反应细胞中 H_2O_2 的积累。接种白粉菌 15 h 的大麦叶肉的过敏性细胞中观察到 H_2O_2 的积累,而接种后 21 ~ 24 h 不仅叶肉细胞中,而且叶片表皮过敏性反应细胞中也可观察到 H_2O_2 的积累^[19]。黄俊斌等研究发现, H_2O_2 可以直接诱导大麦叶产生过敏性反应^[20]。芦光新等采用 DAB 染色法对小麦与不同白粉病菌的互作中活性氧的积累进行了研究,结果表明,小麦对来自白粉病菌附着胞、初生芽管以及次生菌丝的侵染均能够产生活性氧的积累。在感病的小麦品种与白粉病菌的亲亲和性组合中,活性氧的积累相对较少^[21]。

2.2 4 种防御性酶在小麦对白粉菌抗性中的作用

2.2.1 过氧化物酶与抗感病的关系。过氧化物酶诱导病原物在侵染点处木质素类物质的合成和其在细胞壁中的积累^[22],并催化杀菌物质的合成,也参与酚类物质在细胞壁及乳突中的沉积,从而形成物理屏障,构成了植物的一般抗病性和非专化抗病性^[23]。并且它还是植物在逆境条件下防御系统的关键酶之一,它与超氧化物歧化酶、过氧化氢酶相互协调配合,清除过剩的自由基,使体内的自由基维持在一个正常的动态水平,以提高植物的抗逆性。由于过氧化物酶活性受多种因素,如光、温、机械伤害的影响,且植物的不同生育期及不同器官也不相同,关于过氧化物酶与植物抗感病性的关系,在不同的植物与病原菌组合中有不同的结论,但在小麦与小麦白粉菌互作过程中有 3 种不同的观点: 过氧化物酶的活性与抗病性相关。张薇等测定了 7 个对白粉菌抗性不同的小麦品种抽穗叶片过氧化物酶的活性,结果表明,抗病品种的这 3 种酶活性均高于感病品种^[24]。过氧化物酶的活性与感病性相关。李华琴的研究证明,小麦的不同抗、感品种接种白粉菌后,叶片的过氧化物酶活性都比对照增加,但感病品种或品系的过氧化物酶活性比抗病品种或品系增强的幅度大^[25]。胡广途等对小麦抗感白粉病品种苗期、成株期叶片过氧化物酶同工酶谱进行比较后认为,感病品种苗期过氧化物酶同工酶谱带数多于抗病品种^[26]。过氧化物酶的活性与小麦对白粉菌的抗性、感性及病菌的发育时期有关。杨家书等研究表明,小麦植株被白粉菌侵染后过氧化物酶呈现 2 个活性峰,它们分别出现在病原菌吸器形成高峰的孢子梗期或病原菌吸器大量消衰期及产生无性繁殖体的分生孢子期,峰 的相对酶活性与小麦品种抗病性呈正相关,即抗病品种峰酶活性大于感病品种;而峰 的相对酶活性则与小麦品种感病性呈正相关,即感病品种峰酶活性显著大于抗病品种^[27]。

2.2.2 多酚氧化酶与植物抗感病的关系。多酚氧化酶可催化邻苯二酚、一元酚和多元酚及单宁物质氧化还原,同时促进植物木质素类物质的生物合成。多酚氧化酶还能将酚类化合物氧化为醌类物质,而该醌类化合物可破坏氧化还原电位,钝化病原菌产生胞外毒素及相关酶类,阻止病原菌进一步侵入。聚碳酸丙烯酯 PPO 催化酚类物质氧化形成的咖啡酸、绿原酸等具有抗病作用,形成的预苯酸又是合成木质素的前提,可以修复伤口^[28]。张微等测定了 7 个对白粉菌抗性不同的小麦品种抽穗叶片多酚氧化酶的活性,发现抗病品

种的多酚氧化酶活性均高于感病品种,因此认为多酚氧化酶的活性与抗病性相关^[24]。

2.2.3 超氧化物歧化酶与植物抗感病的关系。超氧化物歧化酶是细胞抵御活性氧伤害的保护酶系统的主要组成部分,在清除自由基、阻止自由基的形成和延缓植物衰老等方面起着重要作用。Doke 等研究认为,在诱导抗性系统中,最早出现的与抗病性相关的酶是超氧化物歧化酶,它可以催化超氧化物变成过氧化物,从而阻止超氧阴离子在体内的形成^[31]。牛立元等研究了 18 种小麦材料接种白粉菌前后叶片超氧化物歧化酶活性变化及其与白粉病抗性的关系,结果表明,接种白粉菌后抗性不同的小麦叶片超氧化物歧化酶活性具有相似的变化趋势,叶片超氧化物歧化酶活性与小麦白粉病抗性呈显著正相关^[29]。

2.2.4 植物苯丙氨酸解氨酶与植物抗感病的关系。植物苯丙氨酸解氨酶是植物次生代谢的关键酶之一。它催化 L-苯丙氨酸形成反式肉桂酸这一不可逆过程,是植物次生代谢产物特别是植保素和木质素合成途径中的定速酶,它参与了植物次生抗病物质(植保素、木质素和酚类物质)的合成和积累。杨家书等研究苯丙氨酸类代谢与小麦抗白粉病性状的关系,认为小麦对白粉菌的抗性与苯丙氨酸解氨酶活性密切相关,并通过代谢产物绿原酸和木质素的增加得到表达^[30]。Shirashi 等研究了苯丙氨酸解氨酶活性在白粉菌初生芽管侵入期的动态变化,结果表明,接种白粉菌 3 ~ 4 h 后,苯丙氨酸解氨酶活性开始上升,4 ~ 5 h 达到最高峰,然后开始下降^[31]。

3 结语

植物在长期进化过程中,在面临多样性病原菌挑战的同时,也逐渐形成一系列复杂的抗病机制来抵抗病原菌的侵害。白粉菌侵染小麦后会诱导小麦产生一系列的细胞结构和生化含量的变化,这些变化与小麦对白粉菌的抗性直接相关,弄清楚这些变化将有助于进行抗病育种的研究。

参考文献

- [1] YANG D W. The biochemical and molecular basis of interaction between barley and the powdery mildew fungus [M]. Vejlede: Vggo Smedegaard D, 1997.
- [2] 吴耀荣, 赵双宜, 夏光敏. 植物抗白粉病的分子机理 [J]. 中国生物工程杂志, 2002, 22(3): 54 - 57.
- [3] 徐雍皋, 徐敬友. 农业植物病理学 [M]. 南京: 江苏科学技术出版社, 1996: 135 - 137.
- [4] 文成敬, 陶家凤. 细胞乳突的形成和小麦白粉菌成功侵染的关系 [J]. 植物病理学报, 1989, 19(1): 17 - 20.
- [5] VANACKER H, TIML W, CHRISTINE HF. Early accumulation in mesophyll cells leads to induction of Glutathione during the hyper-sensitive response in the barley Powdery mildew interaction [J]. Phytopathology, 2000, 123: 1289 - 1300.
- [6] BUSHNELL WR, BERGQUIST S. Aggregation of host cytoplasm and the formation papilla and haustoria in Powdery mildew of barley [J]. Phytopathology, 1974, 64: 310 - 318.
- [7] AST J R, ISRAEL H W. Autofluorescent and ultraviolet-absorbing components in cell walls and papillae of barley coleoptiles and their relationship to disease resistance [J]. Can J Bot, 1986, 64: 266 - 272.
- [8] BUSHNELL WR, DUECK J, BERGQUIST S E. Aggregation of host cytoplasm and the formation of papillae and haustoria in Powdery mildew of barley [J]. Phytopathology, 1975, 65: 310 - 318.
- [9] CARRY T. The fungal spore and disease initiation in plants and animal [M]. New York: Plenum Press, 1991: 321 - 345.
- [10] 李健强. 小麦被白粉菌侵染所致结构、化学变化及其与抗病性的关系 [J]. 植物病理学报, 1997, 27(4): 289 - 292.
- [11] CHEN Z, SILVA H, KLESSIG DF. Active oxygen species in the induction of plant acquired resistance by salicylic acid [J]. Science, 1993, 262: 1883 - 1885.

就整个城市大的景观格局而言,凤凰山有较强的景观异质性,因而其是秀山县城一个较好的自然地标。城市的两条景观大道花灯大道和黄杨大道形成整个格局的景观轴,两轴的轴心是各方向经常视线的焦点,即是景观敏感性很高的视觉环境,因而建议在该位置形成整个城市的地标——人工地标,使其成为城市是重要对景点和城市制高点、俯瞰点,提供了良好的视觉导向。在城市的4个主要入口,是为城市传辞达意,显城市特色的重要门户,因此这里应该形成地标景观,最好是文化性质的地标。

在凤凰山顶的观赏性尤为重要,该视点标高约280 m,紧邻城市,现状可以通览全城,但现状的视景较零乱,且无主题。因此需要在该视域范围内进行相关控制,明确建筑物的高度分区,以及标志性建筑的位置和相关指标,同时加强河道及边界的建设。在城区内适当位置选取若干个视点空间,利用GIS技术,对其进行视线的可视性进行分析,从而推导出在凤凰山标志性景观区内制高点的可视范围,视线的控制范围,建筑的高度控制和不同的保护范围等,从这几个视点均可获得层次较丰富的山景。在保护的视域内开辟城市公共绿地,创造较佳的观景视点。同时还要考虑动态的人在行进过程中的视觉要求,为他们提供丰富变化的景观序列。

有关研究得出,当垂直视角 $26 \sim 30^\circ$,水平视角 45° 时能获得较佳的景观效果,维持该视角的视距为最佳观赏视距。因此,可推导出凤凰山的最佳观赏视距为800~900 m。因此在以凤凰山为圆心,800~900 m为半径的环上的视点是观赏凤凰山的一级观赏视点,该范围是最佳视域范围,要严格控制和保护。

2.5 利用GIS技术的绿地布局形式 根据秀山县城的实际情况,结合GIS技术,通过对影响城市绿地建设的多种因子进行科学分析,得出城市规划区内适宜建设绿地的范围和适

宜程度。从地形地貌、景观生态、游憩系统和视觉景观4个角度来进行绿地布局,以该4个要素作为分析因子,结合专家建议给出相应权重进行叠加(游憩0.4、生态景观0.2、地形地貌0.2、视觉景观0.2),最后得出城市绿地布局的大致结构,构筑“一核主导、二环环绕、三带深入、四区贯穿、绿网密织、星罗棋布”的混合式绿地布局结构模式,形成“山水园林旅游城市”——“国家山水园林城市”——“生态城市大生态圈”的发展模式。打造一个真正具有秀山县特色的“花、边、古、少”的“武陵之星”城市。

一核——以秀山县城绿化为核心,城市绿化围绕县城内部绿化展开。二环——指沿县城 20 km^2 ,控制50~100 m的环状林带,和城市 50 km^2 由农、田、林网组成的外围环状绿带。三带——指梅江河和梅江河的两条支流,两旁控制不少于50 m的绿带,形成城市的绿廊。四轴——指联系秀山县城和其他城市的干道,主要有至云南、重庆、湖南的高速公路和铁路,高速公路两旁控制不少于50 m的绿带,铁路两旁控制100~200 m的绿带,共同构成城市的绿轴,同时作为城市的生态廊道,将城市外围的空气引入城市内部。四区——即东部自然风光区,西部山体保护区,南部生态保护区,北部、西南部农业保护区。

3 结语

以GIS技术为平台来对秀山县城城市绿地系统进行量化规划,为绿地系统的规划人员提供了理性的决策支持,对于优化城市绿地系统的空间分布,实现绿地规划的科学化、数字化均具有重要的现实意义。

参考文献

- [1] 吴必虎,董莉娜,唐子颖.公共游憩空间分类与属性研究[J].中国园林,2003(5):48-50.
- [2] 谷康,江婷,苏同向.城市绿地学位的地方特色初探——以扬州市为例[J].中国园林,2005(12):36-40.
- [3] 芦光新,胡东维,徐颖.活性氧积累与小麦抗白粉病关系的研究[J].麦类作物学报,2006,26(4):149-153.
- [4] 贾显禄,王震中,王平.水稻与稻瘟病菌非亲和性互作中重要防御酶活性变化规律研究[J].植物病理学报,2002,32(3):206-213.
- [5] KERBY K,SOMERMILLE S.Enhancement of specific intercellular peroxidases following inoculation of barley with *Erysiphe graminis* f.sp. hordei [J]. Physiological and Molecular Plant Pathology, 1989,35:323-337.
- [6] 张薇,李天林,曹连莆.小麦抗白粉病性与酶活性的关系[J].石河子大学学报,1997,1(1):43-46.
- [7] 李华琴.小麦抗感白粉病生理生化特性的研究 小麦感白粉病后过氧化物酶及多酚氧化酶的变化[J].贵州农业科学,1982(2):40-45.
- [8] 胡广途,李清钊.小麦抗感白粉菌品种过氧化物酶同工酶和酯酶同工酶的比较测定[J].江苏农学院学报,1989,10(3):27-32.
- [9] 杨家书,李舜芳,吴畏,等.小麦品种对白粉病抗病性与过氧化物酶的关系[J].植物病理学报,1984,14(4):235-240.
- [10] FRIEND J,THREFFALL D R.Biochemical aspects of plant parasite relationships[M].New York:Academic Press,1976:133-135.
- [11] 牛立元,王鸿升,石明旺.小麦叶片SOD,POD活性与白粉病抗性关系[J].河南职业技术学院学报,2004,32(4):5-8.
- [12] 杨家书,吴畏,吴友三,等.植物苯丙酸类代谢与小麦对白粉病抗性的关系[J].植物病理学报,1984,16(3):169-173.
- [13] SHRAISH T, YAMAMOTO N, KUNOH H. Association between increased phenylalanine ammonia-lyase activity and cinnamic acid synthesis and the induction of temporary inaccessibility caused by *Erysiphe graminis* primary germ tube penetration of the barley leaf [J]. Physiological and Molecular Plant Pathology, 1989,34:75-83.
- [14] HUCKELHOVEN R, TRAJILLOMFJ. Barley Mla and Rar mutants comprise in the hypersensitive cell death response against *Blumeria graminis* f.sp. hordei are modified in their ability to accumulate reactive oxygen intermediates at sites of fungal invasion [J]. Planta, 2000,212:16-24.
- [15] DOKE N. NADPH dependent generation in membrane fraction isolated from wounded potato tubers inoculated with *Phytophthora infestans* [J]. Physiol Plant Pathol, 1985,27:311-322.
- [16] WU G, SHORIT BJ, LAWRENCE E B, et al. Disease resistance conferred by expression of a gene encoding H_2O_2 -generating glucose oxidase in transgenic potato plants [J]. Plant Cell, 1995,7:1357-1368.
- [17] MUSSEL H W. Endopolygalacturonase: Evidence for involvement in verticillium wilt of cotton [J]. Phytopathology, 1973,61:62-70.
- [18] OLSON P D, VARNER J E. Hydrogen peroxide and lignification [J]. Plant J, 1993,4:887-892.
- [19] APOSTOL J, HENSTENP F, LOWP S. Rapid stimulation of oxidative burst during elicitation of cultured plant cells [J]. Plant Physiol, 1989,90:109-116.
- [20] ULMASOV T, UHMIYA A, HAGEN G, et al. The soybean GH2/4 gene that encode a glutathione transferase has a promoter that is activated by a wide range of chemical agents [J]. Plant Physiol, 1995,108:910-924.
- [21] THORDAL CHRISTENSEN H, ZHANG Z, WEI Y. Subcellular location of H_2O_2 in plant, H_2O_2 accumulation papillae and hypersensitive response during the barley-Powdery mildew interaction [J]. The Plant Journal, 1997,11(6):1187-1194.
- [22] 黄俊斌,周发松,THORDAL CHRISTENSEN H,等. H_2O_2 参与大麦对白粉菌的防卫反应 [J]. 华中农业大学学报,1998,17(5):435-441.

(上接第12321页)