



Chief editor Zhang Yuan Shou

Physiological Plant Pathology

Jiangsu Science and Technology Publishing House

主编 章元寿

植物病理生理学

 江苏省金陵科技著作出版基金

江苏科学技术出版社



Q945

Physiological Plant Pathology

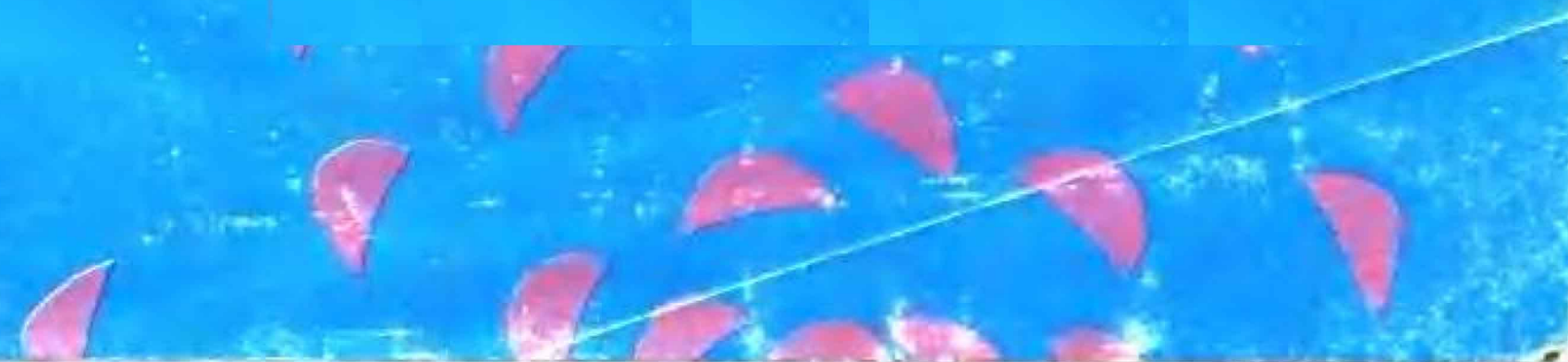
Chief editor
Zhang Yuan Shou

主 编 章元寿

编著者 吴 畏 高必达
杨家书 陈 捷

植物病理生理学

江苏科学技术出版社



内 容 简 介

《植物病理生理学》一书是我国第一本从生理生化及分子生物学的角度来阐明植物病害机理和植物抗病机制的专著。它将国内、外最新资料和作者近年来的研究成果汇集成书,以适应植物病理生理学科发展的需要。全书共分四章,主要内容:植物病程中的生理生化现象、植物病原物的致病因子、罹病植物生物能量的改变及代谢失调以及植物抗病机制等,介绍了植物与病原物之间相互识别作用的最新理论及信息传递方式,并用大量的实例来进一步阐明植物病理生理学方面的基础理论与基本概念,同时也介绍了一些在学术理论上以及在实验中获得论证的不同的学术观点,使本学科不断发展、不断创新,为我国农业现代化、科学化提供理论基础。

本书可供教学、科研及技术推广等方面的科技人员使用,也可作为农林院校本科生、研究生相应课程的教材及综合性大学生物学科师生的参考书。

致 读 者

社会主义的根本任务是发展生产力,而社会生产力的发展必须依靠科学技术。当今世界已进入新科技革命的时代,科学技术的进步不仅是世界经济发展、社会进步和国家富强的决定因素,也是实现我国社会主义现代化的关键。

科技出版工作肩负着促进科技进步,推动科学技术转化为生产力的历史使命。为了更好地贯彻党中央提出的“把经济建设转到依靠科技进步和提高劳动者素质的轨道上来”的战略决策,进一步落实中共江苏省委、江苏省人民政府作出的“科技兴省”的决定,江苏科学技术出版社于1988年倡议筹建江苏省科技著作出版基金。在江苏省人民政府、省委宣传部、省科委、省新闻出版局负责同志和有关单位的大力支持下,经省政府批准,由省科学技术委员会、省出版总社和江苏科学技术出版社共同筹集,于1990年正式建立了“江苏省金陵科技著作出版基金”,用作支持自然科学范围内的符合条件的优秀科技著作的出版补助。

我们希望江苏省金陵科技著作出版基金的建立,能为优秀科技著作在江苏省及时出版创造条件,以通过出版工作这一“中介”,充分发挥科学技术作为第一生产力的作用,更好地为我国社会主义现代化建设和“科技兴省”服务;并能带动我省科技图书提高质量,促进科技出版事业的发展和繁荣。

建立出版基金是社会主义出版工作在改革中出现的新生事物,期待得到各方面给予热情扶持,在实践中不断总结经验,使它逐步壮大和完善。更希望通过多种途径扩大这一基金,以支持更多的优秀科技著作的出版。

这次获得江苏省金陵科技著作出版基金补助出版的科技著作的顺利问世,还得到江苏联合信托投资公司的赞助和参加评审工作的教授、专家的大力支持,特此表示衷心感谢!

江苏省金陵科技著作出版基金管理委员会

方中达

一九三三年
一月

的联系，起着很好的作用
与生物学科的发展，生物学科之间
学科，此书对推动我国之物理
植物病理与生物学是正在发展的

序

联合国粮农组织曾估计田间病、虫害和杂草造成主要食品作物的损失约占产量的35%，其中12%是病害所致。因此改进田间作物病害的防治以减少产量的损失是植物病理学工作者无法逃避的责任。

随着科学的不断进步，实验技术的不断更新，在认识观念上和研究水平上，植物病理学和其他生命科学都受到了巨大的挑战，我曾在许多场合不止一次地谈到如下的观点：

(一) 由于科学的发展，人们将不满足于传统的植物病理学的认识范畴而渴望从形态外表的观察进入到在宿主—病原菌的相互关系中阐明植物抗病或感病的生理生化机制；从个体、器官水平进入到组织、细胞、分子水平。这是一门新发展起来的植物病理、植物生理生化和遗传学之间的边缘科学——植物病理生理学，是新一代植物病理工作者研究发展的必然趋势。

(二) 科学发展不可阻挡的潮流是不断应用新的、尖端的分析技术和实验手段，才能使病理生理学有新的突破，例如对抗病的代谢产物、基因及基因产物的精密定量分析代替定性分析；用病原菌毒素处理代替病原菌接种以避免接种感染的复杂性和不均一性；用组织、细胞培养代替植株、器官培养以使实验不受植物生长季节和环境变化的影响，以及实验周期短、有利于重复试验，这也是新一代植物病理工作者研究发展的必然趋势。

(三) 应用生理生化指标作为鉴定植物抗病性的依据；根据生理生化基础以发展体细胞遗传以及应用分子遗传学的原则，奠定和建立植物抗病育种的遗传工程，是新一代植物病理工作者研究发展的又一必然趋势。

近二十年来国际植病工作者对宿主植物—寄生物相互作用生理生化的研究的重要性有了充分的认识,特别是美、日科学家多次组织讨论有关植物病生理的研究动向,迅速地推动了从分子水平上研究植物病生理的发展。

我国植病工作者在这个领域的研究起步较迟,在80年代初才开始,但进展是迅速的,特别一些著名的老一辈植物病理学家如方中达教授、吴友三教授等的支持和鼓励,植物病生理的教学和科研取得了不少优异成绩。此外,北京农业大学、河北农业大学、华中农业大学、山东农业大学等也都相继开展了植物病生理的教学和科研工作。这里我要特别提出的是一批在植物病理生理领域里勤奋耕耘着的新一代中青年工作者,其中不乏脱颖而出的后起之秀,这是开拓我国植物病理生理学教学和研究的希望所在。

最近我很高兴地审阅了由南京农业大学的章元寿,沈阳农业大学的吴畏、高必达、杨家书和陈捷等编写的《植物病理生理学》,这将是我国第一本正式出版的专著,无疑是对普及和促进我国这一领域的教学和科研起着催化剂的作用。

关于本书内容编著者已有介绍。我要指出的是必须深刻认识宿主植物—寄生物之间的相互关系是一场植物与微生物之间的生死搏斗,科学家要导致植物打赢这场战争必须充分了解病原菌对宿主植物的侵染致病手段和机制;宿主植物对病原菌侵染致病的防御办法和机制以及植物抗病和免疫的诱导形成。根据这几方面的信息,植病学家才能设计出对植物病害控制的战略,从而提高作物产量。我希望本书的出版将有助于这一目的的完成。

科学是无止境的,在前进过程中将不断地获得新的信息,也会出现新的难题。我们必须接受挑战,面向未来。

薛应龙

1993年3月于上海

前 言

植物病理生理学是研究植物病害过程中的生理生化问题的一门学科,是以植物病理学为主体,又与微生物学、植物生理学、生物化学、遗传学、分子生物学等学科密切相关的一门边缘学科,它是着重研究植物与病原物之间分子识别作用的一门新兴学科。

植物病理生理学在国外是 70 年初发展起来的产物,欧美各国称之为“Biochemical Plant Pathology”或“Physiological and Molecular Plant Pathology”,日本称之为“植物感染の生理学”。

80 年代以来,植物—病原物的作用关系的研究特别近些年来分子生物学领域的惊人发展,不断揭示了植物与病原物之间相互识别因子的本质,深化认识植物体一系列信息物质的诱导与传递途径、病原物的致病与植物抗病机理,这不但为病害防治学提供对策,也为植物病害的遗传工程与基因操作技术奠定理论基础。

在我国,植物病理生理学的新学科是在 80 年代初开始逐步形成的。本书的出版是在南京农业大学、沈阳农业大学十多年来教学、科研实践的基础上,根据南京农业大学 1990 年为硕士生开设的“植物病理生理学”课程所编写的教材为蓝本,加以修改、补充以及吸收了国内、外最新资料汇编而成的,是我国第一部《植物病理生理学》专著。全书内容广而新颖,含有最新理论的叙述和新近的学术观点介绍,又有实例说明,所以,可供大专院校有关专业及综合性大学生物学专业的师生参考,也可供科技以及生产实践推广技术人员参阅。

本书由南京农业大学章元寿主编并修改与统稿全书内容以及撰写前言,第二章第二节中的一、二、五和第三节,第三章的第一、

二节,第四章的第五节和结束语等内容;吴畏编写第二章第一节,并提出编写提要;高必达编写第二章的第二节中三、四、六和第三章中的第三、四、五节内容;杨家书编写第四章第一、二、三、四节;陈捷编写第一章全部和第二章第二节部分内容。

此书的编著,从酝酿直到编写完稿,是在植物病理学著名专家南京农业大学方中达教授和沈阳农业大学吴友三教授的直接关怀下完成的,植物病理生理学专家复旦大学薛应龙教授写序并审阅全稿,在此,一并谨致谢忱。

由于植物病理生理学科的研究内容涉及面广,作者水平与实践经验不足,加之时间仓促,书中所存有的疏漏不妥之处,恳切希望读者批评和指正。

编 著 者

1994年5月

目 录

第一章 病原生物的侵染过程	1
第一节 诱导侵入	1
一、物理诱导侵入	1
二、化学诱导侵入	4
第二节 主动侵入	9
一、植物表皮结构与病原生物侵入的关系	9
二、植物细胞体结构与病原生物侵入的关系	10
三、病原生物主动侵入寄主及其机制	13
第三节 侵染机理	18
一、病毒的侵染机理	18
二、细菌的侵染机理	31
三、真菌的侵染机理	43
四、线虫的侵染机理	47
第二章 病原生物的致病因子	50
第一节 酶	51
一、角质酶	51
二、果胶降解酶	55
三、半纤维素降解酶	71
四、纤维素酶	72
五、蛋白酶	73
六、酶的诱导与调节	75
第二节 毒素	81
一、毒素术语	82
二、病毒编码毒素	85
三、植物病原细菌毒素及作用机理	86
四、真菌毒素及其作用机理	99

五、毒素的分子生物学和分子遗传学	150
六、病原菌毒素在农业上的应用	159
第三节 植物激素	168
一、植物生长素	168
二、细胞分裂素	170
三、赤霉素	173
四、脱落酸	175
五、乙烯	177
第三章 罹病植物生物能量的改变及代谢失调	181
第一节 病原生物对植物光合作用的影响	181
一、病毒侵染的影响	182
二、细菌侵染的影响	184
三、真菌侵染的影响	186
第二节 病原生物对植物呼吸作用的影响	190
一、病毒引起的病理呼吸	191
二、细菌引起的病理呼吸	193
三、真菌引起的病理呼吸	195
第三节 病原生物对植物核酸、蛋白质代谢的影响	197
一、病毒侵染的影响	198
二、细菌侵染的影响	200
三、真菌侵染的影响	201
第四节 病原生物对植物酚类物质代谢的影响	204
一、酚类物质的生物合成途径	205
二、对酚类物质的影响	205
三、酚类代谢中酶的活性变化	206
第五节 病原生物对植物水分生理的影响	211
一、对水分吸收与运输的影响	211
二、对蒸腾作用的影响	212
第四章 植物的抗病机制	214
第一节 植物固有的抗菌物质	214

一、酚类化合物	214
二、木质素	215
三、不饱和内酯	217
四、有机硫化合物	218
五、皂角类物质	218
六、细胞壁水解酶	219
第二节 诱发产生的植物过敏性反应	219
一、过敏性反应的细胞生理	220
二、过敏性反应的起始信息	224
三、过敏性反应的信息传递中的酶类活性	229
四、过敏性反应在抗病机制中的作用	233
第三节 植物保卫素	235
一、植物保卫素的概念及其分类	235
二、植物保卫素的生物合成	242
三、植物保卫素激发子的性质	245
四、植物保卫素的抑菌作用	255
五、植物保卫素与植物抗病性	258
六、植物保卫素的应用前景	263
第四节 免疫信息物质	265
一、免疫信息物质的概念	265
二、免疫信息物质的诱导方法	267
三、免疫信息物质产生的机制	275
第五节 植物抗病机制的分子生物学	277
一、植物抗病信息传递物质的识别反应	278
二、植物受体与病原菌激发子、抑制子的分子识别	288
三、植物受体与病原菌毒素之间的分子识别	294
四、生物技术在植物抗病研究中的应用	297
结束语 植物病理生理学的研究和植物病害的防治策略	301
一、病原菌毒素与新防治策略	303
二、抑制病原菌的抑制子活性	304

三、植物保卫素的利用	305
四、激发子在病害控制中的可能性	305
五、提高植物对激发子的亲和性与敏感性	306
附录 有关专业名词、术语的中英文对照	307
主要参考书	310

第一章 病原生物的侵染过程

病原生物(简称病原物)的侵染过程(infection process)是指病原物侵入寄主植物的过程。一些病原物通过寄主的自然孔口或伤口被动地侵入植物组织,而另一些病原物已经进化到以特定的方式主动侵入植物,即通过病原物施加的机械压力或产生的酶类分解与破坏植物的角质层和细胞壁而进入寄主细胞,如多数病原真菌和线虫。在病原物的侵入过程中涉及到病原与寄主相互作用的生理学和生物化学,这是揭示各种病原物侵入机理的基础。近年来,对于病原物识别寄主的机制、识别物质的化学本质进行了大量研究。由于不同病原物性质和进化程度的差异,因而它们的侵染过程也各有特点。尤其在病原物侵入植物的方式及侵入机理方面、病原物与寄主植物的非亲和组合中相互识别的理论研究方面引起了植物病理学工作者的广泛兴趣。

第一节 诱导侵入

诱导侵入是指病菌在侵入之前受到寄主植物表面的物理和化学特性的吸引或病菌通过本身的特殊结构主动到达寄主表面侵染位点的过程。

一、物理诱导侵入

物理诱导侵入是指植物表面结构和其他物理特性对病菌侵入

的刺激作用。不同种植物表面或同一种植物不同器官表面在物理特性上存在着很大的差异,如表皮毛数量、气孔和皮孔的分布及结构、腺毛状体的数量、表皮细胞的电荷等。因此,在病菌诱导侵入中便出现了趋触性、趋气性、趋电性等现象。物理诱导侵入的可能性首先决定于病原物和植物之间的接触识别。接触识别是病菌与适当的寄主发生机械接触时形成的专化性识别系统。这种专化性取决于微生物和寄主两者表面组分的互补性。两者相互作用往往涉及到以下四个因素:① 病菌表面;② 适当的寄主器官表面;③ 发生相互作用的媒介;④ 接触时病菌和寄主所处的环境条件。其中病菌表面和寄主表面的特征是它们相互识别的关键,这些特征包括离子键氢键基团、表面疏水性、范德华力和它们在表面的分布方式。当寄主表面与病菌表面所带电荷相反时,它们便可以相互吸引和接触。范德华力属于正吸引力,与空间密度和静电荷的大小有关。疏水区可以使两个表面相似区域进一步靠近,有助于形成各种键。各个表面特征的分布方式是固定的,对接触识别至关重要。实验表明,病原物与寄主之间的相互接触的专化性强弱与两者间的亲和性程度有关。

(一) 趋触性

趋触性是指病菌对植物表面结构定向刺激的反应。

锈菌在单子叶植物叶片表面定向生长,即沿着表皮细胞的长轴作直角生长。电镜观察发现,在叶表细胞的角质层上覆有蜡结晶的晶格,晶格的脊可以决定芽管的生长方向。当芽管到达保卫细胞时即引起附着胞和其他侵染结构的形成。将角质层片浮在水面上,然后接种锈菌也出现类似现象。上述现象说明锈菌芽管的定向生长决不是由气孔分泌出的物质诱导所致,而是表面接触的物理刺激。灰霉菌 (*Botrytis cinerea*) 附着胞的形成也与物理刺激有关。将惰性膜(箔片)用细刷刮伤后能增加该菌附着胞的形成。

含油的火棉胶膜之所以能使菜豆锈菌夏孢子芽管发生分化是由于“油”起到了叶片脊的作用。此外,热刺激也能诱发病菌侵染结构的形成。

(二) 趋电性

趋电性是病菌受寄主物理诱导侵入的又一特征。植物根周围电流强度范围($0.3 \sim 0.6 \mu\text{A}$)足以启动 7 个种疫霉游动孢子的趋电性。

(三) 运动性

在一些情况下,细菌的运动性与其毒性相关,而细菌的运动性又取决于鞭毛的有无及其功能。一般而言,毒性菌系比非毒性菌系鞭毛形成较早,数量多。例如,梨火疫欧氏杆菌毒性菌系比无毒菌系运动更迅速,毒性菌系在活体外 10 小时后能产生正常大小的鞭毛,而非毒性菌系鞭毛很少,但 24 小时后,两种细菌菌系之间鞭毛数量差异不明显。有些细菌分离物尽管有鞭毛,但不能发挥正常功能,所以该分离物仍是无毒菌系。尽管细菌的运动性与其毒性相关,但在一些条件下它们不一定存在明确的因果关系,运动性的丧失并不标志着毒性的丧失,细菌侵入叶片后,无论能否运动,在毒性上的差异都不甚明显,在这种情况下,可能还存在其他决定毒性的因子。菜豆晕斑病假单胞菌(*Pseudomonas phaseolicola*)能运动的菌系引起的病斑是不能运动菌系的 12 倍,但如果它们都进入菜豆叶片内毒性差异就不明显了。然而生长在三苯基四唑化氯琼脂培养基上 24~48 小时的青枯假单胞菌(*Pseudomonas solanacearum*)的 27 个毒性分离物均不能运动,但它们却向空气移动而且很快,具毒性的青枯假单胞菌向寄主组织移动,似乎不是借助于鞭毛,有人认为是一种趋气性(aerotaxis)的表现。总之,细菌的运动性与其毒性有关,但又不一定是毒性的决定因子。