

马铃薯体内的预成抗菌物质

朱振东

(华中农业大学植保系)

植物具有各种各样抵抗寄生物侵染的机制, 本文仅讨论马铃薯体内的预成抗菌物质及其在对病害抗性中的作用。

1 马铃薯体内的预成抗菌物质及其抑菌作用

马铃薯体内含有十分丰富的预成抗菌物

质。这些预成抗菌物质都是次生代谢产物、主要为皂苷生物碱和酚类化合物两大类。

1.1 皂苷生物碱

马铃薯体内皂苷生物碱主要为茄碱(solanine)、卡茄碱(chaconine)、茄啉(solanidine)和番茄碱(tomatine)等。(结构见图1)

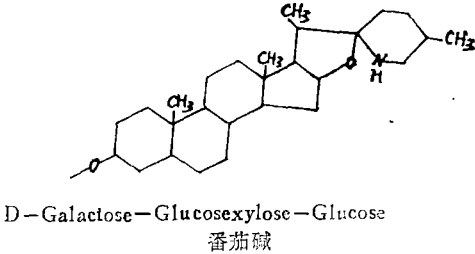
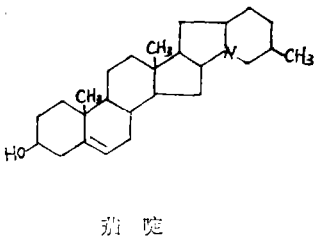
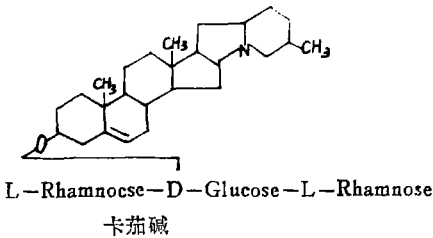
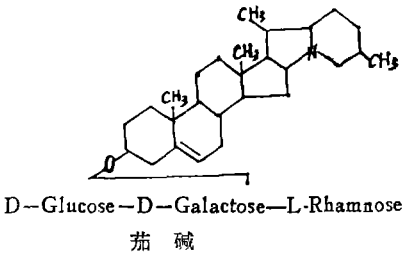


图1 几种生物碱的结构式

McKee (1955) 研究了 *Fusarium avenaceum* 在马铃薯块茎中的发展, 组织解剖结果表明它在细胞间生长一段时间后穿透细胞, 生长立即受阻, 这被认为是卡茄碱对它的作用。Allen等 (1968) 把马铃薯块茎对非致病菌 *Helminthosporium carbonum* 的抗性也归属于茄碱和卡茄碱。还有许多马铃薯

的非致病菌对茄碱十分敏感, 如 *Alternaria Solani*, *Botrytis allii*, *Coniophora cerebella*, *Fomes officinalis*, *Polystictus Versicolor*, *Pyricularia oryzae*, *Rhizoctonia solani* 和 *Schizophyllum commune* 等 (Mahadevan 1982)。Paquin (1966) 实验表明茄碱和卡茄碱对引起马铃薯环腐病的 *Corynebacterium*-

spedonicum 表现出抑制活性。茄碱对 *F. culmorum* (McKee 1959) 和 *A. solani* (Sinden等1973) 有抑制作用。

番茄碱在马铃薯中含量较少, 一般对番茄碱的活性研究主要以番茄植物为材料进行。不过 Hawkins 等 (1919) 对马铃薯体内的番茄碱的活性进行了研究, 结果表明番茄碱对 *Pythium Debaryanum* Hesse 有抑制

作用。Arneson等 (1968) 的研究结果也表明番茄碱对 *Colletotrichum orbiculare*, *Sepforialinicola* 和 *Helminthosporium turcicum* 是有毒的。

1.2 酚类化合物

马铃薯体内预成酚类抗菌化合物主要有绿原酸、咖啡酸和苯酚等。(结构见图2)

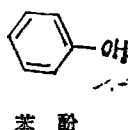
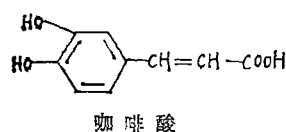
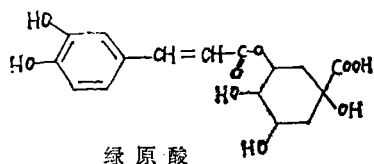


图2 几种酚类化合物的结构式

Swaminathan和koekler(1976)从马铃薯薯块上分离了一种对 *Aspergillus paraificus* 有抑制作用的化合物, 经鉴定这种化合物为苯酚。Uirfanen等 (1957) 也证明苯酚对 *Phytophthora infestans* 具有抑制作用。不过, 在马铃薯体内主要酚类预成抗菌物质为绿原酸和咖啡酸, Johnson和Schaal (1957) 发现马铃薯对疮痂病菌 (*Streptomyces scabies*) 的抗性与马铃薯块茎内高浓度的绿原酸有关。从Netted Gem马铃薯果皮和果肉组织中分离的咖啡酸和绿原酸对 *Helminthosporium carbonum* 1号小种, *Cephalosporium roseum* 和 *Myrothecium verrucaria* 有较强的抑制作用 (kui等1956)。Zalewski和Seaucria(1973)还证明了绿原酸和咖啡酸能抑制萎蔫诱发细菌 *Pseudomonas solanacearum* 的生长。

2 预成抗菌物质在马铃薯体内的分布

预成抗菌物质在植物体内的分布是不均匀的。在马铃薯块茎中, 根据Wolf和Duggar (1946) 的结果, 最高浓度的茄碱存在于块茎外围区域的表皮和皮层薄壁组织, 中间组织仅含痕量的茄碱, 而髓部不含茄碱。在植物生长过程中预成抗菌物质的浓度是波动的。例如, 30日龄的马铃薯幼叶 (kalahdin品种) 含1570 ppm的皂苷生物碱, 而120日龄的叶片仅含260ppm (sinden等1973)。

绿原酸和咖啡酸在马铃薯体内的分布与皂苷生物碱在马铃薯体内的分布相似, 而且绿原酸在病原菌侵染点处能加速合成。

理论上, 马铃薯体内预成抗菌物质的含量可以抑制其病原菌的扩展。如马铃薯表皮每克干组织含茄碱 0.3~0.6mg (Lampitt等1943), 这些浓度比体外抑制某些寄生真菌的

必需浓度高得多 (Mckee 1959)。马铃薯幼小植株体内的生物碱浓度也高于完全抑制 *Alternaria solani* 的浓度, 因为 Sindén 等 (1973) 的实验结果表明, 在 250ppm 时茄碱和卡茄碱各自对 *A. Solani* 的抑制效果为 33% 和 50%, 卡茄碱和茄碱、茄甙混合物的浓度为 250ppm, 对 *A. Solani* 的抑制效果为 40%。但是实际上由于环境因素和马铃薯体内其它因素的影响, 预成抗菌物质在体内的抑菌效果比在体外的抑菌效果差得多。

3 马铃薯体内预成抗菌物质的抑菌机理

3.1 皂苷生物碱的抑菌机理

Mckee (1959) 证明茄碱通过类似“溶血活性”的机制影响 *Phytophthora infestans* 卵孢子的膜表面, 孢子膨胀并很快破裂。因此, 与茄碱相关的生物碱显然是作用于细胞膜 (Mckee 1959, Arneson 等 1967)。

在生物膜中的甾醇和磷脂被认为是液晶状态的。皂苷生物碱与细胞膜上的甾醇反应形成不溶性复合物, 使细胞膜从液晶相变成了一个较硬的固相, 从而改变了细胞膜的渗透性, 这种细胞膜选择性透性的改变最终导致细胞的死亡。

Schlosser (1969) 认为皂苷生物作用于病原菌的唯一前题是病原菌细胞膜中甾醇的存在。然而 Segal 等 (1957) 提出一个另外的机制是膜溶解作用。根据他们用老鼠红血球做实验获得的结果, 仅仅微量的水溶性皂苷糖苷配基将与细胞膜上液态部分的甾醇反应产生沉淀, 不过这要求可溶性皂苷必须由 β -葡萄糖苷酶转化为葡萄糖苷配基。因此细胞膜溶解作用不仅需要细胞膜上甾醇的存在, 而且还需要将皂苷转变成葡萄糖苷配基的 β -葡萄糖苷酶的存在, 这两个前题中任何一个的缺乏, 皂苷生物碱将不能影响病原菌的细胞膜。

3.2 酚类预成抗菌物质的作用机制

绿原酸降低组织的 pH 值, 使病原菌没有一个有利于生长的环境是其作用于病原菌的一个主要原因。Rubin 和 Artsikhovskaya (1969) 认为绿原酸的作用不是由它的毒性决定的, 而是由于它降低 pH 值而产生一个不利于寄生物生长的环境这一事实决定的。Johnson 和 Schaal (1952) 表明绿原酸降低细胞 pH 值, 产生一个对疮痂病菌生长不利的基质。同时实验室结果证实, 当绿原酸加入非缓冲的马铃薯蔗糖琼脂培养基内, 能使 pH 值降低到足以不能使疮痂病菌生长; 但在缓冲琼脂培养基 (pH 6.2) 内, 100ml 琼脂中含 400mg 绿原酸也不能阻止几个 *S. Scabies* 生理小种的生长。

酚类化合物预成抗菌物质还作用于许多病原菌分泌的酶。Russel (1974) 筛选了 320 种植物的提取液对 *Verticillium abloatum* 分泌的纤维素酶进行抑制作用实验, 结果表明大约有 7% 的植物提取液呈抗酶活性, 这些植物的提取液中含有丹宁、绿原酸和咖啡酸。马铃薯植物提取液中所含的绿原酸和咖啡酸能抑制 *Trichoderma Viride* 纤维素酶的活性 (Mandels 和 Reese 1963), 同时也抑制 *Botrytis cinerea*, *Saccharomyce scleroforum* 及 *Fusarium oxysporum flycopersici* 的果胶酶活性 (Chona 1932 Echandi 和 Walker, (1957)。Mosolov 等 (1976) 还证明绿原酸和咖啡酸能抑制 *Fusarium solani* 的蛋白酶活性。病原菌所分泌的这些酶在其致病过程中都起着重要作用, 因此, 绿原酸和咖啡酸对病原菌所分泌的酶的抑制作用是它们作用于病原菌的一个机制。

此外, 已证明苯酚和醌类化合物是氧化磷酸化作用的有效抑制因子。因此, 马铃薯体内的苯酚以及绿原酸、咖啡酸的氧化物能抑制微生物的氧化磷酸化作用, 干扰其能量代

谢。

4 马铃薯致病菌对预成抗菌物质的作用

4.1 干扰预成抗菌物质的合成

少数寄生物已发展到有直接干扰预成抗菌物质合成的能力。*Phytophthora infestans* 0 生理小种侵染马铃薯, 在Rishiri品种上引起不亲合反应, 导致大量的茄碱积累 (Ishizaka和Tomiyaama 1972), 相反, 在*phytophthora infestans* 和马铃薯的亲合组合中仅有少量的茄碱积累, 很清楚亲合小种的侵染干扰了马铃薯体内茄碱的合成。但这种干扰预成抗菌物质合成的机理还不清楚。Mahadevan (1982)认为这种干扰是通过病原菌产生阻抑素(impedin)而实现的, 但这只是一个假设, 还有待于进一步用实验证明。

4.2 预成抗菌物质的钝化

存在于茄科植物中的番茄碱在中性和碱性条件下对微生物是有毒的。Schosser (1975)发现*Bofrytis Cinerea*, *Corticium rolfsii*和*Monilia fructigena*在中性和碱性条件下对番茄碱是十分敏感的, 但是这些真菌能成功地定殖在番茄果上, 因为它们能各自将侵染部位的pH降低到3.6, 4.4和4.4, 在这个条件下番茄碱几乎是无毒性的。进一步实验证明, *C. rolfsii*对番茄碱的抗性明显地受其本身产生的草酸的影响 (Bateman和Beer 1965)。草酸显著降低被侵染果肉组织的PH值到一个使番茄碱不能发挥其杀菌特性的范围。茄碱及卡茄碱的“溶血活性”在碱性溶液中比在酸性溶液中大(Mckee 1959), 因为在酸性条件下皂苷生物碱被质子化而丧失其活性。

4.3 寄生物中活性位点的缺乏

一些植物病原微生物通过缺乏细胞膜系

统中的某一个成份, 从而使它物缺们毒有乏质容易突破的缺口。Allen和Kuc (1968)把马铃薯块茎对非致病菌*Helminthosporium carbonum*的抗性归于茄碱和卡茄碱的存在, 但是*Phytophthora infestans*不受这些生物碱的影响, 因为在它的细胞膜上缺乏甾醇, 而甾醇是微生物对皂苷生物碱敏感的两个先决条件之一。

4.4 寄生物对预成抗菌物质的忍耐

一般来说, 对一个特定品种致病的微生物对其产生的预成抗菌物质是不敏感的, 这种关系是在进化规律的区域之内。既然寄主与寄生物一起进化, 病原菌经受到寄主植物预成抗菌物质的作用, 正象内吸杀菌剂一样, 不能被期望永远有效。在进化过程中病原菌必然能产生对寄主预成抗菌物质具有一定程度忍耐性的菌株

5 对预成抗菌物质作用的评价

皂苷生物碱决定了马铃薯幼期植株对*Alternaria solani*的抗性 (Sinden等1973), 同时Sinden等还明确地建立了生物碱浓度和*A. solani*在马铃薯叶片上诱发病斑大小的关系。马铃薯品种绿原酸的含量和它们对*Verticillium albo-atrum*的抗性存在着相关性 (Lee和Le Tourneau 1958)。Tohnson和Schaal (1952)证明高浓度的绿原酸产生在疮痂病抗性品种Yampa和Russet Burbank中, 并进一步实验证明疮痂病抗性品种Yampa和Russet Burbank中含绿原酸及总酚的量比感病的Triump品种多 (Tohnson和Schaal 1957)。Kuc' (1956)用多种真菌接种马铃薯薯块后发现绿原酸含量增加, 并认为这是马铃薯对病原菌产生保卫反映的一个原因。

Johnson和Schaal的早期结果在植物育种工作者中引起相当大的兴趣, 并且他们基于马铃薯绿原酸的含量来选择马铃薯品种。不

过Emilsson (1953) 的实验结果与Johnson等获得的结果有差异, Emilsson认为绿原酸含量和品种疮痂病抗性之间没有显著的相关性, 而且Wolffgang和Hoffman (1959) 检测了40个对疮痂病不同抗感性的马铃薯品种果皮中绿原酸含量, 也没有发现任何相关性。因此, 要准确评价预成抗菌物质在马铃薯抗病性中的作用是困难的, 因为在这方面所作的工作很少, 也不系统, 而且在已作过的工作中不同的工作者获得的结果不同。但是有一点是可以肯定的, 预成抗菌物质能够有效地阻止病菌的发展, 在植物对非致病病原菌的抗性中起着十分重要的作用。

本文承蒙周茂繁教授、卫月斗同志审阅。在此致谢!

参 考 文 献

- [1] Allen E H and Kuc J α -Solanine and α -Chaconine as fungitoxic compounds in extracts of Irish potato tubers. *Phytopathology*, 1968, 58: 776~781
- [2] Arneson P A and Durbin R D. Hydrolysis of by *Septoria lycopersici* a detoxification mechanism. *Phytopathology*, 1967, 57: 1358~1360
- [3] Arneson P A and Durbin R D. The sensitivity of fungi to tomatine. *Phytopathology*, 1968, 58: 536~537
- [4] Arneson P A and Durbin R D. Studies on the mode of action of tomatine as a fungitoxic agent. *Plant Physiol*, 1968, 43: 683~686
- [5] Bateman D and Beer S V. Simultaneous Production and synergistic action of oxalic acid and palygalacturonase during pathogenesis by *Sclerotium rolfsii*. *Phytopathology*, 1965, 55: 204~211
- [6] Chona B L. Studies in the physiology of parasitism X. An analysis of the factors underlying specialization of parasitism with special reference to certain fungi parasitic on apple and potato. *Ann Bot*, 1932, 46: 1033~1050
- [7] Echandi E and Walker J C. Pectolytic enzymes produced by *Sclerotinia fimbriata*. *Phytopathology*, 1957, 47: 303~306
- [8] Emilsson B. The relation between content of chlorogenic acid and scab resistance in potato Varieties. *Acta Agr Scand*, 1953, 3: 328~333
- [9] Hawkins L A and Harvey R B. Physiological Study of the parasitism of *Pythium debaryanum* Hesse on the potato tuber. *J Agr Res*, 1919, 18: 275~297
- [10] Ishizaka N and Tomiyama K. Effect of wounding and infection by *Phytophthora infestans* on the Contents of terpenoids in potato tubers. *Plant cell physiol*, 1972, 13: 1053~1063
- [11] Johnson G and Schaal L A. Relation of Chlorogenic acid to scab resistance in potatoes *Science*, 1952, 115: 627~629
- [12] Johnson G and Schaal L A. Accumulation of phenolic Substances and ascorbic acid in potato, tuber tissues upon injury and their possible role in disease resistance. *Am Potato*, 1957, 34: 200~209
- [13] Johnson G and Schaal L A. Chlorogenic acid and other orthodihydric phenols in scab-resistant Russet-Burbank and scab susceptible Triumph Potato tubers of different maturities. *Phytopathology*, 1957, 47: 253~253
- [14] Kuc J, Henze R E, Ulstrup A J and Quackenbush F W. Chlorogenic and caffeic acids as fungistatic agents produced by potatoes in response to inoculation with *Helminthosporium carbonum*. *J Am Chem Soc*, 1956, 78: 3123~3125
- [15] Kuc J. A biochemical study of the resistance of potato tuber tissue to attack by various fungi *Phytopathology*, 1957, 47: 676~680
- [16] Lampitt L, Bushie J, Rooke H and Jackson E. Solanine, glycoside of the potato II, Distribution in the potato plant. *J Soc Chem Ind*, 1943, 62: 48~51
- [17] Mahadvan A. Biochemical aspect of plant disease resistance. Today Tomorrows printers and publisher, 1982
- [18] Mandels M and Reese E T. Inhibition of cellulases and β -glucosidases—in E T Reese (ed.), *Advances in enzymic hydrolysis of cellulose and related materials*, 1963, 115~158

- [19] McKee R K. Host-parasite relationships in the dry rot disease of potatoes. *Ann Appl Biol*, 1955, 43: 147~148
- [20] McKee R K. Factors affecting the toxicity of Solanine and related alkaloids to *Fusarium Caeruleum*. *J Gen Microbiol*, 1959, 20: 686~696
- [21] Mosolov V V, Llgrova M D, Fedurkina NV and Bensen I I. The biological significance of proteinase inhibitors in plants. *Plant sci lett*, 1976, 7: 77~80
- [22] Rubin B A and Arstikhovskaya E V. Biochemistry of pathological darkening of plant tissues. *Ann Rev phytopath*, 1964, 2: 157~178
- [23] Russel S. Inhibition of *Verticillium albo-atrum* cellulase. *Acta Microbiol Pol Ser B*. 1974, 6: 105~108
- [24] Schlosser E. Interaction of saponins with cholesterol, lecithin and albumin. *Can J physiol pharmacol*, 1969, 47: 487~490
- [25] Schlosser E. Role of saponins in antifungal resistance I. Tomatin dependent development of fruit rot organisms on tomato fruit. *Z Pflanzen pflanzenenschutz*, 1975, 82: 476~484
- [26] Segal R and Schlosser E. Role of glycosidases in the membranolytic antifungal action of saponins. *Arch Microbiol*, 1975, 104: 147~150
- [27] Sinden S L, Goth R W and Brien M J O. Effect of potato alkaloids on the growth of *Alternaria solani* and their possible role as resistance factors in potatoes phytopathology 1973, 63: 303~307
- [28] Swaminathan B and Koehler P E. Isolation of an inhibitor of *Aspergillus parasiticus* from white potatoes (*Solanum tuberosum*). *J Food Sci* 1976, 41: 313~319
- [29] Virtanen A I, Hietala P K and Wahlroos O. Antimicrobial substances in cereals and fodder plants. *Arch Biochem Biophys*, 1957, 69: 436~500
- [30] Wolf M J and Duggar B M. Estimation and physiological role of Solanine in the potato. *J Agr Sci*, 1946, 73: 1~32
- [31] Zalewski J C and Seauclair L. Inhibition of bacterial growth by extracts from potato tissues. *Phytopathology*, 1973, 63: 942~944

关于我部要求标引参考文献的通知

根据国家标准局发布的《中华人民共和国国家标准》(GB7713—87)的要求,我部将从1990年开始按其要求的规范编排《马铃薯杂志》,特此通知投稿者:凡列参考文献的文章,一律要求在正文中标引文献序号,并且按在正文出现的顺序在文后列出参考文献。期望作者积极合作。

