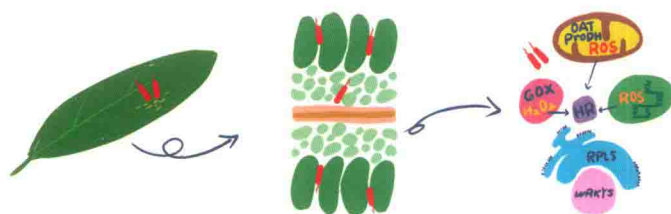


植物 免疫系统 详解

拟南芥非寄主抗性研究

刘晓柱 著



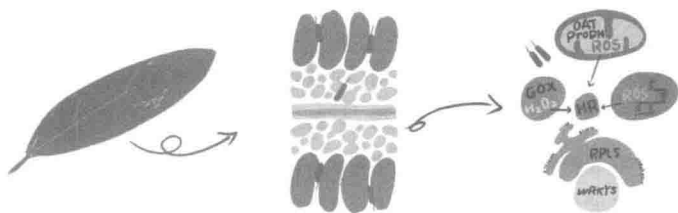
知识产权出版社

全国百佳图书出版单位

植物 免疫系统 详解

拟南芥非寄主抗性研究

刘晓柱 著



知识产权出版社

全国百佳图书出版单位

图书在版编目 (CIP) 数据

植物免疫系统详解: 拟南芥非寄主抗性研究/刘晓柱著. —北京: 知识产权出版社, 2018. 8

ISBN 978 - 7 - 5130 - 5687 - 8

I. ①植… II. ①刘… III. ①植物学—免疫学 IV. ①S432. 2

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2018) 第 161792 号

内容提要

本书主要探讨植物甘油激酶基因 (*NHO1*) 调控的非寄主抗性机制, 聚焦植物细胞内的催化代谢途径, 从分子生物学与生物化学角度阐述拟南芥 *NHO1* 调控的非寄主抗性生理与分子作用机理以及植物病害类型与机理相关内容, 供植物病理学相关研究人员参考。

责任编辑: 王玉茂

责任校对: 潘凤越

装帧设计: 吴晓磊

责任印制: 孙婷婷

植物免疫系统详解

——拟南芥非寄主抗性研究

刘晓柱 著

出版发行: 知识产权出版社有限责任公司

网 址: <http://www.ipph.cnm>

社 址: 北京市海淀区气象路50号院

邮 编: 100081

责任编辑: 010-82000860 转 8541

责编邮箱: wangyumao@cnipr.com

发行电话: 010-82000860 转 8101/8102

发行传真: 010-82000893/82005070/82000270

印 刷: 北京建宏印刷有限公司

经 销: 各大网上书店、新华书店及相关专业书店

开 本: 720mm × 1000mm 1/16

印 张: 11.75

版 次: 2018年8月第1版

印 次: 2018年8月第1次印刷

字 数: 200千字

定 价: 50.00元

ISBN 978-7-5130-5687-8

出版版权专有 侵权必究

如有印装质量问题, 本社负责调换。

前 言

植物在自然界中分布广泛，是生命世界中的第一生产者，其通过光合作用为人类等其他消费者提供能量与氧。35 亿年前，当地球处于蛮荒时代，蓝藻已开始进行光合作用，吸收 CO_2 ，释放 O_2 ，改造着地球大气层的构成，使地球环境变得适合于生物体的生存与繁衍。然而，植物生存的环境中存在大量的“敌人”，如一些害虫、病原真菌、病原细菌等，这些病虫害严重危害着植物的生存，同时也影响着植物的产量，对农业生产造成极大危害。

在长期的自然选择中，植物进化出一套精密的防御体系来应对各种病虫害、病原菌等，这些免疫机制被称为植物抗性。植物抗性包括两种，一种是寄主抗性：在病原物寄主范围内的植物对某种病原物的抗性。另一种是非寄主抗性：植物对大部分病原物产生抗性，对极少数的病原物感病的现象。非寄主抗性是物种水平的抗性，它比品种水平的基因对基因抗性更广谱，更持久，因此，在农业生产上有重要的应用前景。近年来，植物抗病研究在基因对基因水平上取得了很大的进步，许多抗病基因被克隆出来，其生物学功能及抗病机理也得到了详细的研究。相反，国内外对非寄主抗性的研究相对比较少，例如只有极少数的非寄主抗性基因（*PEN1*、*PEN2*、*PEN3/PDR8*、*NHO1* 等）被从拟南芥克隆出来，且抗病分子机理还有待于进一步研究。

NHO1 (*NON HOST RESISTANCE 1*) 是一类非寄主抗性基因，它是以拟南芥与非寄主病原菌假单胞菌 (*Pseudomonas syringae* pv. *phaseolicola*) 的互作为模式系统，从拟南芥突变体中分离的一个抗非寄主细菌性病原菌的非寄主抗性基因。*NHO1* 基因编码一个甘油激酶，在 ATP 的参与下催化甘油形成 3-磷酸甘油 (glycerol-3-phosphate, G3P)。目前，国内外对甘油激酶 *NHO1* 基因所催化的甘油代谢及中间代谢物在非寄主抗性中的作用研究还处于一片空白。

本书主要探讨植物甘油激酶基因 (*NHO1*) 调控的非寄主抗性机制, 聚焦植物细胞内的催化代谢途径, 从分子生物学与生物化学角度阐述拟南芥 *NHO1* 调控的非寄主抗性生理与分子作用机理。为了便于读者更好地理解本书的内容, 还增加了植物病害类型与机理相关内容。本书共分十章: 第一章为绪论; 第二章为植物病原细菌; 第三章为病原物与寄主植物的互作; 第四章为植物非寄主抗性机理; 第五章为气孔对植物非寄主抗性的影响; 第六章为甘油代谢对非寄主抗性的影响; 第七章为糖类代谢对非寄主抗性的影响; 第八章为 *SWEETs* 基因调控非寄主抗性机制; 第九章为植物活性分子调控非寄主抗性机制; 第十章为结论与启示。

本书是著者在植物免疫学领域, 特别是非寄主抗性研究方向较为浅显的探索, 难免有一些不当之处, 请各位同仁给予批评指正。感谢贵州理工学院各位同事对本书撰写给予的建议与修正; 感谢知识产权出版社编辑的辛勤付出。

虽然作者撰写中进行了不懈的努力, 由于时间紧迫, 精力和水平有限, 差错和欠缺在所难免, 衷心希望广大读者提出宝贵的修改意见, 以便今后进一步完善和提高。

刘晓柱
2018年1月

第一章 绪论	1
第二章 植物病原细菌	7
第一节 植物病原细菌的寄生性、致病性和侵染性	7
第二节 植物病原细菌的主要类群	11
第三章 病原物与寄主植物的互作	17
第一节 基本概念	17
第二节 病原物致病的物质基础	20
第三节 发病植物的生理特征	25
第四节 植物抗病的生化基础	27
第五节 植物抗病的分子机制	29
第四章 植物非寄主抗性机理	36
第一节 非寄主抗性类型	37
第二节 非寄主抗性路径	41

第三节	病原物 - 植物非寄主互作成分与系统	43
第四节	非寄主抗性的分子机理	47
第五章	气孔对植物非寄主抗性的影响	53
第一节	气孔运动机理	53
第二节	气孔在植物抗性中的作用	56
第三节	气孔在拟南芥甘油激酶 <i>NHO1</i> 调控的非寄主抗性中的 作用	58
第六章	甘油代谢对非寄主抗性的影响	67
第一节	甘油及甘油代谢在植物抗病中的作用	67
第二节	甘油及甘油代谢在拟南芥甘油激酶基因 <i>NHO1</i> 调控的非寄主 抗性 中的作用	69
第七章	糖类代谢对非寄主抗性的影响	91
第一节	糖类物质在植物免疫中的作用	91
第二节	糖类物质在拟南芥甘油激酶 <i>NHO1</i> 调控的非寄主抗性中 的作用	96
第八章	<i>SWEETs</i> 基因调控非寄主抗性机制	108
第一节	植物 <i>SWEETs</i> 基因研究概况	108
第二节	植物 <i>SWEETs</i> 基因在抗病反应中的作用	117
第三节	<i>SWEETs</i> 基因在拟南芥甘油激酶基因 <i>NHO1</i> 调控的非寄 主抗性中的作用	119
第九章	植物活性分子调控非寄主抗性机制	141
第一节	植物抗病反应中的活性分子	141
第二节	植物抗逆活性分子在拟南芥甘油激酶基因 <i>NHO1</i> 调控的非寄主	

抗性中的作用	145
第十章 结论与启示	158
第一节 拟南芥甘油激酶 <i>NHO1</i> 参与调控的非寄主抗性机制	158
第二节 启示	162
附录 1 缩略词对照表	172
附录 2 表达载体 pBI121 及 pFGC5941 图谱	173
附录 3 常见植物病原物学名	174
附录 4 名词术语	176

第一章 绪 论

长期以来，植物的病虫害问题一直是制约农业发展的重要因素。每年因病虫害造成的全球作物平均减产达 10% 左右，造成直接经济损失约 300 亿美元（Whipps 和 Davies, 2000）。在植物病害最严重时，可能造成局部地区农作物 100% 的减产。因此，如何有效地防治病虫害是现代生物技术亟待解决的一项重要课题。

由于病虫害的种类繁多，防治起来存在一定的难度，因此需要根据农作物的种类、时间、季节的特点开展综合防治。包括物理防治、化学防治、生物防治等几方面的措施（Howell, 2003）。

物理防治是指利用温度、辐射、声波等一些物理因素来防治病虫害，或者利用害虫的趋化性、趋光性等趋性特点提高农作物的产量或品质。因此，物理防治是一种高效的防治方法，可有效减少农药的使用量，培育绿色、有机、无公害农作物。研究表明，在农业生产中使用银灰色地膜可有效防治蚜虫病，使用铝箔覆盖地面可有效防治西葫芦病毒病，使用银黑双色膜可有效防治萝卜花叶片病（李捷和冯丽芳, 2007）。

化学防治是指采用不同类型的有毒化学试剂进行防治病虫害的一类方法。化学防治具有应用方便、快速、效果好等优势，特别是在病虫害爆发成灾时期，使用起来见效较快（王杏林等, 2001）。但大量使用化学农药防治病虫害时，不可避免地造成药物残留、病原物抗药性增加以及破坏环境等方面的不良影响，因此在进行化学防治时要尽量降低其负面影响。在进行化学防治时，可采取科学选择农药种类、更换农药品种、把握喷洒周期、控制农药安全间隔时间等几方面的措施，尽量降低其带来的不良影响。

生物防治是指采用对植物有益或无害的生物来防治病原菌生长与繁殖，从而降低病害的发生和发展的一类防治方法（Eljaoual, 2008）。生物防治的

本质是利用生物种间关系、种内关系，调节有害生物种群密度。因此，相较于化学防治而言，生物防治具有无毒、无害、无污染、高效等优点，既符合绿色食品的生产要求，又可以为农业的可持续发展提供保障。可用于生物防治的菌种有芽孢杆菌、巴氏杆菌、假单胞杆菌等细菌；毛壳菌、拟青霉菌、木霉菌等真菌；链霉菌属放线菌以及其他微生物类群。生物防治机制主要包括：①占据植物上的病原菌侵染位点，可竞争病原菌的各种营养物质，从而达到防治病害的目的；②合成新陈代谢产物抑制病原菌的生长与代谢活动；③寄生在病原菌上，并从病原菌中获取各种营养物质，从而达到抑制病原菌生长的目的；④诱发植物对病原菌的抗性，增强植物的抗病能力；⑤调控植物微生态环境，促进其生长健壮，从而增强对病害的抵御能力；⑥对病原菌起系统拮抗作用（Massart 等，2015）。

使用化学药剂仅能在一定程度上抑制病虫害，大量使用化学药剂造成环境污染，又进一步诱导抗药性病虫害生理小种的产生，所以化学药剂防治措施治标不治本（Frank，2010；McEvoy 和 Coombs，1999；Weller，1988）。目前，最合理有效的防治病虫害的方法就是培育和种植抗病植物品种。经过植物病理学家和育种学家多年努力，已有十几种作物的抗病基因（Resistance gene）被克隆出来，从而为培育新抗病作物品种奠定了基础（Whipps 和 Lumsden，2001；Klee 等，1991）。然而，由于病原菌生理小种的高度变异特性，而抗病基因通常仅对病原菌的某个生理小种起作用。因此，转抗病基因的抗病策略并不能在农业生产上长期使用，如何提高农作物抗病的持久性已成为研究植物抗病的热点之一（Wang 等，2006；Howell，2003；Raupach 和 Kloepper，1998）。

非寄主抗性（non - host resistance）是指植物对大部分病原物产生抗性，对极少数的病原物感病的现象（Thordal - Chistensen，2003；Mysore 和 Ryu，2004；于建水，2012；廖甜甜等，2012）。非寄主抗性是物种水平上的抗性，它不是由植物单个专化性的抗性基因决定的，是植物展现出的最普遍的抗性形式，不易随着病原微生物的变异而丧失，因此它比小种水平上基因对基因（gene - for - gene）的抗性更广谱、更稳定、更持久（Jones 和 Takemoto，2004），在农业上具有重要的应用前景。这类抗性机制的研究已经成为目前植物抗病性研究的重要方向（Ellis，2006）。

NHO1 (*NON HOST RESISTANCE 1*) 是一类非寄主抗性基因, 它是以拟南芥与非寄主病原菌假单胞菌 (*Pseudomonas syringae* pv. *phaseolicola*) 的互作为模式系统, 从拟南芥突变体中分离的一个抗非寄主细菌性病原菌的非寄主抗性基因 (Lu 等, 2001)。*NHO1* 基因编码一个甘油激酶, 在 ATP 的参与下催化甘油形成 3-磷酸甘油 (glycerol-3-phosphate, G3P) (Kang 等, 2003; Kachroo, 2009)。G3P 是一种活性分子, 参与多种生化代谢反应。G3P 在辅酶 NAD^+ 的参与下, 在磷酸甘油脱氢酶作用下生成磷酸二羟丙酮 (dihydroxyacetone phosphate, DHAP) (Kawamoto 等, 1979)。DHAP 则参与三羧酸循环 (tricarboxylic acid cycle) (Causeret 等, 1994)。此外, G3P 也是甘油酯生物合成的起始反应物, 而甘油酯是细胞膜结构的重要组成部分及植物激素茉莉酸 (Jasmonate) 生物合成的反应起始物 (Kachroo 等, 2004)。目前, 国内外对甘油激酶 *NHO1* 基因所催化的甘油代谢及中间代谢物在非寄主抗性中的作用研究还处于一片空白。

近年来, 从基因表达水平上对非寄主抗性机制的研究表明, 细胞内的生物合成、分解代谢等生化代谢反应在非寄主抗性中起着重要的作用。Tratwal 等人以拟南芥为材料分别感染非寄主病原菌 (*Blumeria graminis* f. sp. *hordei*, *Bgh*) 及毒性病原菌 (*Erysiphe cichoracearum*), 然后比较它们所引起的基因表达差异。结果发现在非寄主病原菌引起的差异表达基因中, 绝大部分基因属于光合作用、转录/翻译系统、催化代谢及转运系统, 2/3 的基因表达被非寄主菌所抑制, 并且在这些基因中的绝大部分所编码的产物在光合作用及一般的催化代谢中起作用。这些基因中, 有近一半的基因表达蛋白产物被检测存在于叶绿体中。叶绿体是脂肪酸合成和 G3P 合成甘油酯的场所。此外, 拟南芥在感染非寄主病原菌 *Bgh* 后, 其正常生长受到抑制, 表明植物在感染病原菌后能够重新分配代谢资源 (影响其正常生长) 以利于抵抗病原菌的侵入。

Navarro 等人通过 DNA 微阵列实验发现, 许多基因的表达被毒性假单胞菌 *Pst* DC3000 (*Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000) 抑制。另一方面, 这些基因的表达又能被非寄主假单胞菌诱导, *NHO1* 基因就属于其中的一个基因。

很多研究表明, 细胞内的催化代谢途径及其代谢产物在植物非寄主抗性中起着非常重要的作用。另外非寄主抗性又是一种广谱的植物抗性, 在农业中具有重要的应用前景, 因此关注细胞内催化代谢过程在植物非寄主抗性,

特别是拟南芥 *NHO1* 介导的非寄主抗性作用具有重要的意义。

模式植物拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 属于十字花科拟南芥属草本植物, 高为 7~40 cm, 基生叶具柄, 茎生叶无柄。顶生总状花序, 花瓣 4 片, 白色, 匙形; 线形长角果, 花期 3~5 月。植株小、每代时间短、结子多、生命力强。用拟南芥作为遗传分析研究材料, 可大大缩短实验时间, 简化实验条件, 比玉米、小麦等为植物作实验材料更能节省实验时间和经费。另外, 拟南芥属于严格自花授粉植物, 基因高度纯合, 用理化因素处理后突变率非常高, 较易获得各种代谢功能的缺陷型品种。因此, 人工诱变后, 可在子二代中直接筛选出变异株的纯合子。目前, 已知基因组的高等植物中, 拟南芥的基因组是最小的, 仅为果蝇的 1/2 (Koornneef, 2010)。每个单倍染色体组 ($n=5$) 的总长只有 80000kb 左右, 仅为小麦染色体组长度的 1/80, 使得克隆它的相关基因较为容易, 因此其基因库的构建、筛选等过程非常简单、快速, 同时, 还可节省大量的人力、物力。例如, 只需 16000 个大小为 20kb 外源片段的随机 λ 克隆, 就有 99% 的概率分离任何 1 种核基因。

假单胞菌也属于一种模式生物, 近年来, 微生物基因组计划已完成了对假单胞菌株 *phaseolicola* 1448A (*Pseudomonas syringae* pv. *phaseolicola* 1448A) 和 *Pst* DC3000 的基因组测序, 其核酸资源及基因组注释已成为公共资源 (Owen, 2011)。同时, 假单胞菌与拟南芥的互作成为植物病理学研究中的模式系统。

鉴于非寄主抗性在植物抗病中的重要作用, 目前对非寄主抗性机理方面的机制还了解甚少, 因此, 本书重点以拟南芥非寄主抗性基因 *NHO1* 作为目标基因, 利用分子生物学、生物化学、组织学、植物病理学、遗传学等多学科技术手段, 从气孔、甘油代谢、糖类物质、糖运输载体基因 *SWEETs* 以及植物生理活性分子等几个部分重点介绍拟南芥甘油激酶基因 (*NHO1*) 参与调控的非寄主抗性机制。

参考文献

- [1] 李捷, 冯丽芳. 农业害虫物理防治研究进展 [J]. 山西农业科学, 2007, 35 (7): 67-70.

- [2] 廖甜甜, 许克静, 雷珍珍等. 植物非寄主抗性机制研究进展 [J]. 广东农业科学, 2012, 2: 228 - 232.
- [3] 王杏林, 马汇泉, 辛惠普. 可持续性农业与植物病害化学防治 [J]. 现代化农业, 2001, 5: 1 - 2.
- [4] 于建水, 封立波. 植物非寄主抗性的研究进展 [J]. 园艺与种苗, 2012, (1): 76 - 78.
- [5] Ellis J. Insights into nonhost disease resistance: can they assist disease control in agriculture? [J]. The Plant Cell Online. 2006, 18: 523 - 528.
- [6] Eljaoual T. Biological control of plant diseases [J]. Hortscience, 2008, 43 (5): 1627 - 1627.
- [7] Frank S D. Biological control of arthropod pests using banker plant systems: Past progress and future directions [J]. Biological Control, 2010, 52: 8 - 16.
- [8] Howell C. Mechanisms employed by *Trichoderma* species in the biological control of plant diseases: the history and evolution of current concepts [J]. Plant disease, 2003, 87: 4 - 10.
- [9] Mcevoy P B, Coombs E M. Biological control of plant invaders: regional patterns, field experiments, and structured population models [J]. Ecological Applications, 1999, 9: 387 - 401.
- [10] Commercial use of fungi as plant disease biological control agents: status and prospects [M]: Wallingford CABI Publishing,
- [11] Jones D A, Takemoto D. Plant innate immunity direct and indirect recognition of general and specific pathogen - associated molecules [J]. Current Opinion in Immunology, 2004, 16: 48 - 62.
- [12] Kachroo A, Venugopal S C, Lapchyk L, et al. Oleic acid levels regulated by glycerolipid metabolism modulate defense gene expression in *Arabidopsis* [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2004, 101: 5152 - 5157.
- [13] Kang L, Li J, Zhao T, et al. Interplay of the *Arabidopsis* nonhost resistance gene *NHO1* with bacterial virulence [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2003, 100: 3519 - 3524.
- [14] Kacheroo A, Kacheroo P. Fatty acid - derived signals in plant defense [J]. Phytopathol, 2009, 47: 153 - 176.
- [15] Kawamoto S, Yamada T, Tanaka A, et al. Distinct subcellular localization of NAD - linked and FAD - linked glycerol - 3 - phosphate dehydrogenases [J]. FEBS letters, 1979, 97:

253 – 256.

- [16] Klee H J, Hayford M B, Kretzmer K A, et al. Control of ethylene synthesis by expression of a bacterial enzyme in transgenic tomato plants [J]. *The Plant Cell Online*, 1991, 3: 1187 – 1193.
- [17] Koornneef M, Meinke D W. The development of *Arabidopsis* as a model plant [J]. *Plant Journal*, 2010, 61 (6): 909 – 921.
- [18] Massart S, Martinezmedina M, Jijakli M H, et al. Biological control in the microbiome era: Challenges and opportunities [J]. *Biological Control*, 2015: 98 – 108.
- [19] Mysore K S, Ryu C M. Nonhost resistance: how much do we know? [J]. *Trends Plant Science*, 2004, 9: 97 – 104.
- [20] Navarro L, Zipfel C, Rowland O, et al. The transcriptional innate immune response to flg22. interplay and overlap with Avr gene – dependent defense responses and bacterial pathogenesis [J]. *Plant Physiology*, 2004, 135 (2): 1113 – 1128.
- [21] Owen J G, Ackerley D F. Characterization of pyoverdine and achromobactin in *Pseudomonas syringae* pv. *phaseolicola* 1448a [J]. *BMC Microbiology*, 2011, 11 (1): 218 – 218.
- [22] Raupach G S, Kloepper J W. Mixtures of plant growth – promoting rhizobacteria enhance biological control of multiple cucumber pathogens [J]. *Phytopathology*, 1998, 88: 1158 – 1164.
- [23] Thordal – Christensen H. Fresh insights into processes of nonhost resistance [J]. *Current Opinion Plant Biology*, 2003, 6: 351 – 357.
- [24] Tratwal A, Bocianowski J. *Blumeria graminis* f. sp. *hordei* virulence frequency and the powdery mildew incidence on spring barley in the Wielkopolska province [J]. *Journal of Plant Protection Research*, 2014, 54 (1): 28 – 35.
- [25] Wang C, Meek D J, Panchal P, et al. Isolation of poly – 3 – hydroxybutyrate metabolism genes from complex microbial communities by phenotypic complementation of bacterial mutants [J]. *Applied and environmental microbiology*, 2006, 72: 384 – 391.
- [26] Weller D M. Biological control of soilborne plant pathogens in the rhizosphere with bacteria [J]. *Annual Review Phytopathology*, 1988, 26: 379 – 407.
- [27] Whipps J M, Davies K G. Success in biological control of plant pathogens and nematodes by microorganisms [M]. *Biological control: measures of success*. Springer, 2000: 231 – 269.

第二章 植物病原细菌

第一节 植物病原细菌的寄生性、致病性和侵染性

一、寄生性和致病性

植物病原细菌大部分为非专性寄生菌，寄生性不严格，因此可以人工培养。但有些细菌对营养要求非常苛刻，目前为止还未能人工培养，被称为专性寄生细菌（Crumcianflone, 2008）。不同细菌、寄生性不同，如大豆细菌性疫病菌（*Pseudomonas syringae* pv. *phaseolicola*），寄生性较强，在培养基上生长状态差，在土壤中也不能存活（Oguiza, 2004）；棉花细菌性角斑病菌（*Xanthomonas campestris* pv. *malvacearum*）较好地培养基上生长，在土壤中的寄主残余部分也可存活，但寄主组织分解后也随之死亡（Delannoy, 2005）。不同病原细菌的寄生专化性不同，如桑疫病假单胞菌（*Pseudomonas syringae* pv. *mori*）只能危害桑树（Gupta, 1995），棉花细菌性角斑病菌只能危害棉属植物，而青枯病菌、土壤根癌农杆菌却可以危害不同科的植物，寄主范围非常广。同种的细菌对相同植物的不同品种的致病性也不同。植物病原细菌在自然寄主和人工接种的寄主上的情况也不一致，有的细菌在自然情况下不会危害某种植物，但在人工接种下，却可以产生致病性状（Rd, 2015）。

事实上，细菌是否能在寄主上寄生与致病，与寄主的品种、环境条件、生育期以及菌体本身致病基因的表达等因素紧密相关，只有在有利于病原细菌且不利于寄主的条件存在时，才会发生病害。

细菌的致病性也与细菌的群体感应系统相关。群体感应 (quorum sensing) 指的是细菌通过信号分子来调控细菌群体本身的一种行为方式。细菌利用信号分子来感知自身或其他细菌群体密度变化, 而且信号分子随着群体密度的增加而加强, 当群体细胞密度达到一定的阈值时, 群体特定基因的表达将被信号分子启动, 改变与协调细胞之间的行为, 导致表现出某种生理特性, 从而实现单个细菌无法完成的某些生理功能与调节机制 (Lasarre, 2013)。

另外, 细菌的致病性也与细菌的胞外蛋白之间紧密相关。植物病原细菌主要通过Ⅲ型分泌系统发挥作用, Ⅲ型分泌系统形成一个类似的注射器结构将效应蛋白注入靶细胞中 (Wilson, 2002)。

二、侵染与传播

当一定浓度与数量的细菌接触植物特定的侵染位点时, 即可进行侵染。在大多数情况下, 侵染的位点没有严格的要求, 但是植物病原细菌只有在侵染点通过大量繁殖, 形成一定量的菌体后才能进行侵染蔓延。

(一) 侵染源

植物繁殖材料如种子、块茎等常作为病原细菌远距离传播的重要媒介, 同时也是某个地区新进病原的主要来源 (Shabuer, 2015)。一些病原细菌如水稻白叶枯病菌可通过种子携带进行传播; 马铃薯环腐病菌可由种薯传播。含有病原细菌的土壤与肥料是细菌传播的另一媒介, 绝大多数的细菌在土壤中是不能存活的, 但有些细菌如根癌农杆菌和青枯病菌可在土壤中长期存活 (Pivonia, 2002)。田间的野生寄主和杂草、其他作物若被病原菌感染, 也可作为细菌病害的一大来源。昆虫也可以携带病原菌进行传播, 一些细菌还可以在昆虫体内越冬, 成为初侵染来源。此外, 田间发病的植株也可以再次感染健康植物体。

(二) 侵入路径

细菌的侵染不能直接从寄主表面侵入, 只能从植物自然孔 (如气孔) 和伤口处入侵 (Melotto, 2006)。也有部分细菌可从无角质化的表层处侵入, 如

花粉囊和花柱。植物的自然孔包括气孔、水孔、皮孔、蜜腺等。造成伤口的原因很多，可分为自然因素和人为因素。

不同类型的细菌侵入途径不同，假单胞菌和黄单胞菌一般以自然孔入侵为主，寄生性很强。水稻白叶枯病菌可从水孔入侵，也可以从伤口入侵；水稻细菌性条斑病菌是以气孔入侵为主要方式；根癌农杆菌以伤口入侵为主。

（三）侵入后蔓延

当细菌侵入寄主组织后，无法直接进入寄主细胞，需要先组织的细胞间隙或导管中进行繁殖，只有寄主细胞出现损伤或者死亡后，才能进入细胞。有些细菌在寄主组织内的蔓延范围较小，局限于小范围的薄壁组织，出现斑点症状，如瓜类的细菌性角斑病的病原菌 (*Pseudomonas syringae* pv. *lachrymans*)，其蔓延范围受制于叶脉的限制 (Olczakwoltman, 2006)。有的细菌蔓延范围比较广，例如软腐果胶杆菌，感染大白菜后则可导致整株的腐烂。有的细菌从薄壁组织或水孔处侵入植物维管束，在维管束的木质部或韧皮部处蔓延，从而导致系统感染 (McElrone, 2003)。例如青枯病菌可以在番茄的木质部中蔓延，番茄溃疡杆菌 (*C. michiganensis* subsp. *michiganense*) 可以在番茄的韧皮部蔓延。

（四）传播途径

雨水是植物病原细菌的主要传播途径，下雨时，发病植株上的菌脓可通过雨滴飞溅到周围的健康植物上，导致其他植物发病 (Craig, 2007)。一些土壤传播的病原细菌，经雨水携带，可以传播到很远的地方。在农业生产活动中，一些农具也可传播病原细菌。一些昆虫和小动物也可以传播植物病原细菌。人类的迁徙和商业活动对病原菌的传播也影响非常大。

三、病原细菌对植物的影响

植物病原细菌通过多种方式侵染植物后，一旦与植物建立寄生关系，可使植物在生理和组织上产生病变，最终在形态上呈现出多种症状。