

许 凤,杨秀梅,张丽芳,等. 观赏植物抗病育种研究进展[J]. 江苏农业科学,2021,49(7):44-51.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2021.07.007

观赏植物抗病育种研究进展

许 凤¹,杨秀梅¹,张丽芳¹,王丽花¹,苏 艳¹,瞿素萍¹,张艺萍^{1,2}

(1. 云南省农业科学院花卉研究所/国家观赏园艺工程技术研究中心/云南省花卉育种重点实验室/云南省花卉工程技术研究中心/昆明市花卉遗传改良重点实验室,云南昆明 650205; 2. 云南云科花卉有限公司,云南昆明 650200)

摘要:在观赏植物的栽培和售后期间经常会发生各种各样的病害,类病毒和病毒、植原体、细菌、卵菌及真菌均可危害观赏植物。与化学防治的短期效应相比,抗病育种是一种可持续的作物保护方法。挖掘和增强观赏植物抗病性可以减少对其他控制策略的需求。因此,提高抗病性通常是观赏植物育种者优先考虑的因素,选育观赏形状好且抗病的品种一直都是观赏植物育种者的目标。本文综述了在观赏植物抗病育种过程中危害观赏植物的病原物生活方式和宿主特异性、观赏植物的抗病机制、抗病性测定方法、抗病育种技术等,展望了观赏植物抗病育种的方向,以期对观赏园艺植物抗病品种的选育提供理论参考。

关键词:生物测定;抗病性;植物病原物;观赏植物

中图分类号:S680.34 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2021)07-0044-07

许多观赏植物作为盆栽、切花或园林植物在栽培和售后的过程中都会受到不同微生物的危害。类病毒和病毒、植原体、细菌、卵菌及真菌均可危害观赏植物。由于新出现的病害、病原物的变化及寄主范围的变化,观赏植物的病理学问题也在不断发展。新病原物数量的增加受气候变化、植物材料的国际贸易等的影响。与作物化学保护产品的短期效应相比,提高抗病性的育种是一种可持续的作物保护方法。挖掘和增强观赏植物抗病性可以减少对其他控制策略的需求。

与其他农作物相比,观赏植物的抗病育种起步较迟。其原因一是观赏植物的抗病育种受到大量观赏物种和病原物种类的多样性以及其特定的生活方式、寄主范围等的限制。二是观赏植物育种主要是一个直观的过程,而不是基于特定的选择方案。通常仅在育种后期才观察植物的抗性^[1]。三

是可用的资源在育种方案中应用得较少。低经济价值的作物和世代周期进一步限制了资源的利用。在较大的学科领域共享资源和信息,如常见的蔬菜育种,但在观赏植物中相当有限^[2]。四是观赏植物育种的局限性还包括由多倍体引起的复杂遗传学。首先涉及的常常是挖掘新特征且具有市场价值的观赏植物。育种目标通常取决于经济重要性。因此,抗病性的需求还取决于病原物的经济影响。新品种结合增强抗病性应满足所有与品质和产量相关的特性^[1]。

可以通过常规育种(包括生物测定)、应用生物技术手段或标记辅助选择及引入新的育种技术来提高观赏植物的抗病性。

1 病原物生活方式和宿主特异性

观赏植物上的病原物多样性广泛。有些病原物是高度特异性的,称为宿主特异性,而另一些病原物则有很广的寄主范围。对于育种者来说,了解特定病原物和介导宿主特异性或生活方式的因素是必不可少的,了解植物感病或抗病性的致病机制有助于培育出具有抗病性的作物。观赏植物和病害的多样性及其特定的寄主范围和生活方式使得抗病育种变得复杂。

根据病原物以植物为食的方式,可以将它们分为3类:腐生型、寄生型和半寄生型。腐生型病原物在定殖之前或期间杀死植物细胞。寄生型病原物

收稿日期:2020-07-16

基金项目:云南省科技人才和平台计划(编号:2017HB083);云南省重点新产品开发专项(编号:2016BB009);云南省国际科技合作项目(编号:2018IA049);部省合建项目(编号:2018BSHJ0108)。

作者简介:许 凤(1984—),女,云南昆明人,硕士,助理研究员,主要从事观赏园艺植物资源与育种研究。E-mail:148422486@qq.com。

通信作者:张艺萍,博士,研究员,主要从事观赏园艺植物抗病育种研究,E-mail:blackfarinj@126.com;瞿素萍,硕士,研究员,主要从事观赏园艺植物繁育与育种研究,E-mail:1035496319@qq.com。

通常是专性寄生物,没有植物就无法生长。半寄生型病原物以寄生性开始,但在后期变成腐生性的。寄生型通常是寄主特异性的,而腐生型通常具有更广泛的寄主范围,但有些是寄主特异性的^[3]。

在卵菌纲疫霉属(*Phytophthora*)中,如在桉木上的 *P. alni* 或橡树上的 *P. quercina* 就是寄主特异性的^[4]。其他疫霉属的真菌寄主范围很广:*P. ramorum* 有 100 多种寄主植物种^[5],*P. cinnamomi* 甚至可以感染数千种寄主植物^[6]。疫霉属真菌都能在许多木本观赏植物上发现,如山茶、杜鹃和莢蒾。一些疫霉菌病原物可能是腐生性的,而另一些可能是半寄生性的:有时它们的行为在其生命周期中发生变化,或者它们的行为不仅取决于其所属物种,而且还取决于其寄主植物^[7]。

真菌葡萄孢属中的植物病原物也是如此。灰霉病的病原物灰葡萄孢(*Botrytis cinerea*)是一种腐生性真菌的教科书实例,该真菌在真双子叶植物(包括许多观赏植物种)中具有非常广泛的寄主范围^[8]。然而,有些葡萄孢属物种的寄主范围非常狭窄,包括一些观赏植物上的特异性葡萄孢,如郁金香上的 *B. tulipa*,百合上的 *B. eliptica*,唐菖蒲上的 *B. gladiolorum*,番红花上的 *B. croci*,金盏花上的 *B. calthae*,花毛茛上的 *B. ranunculi*,天竺葵上的 *B. pelargonii*,芍药上的 *B. paeoniae*,风信子上的 *B. hyacinthi*,水仙鳞茎上的 *B. narcissicola* 和水仙叶上的 *B. polyblastis*,雪莲花上的 *B. galanthina*,鸢尾上的 *B. convuluta*^[9]。葡萄孢属的进化已被 Staats 等的分子系统发育研究所证实^[10]。值得注意的是,并不是所有的葡萄孢属都是腐生性的,有些具有腐生性生活方式^[11]。

病毒、类病毒以及真菌病原物如白粉病菌和锈菌是寄生性植物病原物的示例。许多植物物种,包括观赏植物,都容易发生白粉病。尽管如此,致病菌要么是严格寄主特异性的,要么具有非常狭窄的寄主范围。如在玫瑰上,白粉病由真菌 *Podosphaera pannosa* 引起;在杜鹃花上,该病是由 *Erysiphe azalea* 引起的;在紫丁香上则是 *Microsphaera penicillata* 引起的等。锈病也是如此,菊花上的白锈病是由 *Puccinia horiana* 引起,玫瑰上的锈病是 *Phragmidium* spp. 引起的等。

像 *Xylella fastidiosa* 这样毁灭性的细菌实际上是半寄生性的。当细菌转换到腐生阶段时才会发病,而病原物在其半寄生性阶段可能很长一段时间

内不会发病^[12]。

2 观赏植物的病害控制

在园艺中可以通过集约且高度可控的栽培方法,即配备有水、肥和气候控制系统的温室来避免非生物胁迫。园艺中的生物胁迫可以成功应用化学药品来控制。然而,今天在观赏植物的保护方面显然存在不足。一方面,针对农药使用有更严格的规定,有害生物综合治理(IPM)措施的义务以及消费者对环境问题认识的提高,如关注“授粉友好型”植物上的化学残留物^[13]导致了在观赏植物贸易中对残留物有更多的规范和要求。另一方面,观赏植物市场成功的主要标准是植物的审美价值,因此,病害造成的所有损害都会降低作物的价值^[14]。因此,化学保护仍然是获得顶级产品的首选解决方案。尽管如此,让专业人员和最终用户减少农药使用的政府政策是必须的,而且消费者对于环境友好型园艺产品的认识和需求也越来越高。

与农作物相比,观赏产品的附加值更高。由于耕种面积通常很小,在观赏植物保护方面的创新受到限制。从开阔的田间苗圃到温室栽培的盆栽植物和切花,植物种类和生长系统的高度差异给必要的植物毒性测试增加了困难。因此,农作物保护产品的生产者很少去申请专门应用于观赏植物的产品注册。为了克服这些问题,一些国家允许第三方(官方机构、科学机构或咨询机构)获得次要作物的授权。

2.1 抗病机制

植物病原物的攻击会触发植物的免疫反应。Jones 等的拉链模型是植物对病原物侵袭反应最广泛接受的解释^[14-15]。在第一阶段,病原物相关分子模式(plant pathogen-associated molecular patterns,简称 PAMP)通过植物模式识别受体(pattern recognition receptors,简称 PRR)识别病原物的保守结构。保守结构的 1 个例子是几乎所有鞭毛细菌中都存在细菌鞭毛蛋白。对保守结构的这种认识导致了第 1 步防御反应的激活:植物免疫反应(pattern-triggered immunity,简称 PTI),通常可以成功地抵御病原物。PTI 反应包括胼质层沉积、细胞壁变化以及防御相关蛋白和植保素的积累^[16]。一些病原物分泌出毒性因子,从而抑制 PTI 导致植物产生效应因子激活的感病性(effector-triggered susceptibility,简称 ETS)。该阶段的植物反应是程序性细胞死亡

(programmed cell death, 简称 PCD) 和过敏反应 (hyper-sensitivity responses, 简称 HR), 这些都是基于效应因子激活的感病性 (ETI)。已知这些机制对 (半) 寄生型致病菌最有效^[15]。当受到昆虫和腐生性病原物的攻击后, 激发了基于损伤相关分子模式 (damage-associated molecular patterns, 简称 DAMP) 的机理。这种类型的损伤会导致各种宿主防御反应, 类似于 PAMP 三角反应^[17]。

由 ETI 和 PTI 诱导的信号传导途径的下游, 涉及 3 种植物胁迫激素: 水杨酸 (SA)、茉莉酸 (JA)、乙烯 (ET) 是对生物胁迫反应后诱导的胁迫激素。当对寄生性和半寄生性病原物产生抗性时, 会开启 SA 途径。腐生性病原物和虫害会刺激 JA 和 ET 途径。植物防御信号传导途径也涉及其他激素如脱落酸 (ABA)、生长素、赤霉素 (GA)、细胞分裂素 (CTK)、油菜素内酯 (BR) 和肽激素^[18]。对防御网络激素调节的更多了解可能会为抗病育种开辟新的前景。育种者对植物免疫反应的激活很感兴趣。通过应用特定激发子或植物激活剂上调抗病性的植物基因型在抗病性方面具有优势。触发免疫反应将导致病程相关蛋白质的形成、细胞壁增强、激素调节的变化等^[3]。

植物与病原物之间的某些特定相互作用已得到充分研究, 并改良了作物的抗病性。在农作物中, 抗病基因 (*R* 基因) 和与抗病相关的不同 *R* 基因或数量性状基因座 (QTL) 组合的品种应用得到了发展。聚合 *R* 基因和 QTL 被认为是抗性育种的一种较好策略^[19]。然而, 在观赏植物育种中, 这些应用尚不发达。另一种方法是基于病原物与宿主之间兼容性的丧失。根据 *S* 基因的原理, 抗性本身不是渗入的, 而是感病性的丧失。这种基于 *S* 基因失活的抗性被认为更广谱和更持久, 因此具有非常好的育种潜力^[20]。根据感染的阶段, 可以识别出 3 类 *S* 基因: 早期病原物侵入, 宿主防御调节和病原物在宿主中继续侵染^[21]。基于 *S* 基因的抗病性教科书示例是在大麦中发现的霉病位点抗性基因 *O* (*MLO*)^[22]。在发现大麦的广谱白粉病抗性是基于 *mlo* 基因功能丧失后, 还在拟南芥、番茄和豌豆等其他植物中研究了该基因与白粉病之间的关系。功能丧失的隐性等位基因 (*mlo*) 可以介导对白粉病的广谱抗性, 并在育种方面很有前途^[21]。许多观赏植物容易感染白粉病。因此, *mlo* 功能丧失可为观赏植物抗白粉病的研究提供新思路。第 1 次的尝试是

在月季中, 已从 1 种大型月季的 EST 序列中分离出 4 个 *MLO* 同源基因并进行了鉴定^[23]。

植物病原物, 特别是细菌中的基因组测序使得对病原物的多样性和进化以及细菌生活方式和致病性有了更深入的了解^[24]。现在, 植物病原物正受到大规模遗传方法的影响; 突变体的收集用于提供基于功能的毒性基因信息。将来, 无论在病害管理策略中, 还是在宿主抗性育种中, 病原效应物的鉴定将变得越来越重要^[25]。

2.2 抗病育种

2.2.1 常规抗病育种

在观赏植物中, 关于抗病育种的例子很少。因此, 在某些情况下, 化学农药无法再维持作物正常生长, 就需要其他的解决方案。病害的经济影响与对抗病的迫切需要有关。如由 *Calonectria* spp. 引起黄杨木的巨大损失之后, 启动育种计划的唯一原因就是提高抗病性^[26]。

抗病育种中应用的方法取决于作物和病原物的类型。循环选择是一种常规方法, 旨在进行反复的选择, 可以通过连续选择如聚合抗性基因来实施, 经过几代后就会增加不同的特征。另一种方法是对每个特征 (包括抗病性) 应用独立的淘汰标准。这样, 只有在每种性状 (包括抗病性) 的阈值水平以上的植株才能保留。在指标选择方面, 对基因型的综合表现进行了评价。一个基因型表现优异的性状被认为是对表现较差的性状的补偿。根据抗病性在选择中作为不同性状组合的价值, 抗病性可以在几代间得到改善。然而, 抗病育种可能会产生副作用, 如在抗病和作物产量之间进行权衡的适应度成本。病原菌的重要性及其流行和危害界定了特定农作物抗病性状的重要性。

在观赏植物中, 不经常报道 (再) 利用野生远缘种和种间杂交来定向引入抗病性。如在几个月季种中发现了对几种病害的抗性。但是到目前为止, 野生种质的利用仅应用于庭园月季, 在庭园月季中, 月季类型和倍性水平会发生很大变化, 并且由于种植者和消费者的需求, 抗病性已经作为优先考虑的性状。在切花月季中, 狭窄的遗传背景、对不同世代回交的需要以及四倍体是在育种中引入较好抗性月季种的一个障碍。在袋鼠爪 (*Anigozanthos* spp.) 中, 种间杂交正是用于培育抗病品种, 主要是抗由 *Puccinia haemodori* 引起的锈病和由 *Alternaria anigozanthi* 引起的墨斑病^[27]。在其他情况下, 抗病性是种间杂交的副效应。在绣球花育种中已经看

到了这一点。*Hydrangea angustifolia* 种与商业上重要的种 *H. macrophylla* 杂交后产生的杂种对白粉病具有更好的抗性,这就是以导入其他更理想的性状为主要育种目标的一种副效应^[28]。

常规抗病育种需要有效的筛选技术来选择最佳的父母本和优良的后代。因此,表型鉴定是筛选植物抗病性的基础。在过去的 10 年中,通过传感器开发和高性能计算的技术进步,在基于高通量表型分析方法的开发方面取得了巨大的进步^[29]。同样,观赏植物育种尚未利用高通量表型技术。

选择的筛选方法和生物测定需要病理学方面的知识,特别是病原菌群体内的变异可以抵消有效的筛选。因此,测试方法必须可控且可重复,并应在对病原物种群内多样性的抗性方面反映植物的性能。

寄主、病原物和环境之间的相互作用通常很复杂,可能使植物的抗病性评估变得复杂甚至抵消抗病性。在实践中,经常观察到生物测定的可重复性受环境变化或其他(非)生物胁迫的影响。测试可以在实验室和生长室中进行,也可以在正常的生长条件下甚至在组织培养中进行^[30]。实验室测试可提供更好的标准化和更好的受控环境。它们通常在离体的叶片或叶盘上进行,如对天竺葵属(*Pelargonium* spp.)的葡萄孢菌(*Botrytis*)具有抗性^[30]。组织培养中的再生可用作选择机制:例子包括耐镰刀菌的康乃馨^[31]和百合^[32]的筛选。组织培养测试是在添加了尖孢镰刀菌培养滤液的培养基上进行的。在尖孢镰刀菌滤液存在的情况下,两种作物的再生植株中都筛选到了对病原物抗性明显提高的植株。

2.2.2 生物技术在抗病育种中的应用 分子标记辅助选择(MAS)和与抗病性连锁的 QTL 已开发用于许多农作物和病原物。MAS 在植物育种中的应用在以下方面值得关注:(1)难以表型表达成本高或周期长的性状;(2)取决于发育阶段或特定环境的性状;(3)回交选择隐性等位基因;(4)聚合基因^[33]。总的来说,MAS 在育种计划中的应用落后于预期。主要问题是复杂的性状、与表型选择相比的成本效率、用于 QTL 定位的高通量精确表型、有用的计算工具及与环境相互作用的基因型和上位性。因此,在许多农作物中,不能将 QTL 验证为有用的 MAS^[34]。在观赏植物中,提高抗病性的分子标记仅在有限的程度上应用。Arens 等综述了观赏植

物的研究进展^[2],主要列举了郁金香对 3 种病害的抗性即尖孢镰刀菌(*Fusarium oxysporum*)、郁金香碎裂病毒、灰霉菌(*Botrytis tulipae*)及 SNP 标记的应用。同样在多倍体中,已经开发了应用于抗病性的标记,如在月季中已经开发出抗月季不同病原物的抗性标记和 QTL^[35-36],但在月季育种实践中并不常用。Debener 等综述了不同的新技术,如下一代测序(NGS)方法和靶向突变方法,用于检测、分析和利用月季中的防御基因^[37]。

受不同基因影响的复杂性状对于传统的 MAS 来说太困难了。但是现在基因组选择使用所有的标记数据进行性能预测,从而获得更准确的预测。系统方法将改进和廉价的“基因组”技术与高通量表型相结合。这种方法将有助于研究植物和病原物代谢组的相互作用和相互作用中的生理学,并将这些数据与环境变化关联起来。这些将最终改善病害管理策略^[38]。这里的挑战是要将实验室知识转化为田间条件并应用于商业育种。越来越多的测序基因组可供使用,包括几种观赏植物,如蝴蝶兰(*Phalaenopsis*)^[39]。

基因改良(GM)已发现可用于抗病育种:值得注意的是,北美已批准的转基因田间试验总数中约有 10%旨在提高抗病性。这个比例已经保持 15 年不变^[39]。在某些地方,法律的限制也阻碍了转基因方法在观赏植物上的应用。尽管法律上有严格的限制,但仍有许多文献介绍了有关观赏植物的基因转化,其中大多数适用于切花。与许多其他技术相反,大量的基因工程研究应用于改良许多不同观赏植物的抗病性。最近发表的 2 篇有关切花的基因工程^[40]和普通观赏植物的基因工程^[41]的综述,其中包括抗病性的遗传转化工作。许多观赏植物中组织培养方案的可用性可能解释了其在遗传转化研究中的受欢迎程度。迄今为止,尚无抗病性提高的转基因观赏植物商品化生产。

遗传改良中最流行的观赏植物是菊花,也是其对病害的抗性。在菊花中,基于 hpaGXoo 基因和木梅 *Prunus mumei* 多聚半乳糖醛酸酶抑制蛋白(polygalacturonase-inhibiting protein,简称 PGIP)基因^[42-43]的过表达可获得对 *Alternaria tenuissima* 的抗病性。通过将水稻几丁质酶基因(*CHI-II*)整合到 CMV(cucumber mosaic virus)的外壳蛋白(cp)基因中^[44]可获得对由针壳孢属(*Septoria*)引起的叶斑病的抗性,通过核衣壳基因整合可获得番茄斑萎病

毒(TSWV)的抗性^[45],基于水稻几丁质酶^[46]和 *N*-甲基转移酶基因(*CaXMTI*, *CaMXMTI* 和 *CaDXMTI*)可获得灰霉菌(*Botrytis cinerea*)的抗性^[47]。

在月季中,转基因方法已用于改良抗病性,但所有方法仅导致水平抗性增加。通过引入不同的基因可增加黑斑病抗性^[48-50]。据报道,在引入抗菌蛋白 AceAMP1^[51]和水稻几丁质酶基因^[52]后,白粉病抗性增强。

在非洲菊中,通过导入 *NP* 基因(核蛋白基因)获得了对 TSWV 有抗性的植株^[53]。在一品红中,病毒衍生的发夹 RNA 结构获得了对一品红红叶病毒(*poinsettia mosaic virus*,简称 PnMV)的抗性^[54]。在唐菖蒲中,应用转基因方法引入了对大豆黄化花叶病毒(BYMV)和 CMV 的抗性。由于对 BYMV 的抗性不稳定,因此结果各不相同^[55]。对 CMV 的抗性取决于病毒亚组对植物的侵染力^[56-58]。Kamo 等还介绍了唐菖蒲对尖孢镰刀菌(*Fusarium oxysporum*)的抗性^[59-60]。

在百合中,通过水稻几丁质酶 10(*RCH10*)基因过表达开发了对灰葡萄孢(*Botrytis cinerea*)抗性增强的转基因植株^[61]。通过应用有缺陷的 CMV 复制酶基因来改良百合对 CMV 的抗性^[42]。Vieira 等通过 *OclΔD86* 的过表达获得了对根结线虫(*Pratylenchus penetrans*)的抗性植株^[62]。

在蝴蝶兰中,通过 CymMV 外壳蛋白(*CP*)基因渗入获得了对大花蕙兰花叶病毒(*Cymbidium mosaic virus*,简称 CymMV)的抗性^[63]。将具有 CymMV *CP* 的蝴蝶兰植株用甜椒铁氧还蛋白的 cDNA 重新转化,可获得兼具病毒抗性和对胡萝卜杆菌(*Pectobacterium carotovora*)的抗性^[64]。

新的育种技术(NBT)在研究和应用育种方面都有很高的期望。应用 NBT 提高抗病性受到越来越多的关注:这些技术包括锌指核酸内切酶,类似转录激活子的效应核酸酶(TALENs)和 CRISPR/Cas9 技术。CRISPR/Cas9 等基因组编辑技术目前获得了最多的关注。CRISPR/Cas9 的作用方式是基因的失活、改变或插入,与其他技术相比,其精度要高得多。像转基因技术一样,政府现在必须决定是否将使用这种技术产生的栽培品种投放市场。NBT 在提高抗病性方面的应用潜力与对植物-病原物互作的了解取得了巨大进展有关,但是这种知识仍主要应用于实验室和生长室测试的模型系统中,而

对于不同作物和病原物组合的病原物效应知之甚少。因此,用于病害控制的模式触发和效应触发免疫(PTI 和 ETI)的调节是新兴的研究领域之一。观赏植物遗传转化方面的大量经验推动了人们对应用 NBT 的期望,尤其是由于预期的法律限制较少。Xiong 等回顾了基因组编辑技术在园艺作物育种(包括观赏植物)中的潜力^[65]。*MLO* 基因的应用引起了人们的关注;一个有前景的例子是通过禁用 *MLO* 基因获得抗白粉病植株的可能^[66]。

3 展望

使用抗性品种是控制植物病原物最有效、最持久的方法。简便而适当的筛选方法有助于创建更多的抗病性观赏植物。不同观赏植物育种者分享的经验表明,生物测定法是普遍使用的方法,对于某些作物,它是筛选和选择的重要工具之一。这些测试的可重复性和有效性至关重要,但是,对于某些植物-病原物组合而言,可能会出现問題。在许多观赏植物中,通过育种提高了抗病性。这些成功的例子将有助于在其他观赏植物上开发类似的计划,并有望激发育种者对在其他作物的其他病害上培育抗病品种的热情。

如与其他 IPM 手段结合应用时,抗病性的小幅提高可能对种植者产生积极影响。较慢或较少程度的病害发展可能增加与其他病原物竞争所采取措施的成功率。

在观赏植物中,可以获得大量关于生物技术方法特别是遗传转化方面的文献。抗病分子标记已经在某些观赏植物上开发。通常与分子方法相比,对植物性状的筛选成本更高。

基于高通量测序的新进展已用于其他农作物。现在这些应用为观赏植物育种铺平了道路,但还需要更多关于植物-病原物相互作用的知识来研发每种植物上的病原物。植物种类的广泛差异,阻碍了观赏植物抗病育种的发展。然而,对模式植物和重要经济作物的基本了解和可用的一般知识都越来越多,同时正在开发具有较好抗性的新技术。新的育种技术可能会在没有法律限制的情况下取代遗传转化,但是在将这些技术应用于观赏植物之前,仍有许多工作要做。

最后,成本效益将决定特定观赏植物对病原物抗病性的重要性。可以预期,减少农药使用的立法只会增加种植者和消费者对抗病植物的需求,并将

迫使育种者致力于抗病性的研究和开发。

参考文献:

- [1] Debener T. Current strategies and future prospects of resistance breeding in ornamentals [J]. Acta Horticulture, 2009, 836: 125 – 130.
- [2] Arens P, Bijman P, Tang N, et al. Mapping of disease resistance in ornamentals: a long haul [J]. Acta Horticulture, 2012, 953: 231 – 237.
- [3] Hofte M. Basal and induced disease resistance mechanisms in ornamentals [J]. Acta Horticulture, 2015, 1087: 473 – 478.
- [4] Jung T, Cooke D, Blaschke H, et al. *Phytophthora quercina* sp. nov., causing root rot of European oaks [J]. Mycological Research, 1999, 103 (7): 785 – 798.
- [5] Grünwald N J, Garbelotto M, Goss E M, et al. Emergence of the sudden oak death pathogen *Phytophthora ramorum* [J]. Trends in Microbiology, 2012, 20 (3): 131 – 138.
- [6] Hardham A R. *Phytophthora cinnamomi* [J]. Molecular Plant Pathology, 2005, 6 (6): 589 – 604.
- [7] Fawke S, Doumane M, Schornack S. Oomycete interactions with plants: infection strategies and resistance principles [J]. Microbiology and Molecular Biology Reviews, 2015, 79 (3): 263 – 280.
- [8] Jarvis W R. *Botryotinia* and *Botrytis* species: taxonomy, physiology and pathogenicity [M]. 15th ed. Ottawa: Canadian Department of Agriculture, 1977.
- [9] Hennebert G L. *Botrytis* and *Botrytis* – like genera [J]. Persoonia, 1973, 7: 183 – 204.
- [10] Staats M, van Baarlen P, van Kan J A L. Molecular phylogeny of the plant pathogenic genus *Botrytis* and the evolution of host specificity [J]. Molecular Biology Evolution, 2004, 22: 333 – 346.
- [11] van Kan J A L, Shaw M W, Grant – Downton R T. *Botrytis* species: relentless necrotrophic thugs or endophytes gone rogue [J]. Molecular Plant Pathology, 2014, 15: 957 – 961.
- [12] Armijo G, Schlechter R, Agurto M, et al. Grapevine pathogenic microorganisms: understanding infection strategies and host response scenarios [J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 382.
- [13] Lentola A, David A, Abdul – Sada A, et al. Ornamental plants on sale to the public are a significant source of pesticide residues with implications for the health of pollinating insects [J]. Environmental Pollution, 2017, 228: 297 – 304.
- [14] Jones J D G, Dangl J L. The plant immune system [J]. Nature, 2006, 444 (7117): 323 – 329.
- [15] Oßwald W, Fleischmann F, Rigling D, et al. Strategies of attack and defence in woody plant – *Phytophthora* interactions [J]. Forest Pathology, 2014, 44 (3): 169 – 190.
- [16] Galletti R, de Lorenzo G, Ferrari S. Host – derived signals activate plant innate immunity [J]. Plant Signaling & Behavior, 2009, 4 (1): 33 – 34.
- [17] Bari R, Jones J D. Role of plant hormones in plant defence responses [J]. Plant Molecular Biology, 2009, 69 (4): 473 – 488.
- [18] Pilet – Navel M L, Moury B, Caffier V, et al. Quantitative resistance to plant pathogens in pyramiding strategies for durable crop protection [J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 1838.
- [19] Pavan S, Jacobsen E, Visser R G, et al. Loss of susceptibility as a novel breeding strategy for durable and broad – spectrum resistance [J]. Molecular Breeding, 2010, 25 (1): 1 – 12.
- [20] van Schie C C N, Takken F L W. Susceptibility genes 101: how to be a good host [J]. Annual Review Phytopathology, 2014, 52: 551 – 581.
- [21] Jorgensen I H. Discovery, characterization and exploitation of Mlo powdery mildew resistance in barley [J]. Euphytica, 1992, 63 (1): 141 – 152.
- [22] Kaufmann H, Qiu X, Wehmeyer J, et al. Isolation, molecular characterization, and mapping of four rose *MLO* orthologs [J]. Frontiers in Plant Science, 2012, 3: 244.
- [23] Arnold D L, Jackson R W. Bacterial genomes: evolution of pathogenicity [J]. Current Opinion in Plant Biology, 2011, 14 (4): 385 – 391.
- [24] Motaung T E, Saitoh H, Tsilo T J. Large – scale molecular genetic analysis in plant – pathogenic fungi: a decade of genome – wide functional analysis [J]. Molecular Plant Pathology, 2017, 18 (5): 754 – 764.
- [25] van Laere K, Hermans D, Leus L, et al. Interspecific hybridisation within *Buxus* spp. [J]. Scientia Horticulturae, 2015, 185: 139 – 144.
- [26] Grown D J. Phenotypic recurrent selection for disease tolerance in *Anigozanthos* spp. L [J]. Acta Horticulture, 2009, 1097: 101 – 106.
- [27] Kardos J H, Robacker C D, Dirr M A, et al. Production and verification of *Hydrangea macrophylla* × *H. angustipetala* hybrids [J]. Hortscience, 2009, 44: 1534 – 1537.
- [28] Shakoor N, Lee S, Mockler T C. High throughput phenotyping to accelerate crop breeding and monitoring of diseases in the field [J]. Current Opinion in Plant Biology, 2017, 38: 184 – 192.
- [29] van den Bulk R W. Application of cell and tissue culture and in vitro selection for disease resistance breeding [J]. Euphytica, 1991, 56: 269 – 285.
- [30] Uchneat M S, Zhigilei A, Craig R. Differential response to foliar infection with *Botrytis cinerea* within the genus *Pelargonium* [J]. Journal of America Society Horticulture Sciences, 1999, 124: 76 – 80.
- [31] Thakur M, Sharma D, Sharma S. *In vitro* selection and regeneration of carnation (*Dianthus caryophyllus* L.) plants resistant to culture filtrate of *Fusarium oxysporum* f. sp. *dianthi* [J]. Plant Cell Reports, 2002, 20 (9): 825 – 828.
- [32] Zhang Y P, Jiang S, Qu S P, et al. *In vitro* selection for *Fusarium* resistant oriental lily mutants using culture filtrate of the fungal agent [J]. Acta Horticulture, 2014, 1027: 205 – 212.
- [33] Xu Y, Crouch J H. Marker – assisted selection in plant breeding: from publication to practice [J]. Crop Sciences, 2008, 48: 391 – 407.
- [34] Ortega F, Lopez – Vizcon C. Application of molecular marker –

- assisted selection (MAS) for disease resistance in a practical potato breeding programme[J]. *Potato Res*, 2012, 55: 1 – 13.
- [35] Neale D B, Kremer A. Forest tree genomics: growing resources and applications[J]. *Nature Reviews Genetics*, 2011, 12 (2): 111 – 122.
- [36] Koning – Boucoiran C F, Gitonga V W, Yan Z, et al. The mode of inheritance in tetraploid cut roses[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2012, 125 (3): 591 – 607.
- [37] Debener T, Byrne D H. Disease resistance breeding in rose: current status and potential of biotechnological tools[J]. *Plant Science*, 2014, 228: 107 – 117.
- [38] 欧阳迪莎. 可持续农业中的植物病害管理[D]. 福州: 福建农林大学, 2005.
- [39] Cai J, Liu X, Vanneste K, et al. The genome sequence of the orchid *Phalaenopsis equestris* [J]. *Nature Genetics*, 2015, 47 (1): 65 – 72.
- [40] Collinge D B, Jørgensen H J, Lund O S, et al. Engineering pathogen resistance in crop plants: current trends and future prospects[J]. *Annual Review of Phytopathology*, 2010, 48: 269 – 291.
- [41] Sharma R, Messar Y. Transgenics in ornamental crops: creating novelties in economically important cut flowers [J]. *Current Sciences*, 2017, 113: 43 – 52.
- [42] Azadi P, Otang N V, Supaporn H, et al. Increased resistance to cucumber mosaic virus (CMV) in *Lilium* transformed with a defective CMV replicase gene[J]. *Biotechnology Letters*, 2011, 33 (6): 1249 – 1255.
- [43] Xu G J, Chen S M, Chen F D. Transgenic chrysanthemum plants expressing a harpinXoo gene demonstrate induced resistance to alternaria leaf spot and accelerated development [J]. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2010, 57 (4): 548 – 553.
- [44] Xu G, Liu Y, Chen S, et al. Potential structural and biochemical mechanisms of compositae wild species resistance to *Alternaria tenuissima* [J]. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2011, 58 (3): 491 – 497.
- [45] Sen S, Kumar S, Ghani M, et al. *Agrobacterium* mediated genetic transformation of chrysanthemum (*Dendranthema grandiflora* Tzvelev) with rice chitinase gene for improved resistance against *Septoria obesa* [J]. *Journal of Plant Pathology*, 2013, 12 (1): 1 – 10.
- [46] Takatsu Y, Nishizawa Y, Hibi T, et al. Transgenic chrysanthemum [*Dendranthema grandiflorum* (Ramat.) Kitamura] expressing a rice chitinase gene shows enhanced resistance to gray mold (*Botrytis cinerea*) [J]. *Scientia Horticulturae*, 1999, 82 (1): 113 – 123.
- [47] Sherman J M, Moyer J W, Daub M E. Tomato spotted wilt virus resistance in chrysanthemum expressing the viral nucleocapsid gene [J]. *Plant Disease*, 1998, 82 (4): 407 – 414.
- [48] Kim Y S, Lim S, Yoda H, et al. Simultaneous activation of salicylate production and fungal resistance in transgenic *Chrysanthemum* producing caffeine[J]. *Plant Signaling and Behavior*, 2011, 6 (3): 409 – 412.
- [49] Marchant R, Davey M R, Lucas J A, et al. Expression of a chitinase transgene in rose (*Rosa hybrida* L.) reduces development of blackspot disease (*Diplocarpon rosae* Wolf) [J]. *Molecular Breeding*, 1998, 4 (3): 187 – 194.
- [50] Dohm A, Ludwig C, Schilling D, et al. Transformation of roses with genes for antifungal proteins [J]. *Acta Horticulture*, 2001, 547: 27 – 33.
- [51] Dohm A, Ludwig C, Schilling D, et al. Transformation of roses with genes for antifungal proteins to reduce their susceptibility to fungal diseases[J]. *Acta Horticulture*, 2002, 572: 105 – 111.
- [52] Li X, Gasic K, Cammue B, et al. Transgenic rose lines harboring an antimicrobial protein gene, Ace – AMP1, demonstrate enhanced resistance to powdery mildew (*Sphaerotheca pannosa*) [J]. *Planta*, 2003, 218 (2): 226 – 232.
- [53] Pourhosseini L, Kermani M J, Habashi A A, et al. Efficiency of direct and indirect shoot organogenesis in different genotypes of *Rosa* hybrid [J]. *Plant Cell Tissue Organ Culture*, 2013, 112: 101 – 108.
- [54] Korbin M. Assessment of gerbera plants genetically modified with TSWV nucleocapsid gene[J]. *J Fruit Ornament Plant Res*, 2006, 14: 85 – 93.
- [55] Clarke J L, Spetz C, Haugslie S, et al. *Agrobacterium tumefaciens* – mediated transformation of poinsettia, *Euphorbia pulcherrima*, with virus – derived hairpin RNA constructs confers resistance to *Poinsettia* mosaic virus [J]. *Plant Cell Reports*, 2008, 27 (6): 1027 – 1038.
- [56] Kamo K, Gera A, Cohen J, et al. Transgenic gladiolus plants transformed with the bean yellow mosaic virus coat – protein gene in either sense or antisense orientation [J]. *Plant Cell Reports*, 2005, 23 (9): 654 – 663.
- [57] Kamo K, Jordan R, Guaragna M A, et al. Resistance to cucumber mosaic virus in gladiolus plants transformed with either a defective replicase or coat protein subgroup II gene from cucumber mosaic virus [J]. *Plant Cell Reports*, 2010, 29 (7): 695 – 704.
- [58] Kamo K, Aebig J, Guaragna M A, et al. Gladiolus plants transformed with single – chain variable fragment antibodies to cucumber mosaic virus [J]. *Plant Cell Tissue and Organ Culture*, 2012, 110 (1): 13 – 21.
- [59] Kamo K, Lakshman D, Baughan G, et al. Expression of a synthetic antimicrobial peptide, D4E1, in gladiolus plants for resistance to *Fusarium oxysporum* f. sp. *gladioli* [J]. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 2015, 121 (2): 459 – 467.
- [60] Kamo K, Lakshman D, Pandey R, et al. Resistance to *Fusarium oxysporum* f. sp. *gladioli* in transgenic gladiolus plants expressing either a bacterial chloroperoxidase or fungal chitinase genes [J]. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 2016, 124 (3): 541 – 553.
- [61] de Caceres Gonzalez F F N, Davey M R, Sanchez E C, et al. Conferred resistance to *Botrytis cinerea* in *Lilium* by overexpression of the *RCH10* chitinase gene [J]. *Plant Cell Report*, 2015, 34: 1201 – 1209.
- [62] Vieira P, Wantoch S, Lilley C J, et al. Expression of a cystatin transgene can confer resistance to root lesion nematodes in *Lilium longiflorum* cv. ‘Nellie White’ [J]. *Transgenic Research*, 2015, 24

耿宁宁,戴竹青,牛丽影,等. 膳食纤维调节肠道微生物对机体健康的影响研究进展[J]. 江苏农业科学,2021,49(7):51-56.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2021.07.008

膳食纤维调节肠道微生物对机体健康的影响研究进展

耿宁宁^{1,2},戴竹青²,牛丽影²,刘春菊²,吴刚³,宋江峰^{1,2}

(1. 江苏大学食品与生物工程学院,江苏镇江 212013; 2. 江苏省农业科学院农产品加工研究所,江苏南京 210014;

3. 江苏嘉安食品有限公司,江苏南通 226363)

摘要:膳食纤维具有独特的理化性质和广泛功能特性,膳食纤维及其发酵产物短链脂肪酸(short chain fatty acids, 简称 SAFCs)可选择性地改变肠道微生物的组成,进而起到预防糖尿病、降低血糖血压、控制体质量、提高免疫力、降低炎症因子表达水平和患心脑血管疾病风险的作用效果。在查阅大量文献的基础上对膳食纤维的分类、理化性质、功能特性以及影响机体健康的机制进行了综述并对未来的研究进行展望。

关键词:膳食纤维;肠道微生物;短链脂肪酸;机体健康;糖尿病;心血管疾病

中图分类号: TS201.4 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2021)07-0051-06

近些年,人们的饮食习惯发生了很大变化,高度加工的面粉、大米及高热量、高脂肪和高胆固醇动物性食物的摄入引起一系列的代谢性疾病发病率急剧升高,饮食健康成为人们关注的焦点。由于富含膳食纤维的食品可以降低代谢性疾病的发生率,因此成为研究的热点^[1-2]。膳食纤维主要通过改变胃肠道内容物的性质以及其他营养、化学物质的吸收方式发挥作用^[3]。再者,肠道中存在以细菌为主,包括病毒、原生动物、古细菌、真菌等十分丰富的微生物群,其中拟杆菌属和硬毛菌属的含量占据肠道微生物的 90% 以上^[4]。膳食纤维经肠道微生物发酵产生一系列的短链脂肪酸(short chain fatty acid, 简称 SAFCs)、乳酸和氢气、二氧化碳甲烷等气体,SAFCs 在肠道中能够调节肠道微生物的组

成和比例,从而有利于机体健康^[5]。随着现代生物技术手段的发展,肠道微生物与一系列慢性代谢疾病的关系也引起了人们的注意^[6],研究肠道微生物与机体健康之间的关系变得愈发重要,本文主要从膳食纤维在肠道微生物的作用下引起微生物群、机体代谢以及内分泌的变化最终影响机体健康等方面进行综述,以期对膳食纤维和肠道微生物的进一步研究提供参考。

1 膳食纤维的分类及理化性质

2008 年,国际食品法典委员会定义膳食纤维为由多个单体单元构成的不会被人小肠中的内源酶水解的碳水化合物聚合物^[7]。包括非淀粉多糖(纤维素、半纤维素、果胶、树胶、黏液、 β -葡聚糖)、抗性低聚糖类(菊粉、低聚果糖、半乳低聚糖)、抗性淀粉、木质素等^[8]。

膳食纤维的分类方法有很多种。一般根据膳食纤维是否溶于水为可溶性膳食纤维(soluble dietary fiber, 简称 SDF)和不溶性膳食纤维(insoluble dietary fiber, 简称 IDF),SDF 包括果胶、 β -葡聚糖、树胶和一些半纤维素,而 IDF 主要由细胞壁成分组

收稿日期:202020-08-03

基金项目:江苏省重点研发计划(现代农业)项目(编号:BE2019324)。

作者简介:耿宁宁(1996—),女,河南许昌人,硕士研究生,主要从事果蔬加工研究。E-mail:1584940455@qq.com。

通信作者:宋江峰,博士,副研究员,湖北随州人,主要从事果蔬加工与品质功能调控研究。E-mail:songjiangfeng102@163.com。

(3):421-432.

[63] Liao L J, Pan I C, Chan Y L, et al. Transgene silencing in *Phalaenopsis* expressing the coat protein of cymbidium mosaic virus is a manifestation of RNA-mediated resistance[J]. Molecular Breeding, 2004, 13(3):229-242.

[64] Chan Y L, Lin K H, Sanjaya, et al. Gene stacking in *Phalaenopsis* orchid enhances dual tolerance to pathogen attack[J]. Transgenic

Research, 2005, 14(3):279-288.

[65] Xiong J S, Ding J, Li Y. Genome-editing technologies and their potential application in horticultural crop breeding[J]. Horticulture research, 2015, 2(1):1-10.

[66] Rispail N, Rubiales D. Genome-wide identification and comparison of legume MLO gene family[J]. Scientific reports, 2016, 6(1):1-12.