

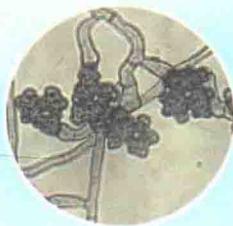
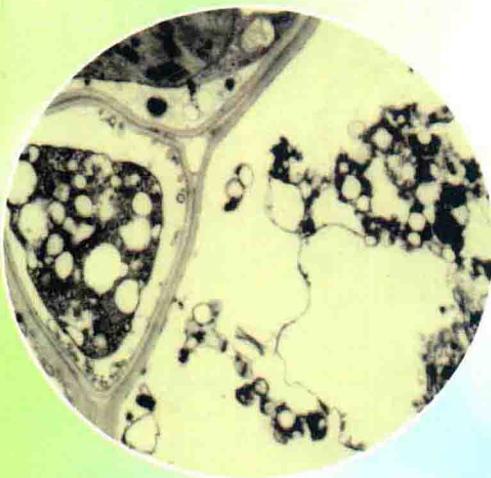


全国高等农林院校“十一五”规划教材

植物免疫学

第二版

商鸿生 主编



中国农业出版社

全国高等农林院校“十一五”规划教材

植物免疫学

第二版

商鸿生 主编

中国农业出版社

图书在版编目(CIP)数据

植物免疫学/商鸿生主编. —2 版. —北京: 中国农业出版社, 2010. 2

全国高等农林院校“十一五”规划教材

ISBN 978 - 7 - 109 - 14339 - 5

I. 植… II. 商… III. 植物学: 免疫学—高等学校—教材 IV. S432.2

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2010) 第 008989 号

中国农业出版社出版

(北京市朝阳区农展馆北路 2 号)

(邮政编码 100125)

策划编辑 李国忠

文字编辑 田彬彬

中国农业出版社印刷厂印刷 新华书店北京发行所发行

1995 年 5 月第 1 版 2010 年 4 月第 2 版

2010 年 4 月第 2 版北京第 1 次印刷

开本: 787mm×1092mm 1/16 印张: 16.25

字数: 383 千字

定价: 26.50 元

(凡本版图书出现印刷、装订错误, 请向出版社发行部调换)

林学教材“十一五”国家重点图书规划

内 容 简 介

本教材共 14 章，全面系统地介绍了植物免疫学的基础知识、基本理论和实际应用。在基础知识和基本理论方面，侧重阐述了植物抗病性与病原物致病性的概念、类别、机制和遗传，植物与病原物的识别以及两者互作的相关基因和信号传递。在实际应用方面，全面讲述了植物抗病性鉴定、抗病种质资源、抗病育种、抗病基因工程、病原物毒性监测以及持久抗病性。书末附有专业术语英汉对照。本书内容丰富，行文简练，兼顾基本知识的讲解和学科进展的评介。

本教材可用作高等农林院校植物保护专业、植物病理专业本科或研究生的基本教科书，用作高等院校农学、园艺、林学、植物学、植物育种学、生物技术诸专业的教学参考书，也可供有关学科的科研人员、教学人员和技术工作者阅读参考。

第二版编写人员

主编 商鸿生（西北农林科技大学）

参编（按姓氏笔画排序）

井金学（西北农林科技大学）

宋凤鸣（浙江大学）

张忠军（中国农业大学）

陈捷（上海交通大学）

陈功有（南京农业大学）

曹远银（沈阳农业大学）

康振生（西北农林科技大学）

景岚（内蒙古农业大学）

第一版编写人员

主编 李振岐（西北农业大学）

参编 曾士迈（北京农业大学）

商鸿生（西北农业大学）

（华中农业大学） 钟长耀

（华中农业大学） 廖玉曹

（华中科技大学） 刘殿军

（华中科技大学） 周 峰

第二版前言

根据全国高等农业院校教材指导委员会的安排，李振岐教授主编了《植物免疫学》一书，并于1995年由中国农业出版社出版。该书付梓改变了国内长期缺乏植物免疫学教材的局面，有利于学科发展和知识普及。十余年来，该书用作植物保护学专业和植物病理学专业本科的基本教科书，也用作相关学科本科或硕士研究生的教学参考书，发挥了应有的作用，受到了广泛的好评。在这期间，植物免疫学研究有了迅速发展，许多命题已经突破了植物病理学和农业科学的范畴，成为生命科学的研究热点，出现了许多新概念、新理论、新技术，植物免疫学的面貌为之一新。为了适应学科发展，提高教学水平，扩大读者范围，我们决定对《植物免疫学》作较大的修订和增补。除了各章内容更新以外，章节设置也有较大变动。第二版增补了病原物的致病因素（第一章）和罹病植物的生理病变（第二章），使植物免疫学的架构趋于完善。因应分子植物病理学和抗病基因工程的发展，第二版增设了植物与病原物互作的相关基因（第七章）、寄主植物与病原物的识别和信号传递（第八章）、植物抗病基因工程（第十四章）等新内容。第二版删除了各论诸章，将其主要内容集中安排在第九章和第十二章。植物免疫学包容繁复，文献浩如烟海，编写一本完备而简明的教科书诚非易事。承蒙同仁通力协作，实现了李振岐院士的遗愿，在此谨表谢忱。

商鸿生

2009年6月1日

第一版前言

植物免疫学是植物病理学的一个分支学科，是研究植物抗病性及其应用的理论和方法的科学。70年代以来，由于吸收了生态学、遗传学、分子生物学以及其他有关新兴学科的营养，植物抗病性的研究和利用在国内和国外均有了很大发展，植物抗病性的利用在生产上的作用也越来越受到重视；作为一门课程，植物免疫学的内容和体系也日益成熟，并一直被列为植保专业和植病专业大学生的选读课程。但是国内近20多年来本门课程一直没有正式出版的全国统编教材，这对本门课程的教学是十分不利的。为此，根据全国高等农业教材指导委员会的安排，特组织编写了本门教材。

本门教材是植物免疫学的基本教材，而商鸿生主编的《植物免疫学实验》与本门教材配套，构成完整的一套教材。

本教材以辩证唯物主义为指导，坚持理论结合实际和循序渐进的原则。在内容上既重点保证基本理论和基本知识，又适当注意学科的新发展。在写法上既坚持科学地、客观地阐述本门课程各个方面 的基本内容、新发展和存在问题，又注意给予辩证的实事求是的评价，以便对学生有所启发和鼓舞并有利于本学科的发展。此外，还注意了与有关学科的衔接，避免不必要的重复，而要互相呼应。

本教材分总论和各论两部分，以总论为主，共13章，第1章为绪论，第2至第8章为总论，第9至第13章为各论。为便利学者学习，每章之后附有思考题和主要学习参考文献代号（名称见参考文献索引），书后附有参考文献索引和专业术语英汉名称

对照表。

本教材可作为植保专业、植病专业及其他有关专业大学生和未修读过植物免疫学的植病专业研究生的选读教材，也可供有关专业教师和科技工作者参考。

本教材的总论部分是由李振岐（第1、3、8章）、曾士迈（第2、5、6章）、商鸿生（第4、7章）编写的；各论部分除李振岐、商鸿生编写了部分章节（第9章1、5节）外，主要是由以下特邀编写人编写，即朱之育（第9章第2、3节）、吴畏（第9章第3节）、张志德（第9章第4节）、许志刚（第10章）、黄悟芳（第11章）、李君彦（第12章）、吕文清（第13章）。

本教材承以王焕如教授为主审的5位审稿人即杨作民、黄悟芳、王树权、朱之育对初稿进行了详细审阅和修改。

在本教材的编写过程中还得到许多同志的帮助，如王素梅、徐芳玲同志为本教材绘制了插图；赤国彤同志为本教材打印专业术语中英文对照表初稿，贾明贵为本教材打印专业术语对照表、文献索引、序言、目录等；郭爱国同志为本教材编写提供了部分资料；王凤葵、冉瑞碧、兰洁轩、兰际春、金光亚、陆和平、魏国荣，马青、张慧、姚枝强为本教材抄写稿件。

由于以上专家和同志们的热心帮助才使我们的编写计划得以顺利完成。在此，谨向他（她）们表示最诚挚的谢意。

在本教材编写中，我们编写组的同志虽然尽了最大努力，设法提高编写质量，但因限于水平和时间，难免还有错漏之处，尚望读者不吝批评指正，俾便再版时修订改正。

李振岐

1991年6月15日

目 录

第二版前言	
第一版前言	
绪论	1
第一章 病原物的致病因素和侵染过程	4
第一节 病原物的寄生和致病特性	4
一、寄生性、致病性和毒性	4
二、寄生专化性	5
第二节 病原物的致病因素	7
一、植物成分降解酶	8
二、毒素	10
三、激素	13
四、其他致病因素	14
第三节 病原物的侵染过程和重要事件	16
一、侵染过程分期	16
二、代表性病原物的侵染过程	19
思考题	21
第二章 罹病植物的症状和生理病变	22
第一节 罹病植物的症状	22
一、病状的主要类型	22
二、病征的主要类型	23
第二节 罹病植物的生理病变	24
一、呼吸作用的变化	24
二、光合作用的变化	25
三、核酸和蛋白质代谢的变化	27
四、酚类物质代谢的变化	28
五、水分关系的变化	30
思考题	31
第三章 植物抗病性的概念和类别	32
第一节 植物抗病性的概念	32

第二节 植物抗病性的类别	33
一、非寄主抗病性与品种抗病性	33
二、定性抗病性与定量抗病性	34
三、被动抗病性与主动抗病性	35
四、主效基因抗病性与微效基因抗病性	36
五、小种专化抗病性与小种非专化抗病性	37
六、垂直抗病性与水平抗病性	38
七、持久抗病性	39
八、诱导抗病性	40
九、转基因抗病性	40
十、植物对病毒的抗病性	41
思考题	42
第四章 植物的抗病性因素	43
第一节 植物的被动抗病性因素	43
一、物理的被动抗病性因素	43
二、化学的被动抗病性因素	46
第二节 植物的主动抗病性因素	51
一、物理的主动抗病性因素	51
二、化学的主动抗病性因素	55
第三节 植物的避病和耐病因素	63
一、植物的避病因素	63
二、植物的耐病因素	64
思考题	65
第五章 植物的诱导抗病性	66
第一节 诱导抗病性的概念和类型	66
一、诱导抗病性的概念	66
二、诱导抗病性的类型	67
第二节 系统诱导抗病性的诱导因素	68
一、生物诱导因素	68
二、非生物诱导因素	69
第三节 系统诱导抗病性的表达特点和抗病机制	69
一、系统诱导抗病性的表达特点	69
二、系统诱导抗病性的抗病机制	71
第四节 商品化学诱抗剂及其应用	74
思考题	76
第六章 植物抗病性与病原菌致病性的遗传	77
第一节 植物抗病性的遗传	77

一、植物定性抗病性的遗传	77
二、植物定量抗病性的遗传	81
三、细胞质对抗病性的影响	85
第二节 病原菌致病性的遗传	86
一、病原真菌的有性重组试验	86
二、病原菌致病性的遗传特点	87
第三节 基因对基因概念	88
思考题	91
第七章 植物与病原物互作的相关基因	92
第一节 植物抗病基因和防卫反应基因	92
一、植物已知抗病基因	92
二、抗病基因产物的结构特点	95
三、抗病基因的功能	98
四、防卫反应基因	99
第二节 病原物致病性相关基因	100
一、各类病原物的无毒基因	100
二、病原细菌的 <i>hrp</i> 基因和 <i>dsp</i> 基因	103
三、病原细菌的Ⅲ型蛋白质泌出系统及其效应蛋白	104
四、病原真菌的致病基因	105
思考题	106
第八章 寄主植物与病原物的识别和信号传递	107
第一节 寄主植物与病原物的识别	107
一、激发子与受体	107
二、识别模型	108
第二节 植物抗病信号传递途径	111
一、植物防卫反应的早期信号事件	111
二、依赖内源信号分子的传递途径	115
三、不同类型抗病基因启动的信号传递途径	118
思考题	121
第九章 病原菌群体毒性变化与毒性监测	122
第一节 病原菌群体毒性变化	122
一、病原菌毒性变异体的来源	122
二、病原菌的寄生适合度	128
三、品种的选择作用	130
第二节 病原菌群体毒性监测	132
一、病原菌生理小种鉴定	133

二、病原菌群体毒性分析	134
第三节 我国主要农作物病害的病原菌毒性监测	136
一、小麦锈病	136
二、水稻白叶枯病和稻瘟病	138
三、玉米大斑病和小斑病	140
四、棉花枯萎病和黄萎病	142
思考题	143
第十章 农作物品种抗病性失效与抗病性保持	144
第一节 品种抗病性变化的原因	144
一、品种抗病性变异	144
二、环境条件的变化	145
三、病原菌小种变动	145
第二节 持久抗病性与品种抗病性的持久度	148
一、持久抗病性	148
二、品种抗病性的持久度	151
第三节 保持品种抗病性的途径	153
一、改进育种策略	153
二、合理使用抗病品种	154
三、栽培管理措施	156
思考题	156
第十一章 植物抗病性的鉴定	157
第一节 抗病性鉴定的基本要求、类型和一般方法	157
一、抗病性鉴定的基本要求	157
二、抗病性鉴定的主要类型	158
三、抗病性鉴定的接种技术	161
四、田间试验设计	162
第二节 病情调查和抗病性分级评定	163
一、病情定性分级	163
二、病情定量分级	164
三、抗病性级别划分	167
第三节 慢病性和耐病性鉴定	168
一、慢病性鉴定	168
二、耐病性鉴定	169
思考题	170
第十二章 植物抗病种质资源	171
第一节 抗病种质资源的类型	171

一、地方品种资源	171
二、外引品种资源	172
三、亲缘植物	173
四、抗病育种中间材料	174
第二节 抗病种质资源的收集、鉴定、研究和创新	174
一、抗病种质资源的收集和保存	174
二、抗病种质资源的鉴定和评价	175
三、抗病种质资源的遗传学研究	175
四、抗病种质资源的改造和创新	177
第三节 小麦、水稻主要病害的抗病基因资源	179
一、小麦条锈病、秆锈病、叶锈病和白粉病	179
二、稻瘟病与稻白叶枯病	185
思考题	188
第十三章 植物抗病育种	189
第一节 抗病育种的目标	189
第二节 抗病育种的基本途径	190
一、引种	190
二、系统选种	191
三、常规杂交育种	192
四、杂种优势利用	198
五、诱变育种	199
六、远缘杂交和染色体工程育种	200
七、细胞工程抗病育种	202
思考题	206
第十四章 植物抗病基因工程	207
第一节 植物转基因技术	207
一、植物转基因技术的主要环节	207
二、外源基因在植物中的有效表达	211
第二节 植物抗病毒基因工程策略	213
一、利用来源于病毒的基因	214
二、利用非病毒来源的基因	217
第三节 抗真菌和细菌病害的基因工程策略	219
一、利用植物抗病基因和病原菌的无毒基因	219
二、利用抗病性表达相关基因	221
三、利用抗菌蛋白基因和其他类型基因	224
第四节 CP 基因介导抗病性的特点和机制	226
一、CP 基因介导抗病性的特点	226

二、CP 基因介导抗病性的机制	229
第五节 抗病转基因植物的安全性	230
一、农业生产安全性	230
二、环境安全性	232
三、食品和健康安全性	233
四、转基因植物的安全性评价	233
思考题	234
附录 植物免疫学专业术语英汉对照	235

附录 植物免疫学专业术语英汉对照

主要参考文献

绪论

免疫性 (immunity) 特指生物对病原微生物及其有毒产物的不感受性或抵抗性。免疫性是生物机体识别和排除异己，维持自身生理功能的基本生物学特性。自 19 世纪开始，这一概念先后被医学、兽医学和植物病理学所采用，并发展成为免疫学 (immunology)。但是，基于动物与植物结构和行为的差异，动物免疫侧重系统的抗原—抗体反应机制和个体免疫技术，而植物免疫则侧重局部抗病现象（过敏性坏死反应）和群体抗病性（抗病品种）利用。因此，长期以来植物病理学和植物免疫学倾向于使用“抗病性” (resistance) 一词替换“免疫性”，尽管两者并无实质区别。

植物免疫学是关于植物抗病性原理和应用的综合学科，以植物与病原物的相互作用为主线，探索植物免疫的本质，合理实行人为干预，以达到有效而持久控制植物病害的目的。植物免疫学的研究内容包括：①植物抗病性与病原物致病性的性质、类型、遗传特点和作用机制；②植物与病原物的识别机制和抗病信号的传递途径；③植物抗病性鉴定技术、抗病种质资源、抗病育种和抗病基因工程；④病原物群体毒性演化规律、监测方法和延长品种抗病性持久度的途径；⑤人工诱导植物免疫的原理和方法。

植物免疫学是植物病理学的分支学科，是以植物病理学、生物化学、遗传学和分子生物学为基础建立和发展起来的。如前所述，植物免疫学包括基础理论和应用两方面的内容，在基础理论层面，植物免疫学还与植物病原学、植物生理学、真菌生理学、细胞学、生物物理学等学科有密切关系；在应用层面，则与植物育种学关系最密切，与植物保护学、作物栽培学、植物遗传工程、农业生物技术、田间试验与统计等学科也有密切关系。在植物病理学各分支学科中，植物免疫学与生理植物病理学、分子植物病理学最接近，内容有所重叠，但学科范畴和侧重点不同。

植物免疫学兴起较晚，但也经历了曲折的发展历程。大致在 19 世纪末叶至 20 世纪初期为植物免疫学的肇始阶段，20 世纪 30 年代至 70 年代为学科体系建立阶段，20 世纪 80 年代以后为学科发展阶段。

在 19 世纪末叶至 20 世纪初期，有三大发现直接促成了植物免疫学的形成，这就是 Ward 和 Stakman 等人发现了植物的主动防卫反应（过敏性坏死反应）；Biffen 等人发现抗病性可以稳定遗传，且符合孟德尔遗传法则，通过回交育种可将抗病基因导入优良品种；Eriksoon (1894)、Stakman (1917) 等发现了病原菌的寄生专化性和生理小种。这些发现也促进了抗病性研究和抗病育种，从此选育抗病品种逐渐成为人类防治农作物病害的主要措施。

20 世纪 30~70 年代为学科体系建立和完善的阶段。这一阶段植物免疫学相关研究主要涉及三个领域：其一，研究植物抗病性的生理生化机制，相继发现了植物先天抗菌物质、植物保护素、发病相关蛋白、植物防御酶、细胞壁结构物质以及其他抗病因素；其二，研究植

物抗病性的遗传学，采用传统遗传学方法，鉴定和定位抗病基因；其三，研究病原物的致病机制、致病性遗传和致病性变异。

这期间涌现了一大批经典的或影响深远的研究成果。例如，Müller 和 Borger (1940) 根据马铃薯抗晚疫病的研究结果，提出了植物保护素假说和诱导抗病性假说，开辟了两个重要研究领域。依据 Flor 对亚麻与亚麻锈菌的遗传学研究结果，演绎出的“基因对基因”概念，开启了抗病基因与无毒基因之间的特异性互作、识别和信号传递研究。对致瘤土壤杆菌致病机制和 Ti 质粒的研究，为植物转基因技术奠定了基础。

这期间依托植物抗病性研究成果，出版了一批有关专著，植物免疫学的理论框架和学科体系基本确立。其中影响较大的有《植物对侵染性病害的免疫学》(瓦维洛夫，1939)、《植物免疫性的发生及其应用》(杜宁，1946)、《植物侵染性病害原理》(高又曼，1951)、《植物病害原理》(Stakman 等，1957)、《植物病害高级教程》第五卷 (Horsfall 等，1977) 等。

20世纪80年代以后是学科大发展的阶段。在这一阶段植物免疫学不再是植物病理学家和农业科学家的“专利”，植物免疫学的许多命题已经成为生命科学的研究热点。受到模式植物拟南芥研究的启迪，人们转向了分子生物学，对植物抗病性的研究思路也有了重要改变，大量采用了以突变体和转基因为基本手段的遗传实证方法。研究课题侧重于植物抗病与病原物致病的分子机制研究，抗病性与致病性有关基因的克隆以及基因产物与功能研究，植物与病原物识别机制与抗病信号传递研究，抗病基因工程策略与转基因抗病性研究等。

20世纪80年代以后快速出现了一系列“惊人”的研究成果。例如，1984年鉴定出大雄疫霉高活性细胞壁激发子组分，发现了大豆细胞的接受子，同年从丁香假单胞大豆致病变种克隆到第一个无毒基因。1990年发现病原细菌的无毒基因 *avrBs2* 具有重要的毒性作用，无毒基因为二元因子，1991年克隆了第一个真菌无毒基因 *avr9*。1992年克隆了第一个植物抗病基因，即玉米的 *Hm1* 基因。1993年克隆了首个符合经典基因对基因关系的 *R* 基因，即番茄的 *Pto* 基因。1997年 Ryals 及其合作者发现拟南芥的 *NIM1* 基因与脊椎动物的 *I-kB* 基因有同源性，后者与先天免疫性有关，这一发现将植物主动抗病性和动物免疫性联系起来，表明两者可能有共同的起源。在抗病基因工程方面，1985年首倡利用病原物基因转化感病植物，1986年建成了表达 TMV 外壳蛋白的转基因抗病烟草，1992年提出了同时转化病原物无毒基因与植物抗病基因的双元策略，2000年发现植物中转入编码双链或自我互补的发夹结构 RNA，能诱导对病毒的转录后基因沉默，表达对病毒的免疫性，同期利用多种策略建成的各种抗病转基因植物相继进入田间试验。这些研究展现出非常诱人的前景，似乎能够针对特定病原菌，设计和定做抗病基因，提供期望的抗病性。

我国从20世纪20年代起，开展了植物抗病性研究。在1949年以前，较著名的工作有俞大绂对小麦品种抗秆黑粉病的研究，沈其益对小麦抗秆黑粉病的遗传规律研究，涂治、尹萃芸、方中达和王焕如等先后对小麦秆锈菌、条锈菌和叶锈菌的生理小种研究，凌立关于小麦秆锈菌转主寄主的研究等。这些研究工作为新中国成立后植物免疫学研究的全面开展奠定了基础。

在新中国成立后不久，我国就从前苏联引进了植物免疫学，相继在各高等农业院校开设了植物免疫学课程，在部分院校和研究院（所）还建立了植物免疫研究室，结合抗病育种实践，开展了相关研究。在教材建设方面，1961年农业出版社出版了由北京农业大学编著的《植物免疫学》，作为高等农业院校试用教材。此后，各主要农业院校陆续编写了自用或内部