

文章编号: 1004-0374(2013)09-0908-07

## 植物病原链格孢属真菌的致病机制研究进展

康子腾, 姜黎明, 罗义勇\*, 柳陈坚, 李晓然

(昆明理工大学生命科学与技术学院, 昆明 650500)

**摘要:** 目前已经发现的链格孢属 (*Alternaria*) 真菌大约 500 种, 其中 95% 以上兼性寄生在植物上, 能引起多种植物病害, 造成农业经济的巨大损失。*Alternaria* 真菌主要通过机械穿透和分泌降解酶破坏寄主细胞的细胞壁, 产生真菌毒素作用于寄主细胞的质膜、线粒体、叶绿体和一些代谢相关的酶类, 以及利用信号转导途径介导致病等三方面营兼性寄生生活。综述了 *Alternaria* 真菌对其寄主致病机制的相关研究。

**关键词:** 链格孢属真菌; 机械穿透; 降解酶; 真菌毒素; 信号转导途径; 致病性

**中图分类号:** Q939.95      **文献标志码:** A

### The research advances of mechanism of pathogenicity of *Alternaria* phytopathogenic fungi

KANG Zi-Teng, JIANG Li-Ming, LUO Yi-Yong\*, LIU Chen-Jian, LI Xiao-Ran

(Faculty of Life Science and Technology, Kunming University of Science and Technology, Kunming 650500, China)

**Abstract:** Until now, about 500 species of *Alternaria* fungi are discovered, in which more than 95% are facultative parasitism in plants. *Alternaria* fungi can cause many kinds of plant diseases and make huge loss of agricultural economy. *Alternaria* fungi carries out facultative parasitism life mainly depending on the following three aspects: damaging the cell walls of their hosts by mechanical penetration and the degrading enzymes, producing mycotoxins that targets at cytoplasmic membrane, mitochondria, chloroplast and influencing the activity of enzymes related metabolisms, and mediating pathogenicity through signal transduction. In this paper, mechanisms of plant pathogenesis caused by *Alternaria* fungi were reviewed.

**Key words:** *Alternaria* fungi; mechanical penetration; degrading enzymes; mycotoxins; signal transduction pathways; pathogenicity

链格孢属 (*Alternaria*) 真菌是一种分布于全球的重要植物病原菌。该属真菌具有种类繁多, 寄主范围广, 适应性强等特点。研究发现, 95% 以上的种能兼性寄生于植物上, 可引起多种植物尤其是农作物和经济作物发生病害。其病斑多为圆形或近圆形, 常有轮纹, 深色, 具暗色霉层, 一般被称为黑斑病, 病害的发生和流行给全世界范围内的农业生产和贮存的农产品造成重大损失<sup>[1]</sup>。例如, *Alternaria* 真菌会引起贮藏的甜瓜、板栗和番茄等农作物果实腐烂<sup>[2-3]</sup>, 能使梨产生黑斑病, 马铃薯产生早疫病, 烟草产生赤星病<sup>[4-5]</sup>等。不仅如此, 由于茄链格孢 (*A. solani*) 的侵染, 1988 年大白菜黑斑病在我国东北、华北和西北地区爆发, 导致北京

市当年白菜损失 20% 以上; 2003 年, 美国在中国出口的鸭梨上分离到一种 *Alternaria* 真菌, 导致其无限期暂停进口中国鸭梨, 给中国经济带来巨大损失<sup>[6]</sup>。据全国烟草病虫害预测预报及综合防治站统计, 中国在 2001 和 2002 年由于烟草赤星病导致的产值损失仅次于病毒病, 其中 2002 年烟草赤星病发生面积 230 427 公顷, 产量损失 1 968.77 万公斤,

收稿日期: 2013-04-09; 修回日期: 2013-06-21

基金项目: 国家自然科学基金项目(31260028); 云南省应用基础研究项目(2010ZC056)

\*通信作者: E-mail: yyongluo168@yahoo.com; Tel: 0871-65920759

产值损失 17 718.93 万元<sup>[7]</sup>。所以, *Alternaria* 真菌造成的病害会严重影响作物的产量和品质, 给农民乃至国家造成巨大的经济损失。

目前, 针对 *Alternaria* 真菌的防治措施主要采用化学农药杀菌剂<sup>[8-10]</sup>, 然而, 随之而来的是抗药性和农药残留等严重环境问题。所以对 *Alternaria* 真菌的致病机制进行研究是最终解决该类病原菌危害的基础和关键。因此, 本文综述了国内外对 *Alternaria* 真菌致病机制的研究进展, 旨在为相关研究者提供参考。

## 1 机械穿透与 *Alternaria* 真菌致病性

植物病原真菌的致病过程极其复杂, 简要地说, 包括以下几个步骤: (1) 体表附着阶段; (2) 细胞壁穿透阶段; (3) 体内定植及病斑产生阶段<sup>[11]</sup>。其中, 附着胞在病原真菌吸附并穿透进入寄主细胞的过程中发挥了关键作用。附着胞是病原真菌的孢子在寄主植物表皮上发芽后, 在菌丝侵入内部组织之前, 常在菌丝或芽管顶端膨大, 形成类似吸盘的特殊形态结构。在侵染过程中, 附着胞首先分泌黏状物使其能牢固地黏附在寄主表面, 然后在胞内不断积累甘油产生巨大膨胀压, 在该巨大膨胀压的帮助下破坏寄主表皮和细胞壁, 为菌丝穿透进入寄主组织提供重要机械动力<sup>[12]</sup>。

然而, 目前对植物病原真菌附着胞致病机制的研究大多集中在附着胞内有黑色素积累的真菌中, 如炭疽菌和稻瘟病菌等<sup>[13-15]</sup>, 无黑色素积累的附着胞(如 *Alternaria* 真菌等)介导的病原真菌致病性鲜有报道。温嘉伟<sup>[16]</sup>对葱紫斑病菌(*A. porri*)的致病性做了相关实验, 发现其分生孢子的侵入率与附着胞的形成率呈高度正相关, 说明附着胞在 *Alternaria* 真菌侵染过程中起重要作用。这可能是 *Alternaria* 真菌附着胞参与致病性的唯一报道。

## 2 降解酶与 *Alternaria* 真菌致病性

降解酶是具有催化降解作用的一类酶总称。在植物病原真菌致病过程中, 降解酶能降解植物组织并从中获取能量, 是其能成功侵染并定植于植物内的重要因子。植物病原真菌最常见的降解酶有纤维素酶、半纤维素酶、果胶酶、多酚氧化酶以及部分蛋白酶<sup>[17]</sup>。其中纤维素酶和果胶酶是 *Alternaria* 真菌产生的主要降解酶。

于丽娜<sup>[18]</sup>通过诱导以及活性测定等方法对冬枣致病菌中的 *Alternaria* 菌群致病性进行探究, 发

现 *Alternaria* 真菌产生的主要降解酶是纤维素酶和果胶酶, 而且分别受寄主底物诱导产生(纤维素诱导纤维素酶、果胶诱导果胶酶), 这些酶会损害寄主细胞壁, 从而帮助 *Alternaria* 真菌顺利侵入寄主并造成病害。通过一系列的实验, Cho 及其研究团队发现甘蓝链格孢菌(*A. brassicicola*)多个转录因子通过影响降解酶的生物合成介导其致病寄主的能力<sup>[19-21]</sup>。转录因子基因 *AbSte12* 与细胞壁降解酶合成以及附着胞形成有关, 其基因缺失株不能生成成熟孢子, 且菌丝不能穿透表皮, 以至于完全失去致病能力<sup>[19]</sup>。转录因子基因 *AbVf19* 调控细胞壁降解酶基因的表达, 其基因缺失突变株的细胞壁降解酶基因表达量降低, 并且在果胶培养基上生长较慢; 同时, 突变株对寄主组织破坏能力远小于野生型菌株, 进一步研究发现 *AbVf19* 基因调控糖苷水解酶、果胶酶和肽酶等细胞壁降解酶的合成<sup>[20]</sup>。转录因子基因 *Amr1* [同源于黄瓜炭疽病菌(*Colletotrichum lagenarium*)黑色素合成转录因子 *Cmr1*] 负调控降解酶基因的表达, 其基因缺失突变株对寄主细胞的破坏能力反而增强<sup>[21]</sup>。此外, 利用基因敲除方法, Isshiki 等<sup>[22]</sup>对柑桔黑腐病菌(*A. citri*) *Acpgl* 基因(编码多聚半乳糖醛酸内切酶, 是一种降解细胞壁的果胶酶)致病性相关的功能进行了深入研究, 发现 *Acpgl* 缺失株对柑桔的致病能力显著下降, 而且不能侵入马铃薯组织, 说明果胶酶对 *A. citri* 的致病性有很大影响。

以上实验结果说明, 同大多植物病原真菌致病过程相似, *Alternaria* 真菌分泌的细胞壁降解酶可以降解寄主植物的细胞壁等组织, 有利于病原真菌的侵入、定植与扩展, 在 *Alternaria* 真菌致病过程中发挥了重要作用。

## 3 代谢产物与 *Alternaria* 真菌致病性

### 3.1 毒素在 *Alternaria* 真菌致病过程中的作用

目前, 在 *Alternaria* 真菌致病性机制研究中, 毒素与致病性的关系研究得最为清楚。根据毒素的特异性, *Alternaria* 真菌毒素可以分为寄主特异性毒素(host specific toxin, HST)和非寄主特异性毒素(non-host specific toxin, NHST)两类。其中 HST 是主要的致病因素, NHST 则作为辅助因子参与致病过程<sup>[23]</sup>。据报道, *Alternaria* 真菌 HST 主要有 ACT、AK、AF、ACR、AT、AAL、AM 和 AB<sup>[24-26]</sup>(表 1)。根据主要作用位点, 这些毒素又可以合并为 3 大类: (1) 作用于细胞质膜的 AF 和 AK 类; (2)

以线粒体作为靶标的 ACR、AT 和 AAL 类；(3) 影响叶绿体和细胞膜功能的 ACT、AM 和 AB 类(表 1)。

进一步研究发现, 链格孢菌 (*A. alternata*) 毒素能导致其寄主(柑桔)过氧化物酶和抗坏血酸过氧化物酶活性下降, 说明毒素可能通过破坏寄主细胞的活性氧自由基 (reactive oxygen species, ROS) 清除系统中的酶系, 从而导致 ROS 过量累积, 造成细胞损伤以及对 *A. alternata* 抗性的下降, 最终表现出病害症状<sup>[27]</sup>。同时, 毒素能够引起寄主细胞膜通透性的改变, 导致其电解质渗透, 还能通过引起膜电位变化以影响其正常代谢。此外, 毒素还能损害寄主细胞免疫系统, 从而导致寄主细胞损伤(表 1)。

### 3.2 黑色素在 *Alternaria* 真菌致病过程中的作用

黑色素是真菌的次生代谢产物, 其化学本质为类多酚聚合物。黑色素的合成对于许多病原真菌的生长和发育不是必需的, 但可以增强真菌在逆境中

的存活和竞争能力, 同时黑色素也跟病原真菌的致病性有关<sup>[28]</sup>。

在一些植物病原真菌中, 如炭疽菌和稻瘟病菌等, 附着胞含有黑色素, 并且与其侵染植物组织有关, 是重要的致病因素<sup>[13-15]</sup>。王洪凯等<sup>[29]</sup>对此进行总结: 黑色素与附着胞的侵染能力有关, 附着胞周围黑色素的沉积使细胞壁的孔径减小到 1 nm 以下, 仅允许水分等小分子通过, 有机分子分别在两侧累积, 从而导致附着胞的膨压升高, 当膨压升高到一定程度时形成强大的机械推动力破坏寄主细胞壁, 利于真菌侵入寄主组织。通过荧光标记法, Cho 等<sup>[20]</sup>发现 *A. brassicicola* 的黑色素控制基因在其侵染芸苔属植物时大量表达, 说明黑色素与链格孢菌的致病相关, 但具体机制还不明确。Kimura 和 Tsuge<sup>[30]</sup>在对日本梨黑斑病原菌 (*A. alternata*) 的研究中发现, 黑色素增强了该菌的抗氧化性。与炭

表1 *Alternaria* 真菌毒素的分类、作用位点和致病作用

毒素	病原菌	寄主及病害	毒素作用位点	毒素致病作用	参考文献
ACT	柑桔链格孢( <i>A. citri</i> ) 柑桔致病型	柑桔褐斑病	叶绿体细胞膜	引起寄主细胞电解质渗漏, 导致质膜发生过氧化反应, 叶绿体损害, 抑制细胞光呼吸	[25]
AK	菊池链格孢( <i>A. kikuchiana</i> )	日本梨黑斑病	细胞膜	引起寄主细胞膜通透性改变, 电解质外渗, 抑制蛋白质合成, 增加K <sup>+</sup> 渗透和细胞中Cu <sup>2+</sup> 、Fe <sup>2+</sup> 含量, 导致质膜凹陷	[23, 25]
AF	簇生链格孢( <i>A. jasciculata</i> )	草莓黑斑病	细胞膜	引起寄主细胞膜去极化、抑制离子泵活性, 造成K <sup>+</sup> 外渗	[25]
ACR	柑桔链格孢( <i>A. citri</i> ) 粗皮柠檬致病型	粗皮柠檬褐斑病	线粒体	引起寄主细胞电解质渗漏, 破坏寄主细胞的防御机制	[23, 25-26]
AT	长柄链格孢( <i>A. longipes</i> ) 烟草致病型	烟草赤星病	线粒体	影响细胞膜通透性, 释放病原物生长所需的营养物质和细胞器中的降解酶, 为病原菌提供有利微生态环境	[5]
AAL	番茄链格孢( <i>A. alternata</i> )	番茄茎枯病	线粒体	<sup>a</sup> 作用ATCase, 引起番茄乙醇胺和磷酸乙醇胺积累, 抑制磷脂酰乙醇胺合成; 诱导细胞产生类似细胞凋亡效应	[23, 26]
AM	苹果链格孢( <i>A. mali</i> )	苹果轮斑病	细胞膜叶绿体	引起寄主细胞电解质渗漏, 并破坏其防御机制	[23, 25-26]
AB	芸苔链格孢( <i>A. brassicae</i> )	白菜黑斑病	细胞膜叶绿体	引起Ca <sup>2+</sup> 、Mg <sup>2+</sup> 、K <sup>+</sup> 、蔗糖和氨基酸等电解质损失, 抑制植物叶片光呼吸, 导致细胞死亡	[23, 25]

注: <sup>a</sup> ATCase, aspartate carbamoyltransferase, 氨甲酰天冬氨酸转移酶



疽菌和稻瘟病菌等病原菌不同的是, *A. alternata* 的孢子和菌丝中含有黑色素, 但是其附着胞中并没有黑色素的聚集, 这说明了黑色素与致病性的关系在不同病原菌中作用机制不同。然而, 不同植物病原真菌的产黑色素基因的功能可能具有普遍适用性。Kawamura 等<sup>[31]</sup>把 *A. alternata* 的产黑色素基因导入稻瘟病菌中, 发现该基因能在其体内表达, 并且增加了稻瘟病的致病性。此外, *BRM2* 基因与 *A. alternata* 黑色素的生物合成有关, Kawamura 等<sup>[32]</sup>基于此基因对黑色素的功能进行探究, 发现含黑色素较少的 *Δbrm2* 突变株孢子分格少, 寿命短, 而且对紫外线耐受性降低, 在野外几乎不能存活, 间接影响其致病作用。

然而, 黑色素与 *Alternaria* 真菌致病性的关系还有另外一个版本。利用基因敲除等分子生物学技术, Cho 等<sup>[20]</sup>研究了 *A. brassicicola* 致病芸苔属植物的分子机制。结果发现, 转录因子 *Amr1* 基因缺失型突变株 *Δamr* 不能产生黑色素, 而且, 令人费解的是, *Δamr* 的致病能力强于野生型。进一步研究发现, 虽然缺失突变株 *Δamr* 黑色素的产量较少, 但是糖苷降解酶 61 (glycoside hydrolases 61) 家族的基因表达量高, 降解酶基因的表达量较多, 能更快速地利用植物细胞的果胶等细胞壁成分, 从而导致寄主细胞更容易受损, 这种现象在病原真菌中很少出现, 值得进一步深入探讨。

### 3.3 非核糖体肽在 *Alternaria* 真菌致病过程中的作用

非核糖体肽是指在细菌和真菌中, 独立于核糖体蛋白生产机制, 利用氨基酸以及其他化合物(水杨酸、吡啶羧酸等)合成的一系列多肽。一些研究发现, *Alternaria* 真菌的致病性与非核糖体肽合成酶(nonribosomal peptide synthase, NPS)有关, 其机制主要为: 通过增加病原菌对寄主的抗性以及影响孢子萌发从而间接影响 *Alternaria* 真菌的致病性<sup>[33-35]</sup>。2007年, Kim 等<sup>[34]</sup>对 *A. brassicicola* NPS 基因 *AbNPS2* 的生物学功能进行研究, 结果发现, *Δabnps2* 突变株细胞壁异常, 孢子萌发率降低; 同时, 由于细胞壁畸形, 导致 *Δabnps2* 突变株对植物的防御机制耐受性下降, 突变株侵染叶片产生的病斑大小不到野生型的 40%。这些结果说明, *AbNPS2* 通过影响 *A. brassicicola* 细胞壁的合成以及孢子萌发参与致病过程。此外, 越来越多的研究证实, *AbNPS6* 基因与致病性以及抗氧化性有一定关联<sup>[33-34]</sup>。该种关联的具体内在机制目前已经比较明确: 相对于野生型菌株, *Δabnps6* 突变株表现出对

氧化剂抗性降低以及侵染能力减弱等生物学特征; 进一步研究发现, *Δabnps6* 突变株胞外铁载体含量比野生型少, 并且补充外源铁离子能使 *Δabnps6* 突变株侵染能力恢复<sup>[35]</sup>。基于胞外铁载体与铁离子的运输相关以及铁离子能通过芬顿反应缓解  $H_2O_2$  等氧化剂(病原菌在侵染过程中经常面临的一种环境胁迫)对细胞造成的损伤<sup>[36]</sup>, 说明 *AbNPS6* 基因与 *A. brassicicola* 的胞外铁载体生物合成相关, 且 *AbNPS6* 基因可能通过胞外铁载体的生物合成介导 *A. brassicicola* 的致病性<sup>[35]</sup>。

### 3.4 甘露醇在 *Alternaria* 真菌致病过程中的作用

甘露醇与真菌碳水化合物的储存和转运有关, 此外在一些真菌中甘露醇具有消除 ROS 等氧化剂的作用<sup>[37]</sup>。甘露醇脱氢酶(mannitol dehydrogenase, MtDH)和甘露醇-1-磷酸5-脱氢酶(mannitol 1-phosphate 5-dehydrogenase, MPDH)负责 *A. alternata* 体内甘露醇的生物合成, 应用 GC-MS 等分析方法, Vélèz 等<sup>[38]</sup>探究了甘露醇对 *A. alternata* 致病作用的影响: 尽管 *MPDH* 缺失突变株和 *MtDH-MPDH* 双基因缺失突变株也能侵染番茄组织, 但造成的损伤显著下降, 同时产甘露醇降解酶的转基因烟草表现出 *A. alternata* 抗性, 从而确定了甘露醇与 *A. alternata* 致病能力的相关性。随后的分析发现, 甘露醇通过增加菌株的抗氧化作用介导对寄主的致病性, 而且 *MtDH* 和 *MPDH* 受蛋白激酶 A、蛋白激酶 C 和酪蛋白激酶的磷酸化调控<sup>[39]</sup>。

## 4 *Alternaria* 真菌致病过程中的信号转导机制

目前, 国内外对 *Alternaria* 真菌致病性与信号转导机制相关联的研究主要集中在双组分信号转导系统(two-component signal transduction system, TCSTS)和丝裂原活化蛋白激酶(mitogen-activated protein kinase, MAPK)信号转导途径上。这些信号转导途径通过调节下游效应基因的转录, 最终介导病原真菌对寄主的致病性。

### 4.1 TCSTS在 *Alternaria* 真菌致病过程中的作用

TCSTS 作为重要的信号转导途径广泛存在于原核和真核细胞中, 在细菌、真菌和植物对环境的适应性以及病原菌对寄主的致病性等生理过程中发挥了重要作用<sup>[40-41]</sup>。TCSTS 至少包含一个感受外界信号的组氨酸激酶(histidine kinase, HK)和一个接受 HK 信号的反应调节蛋白(regulate response, RR), 在有些情况下, 一个中间分子即含有组氨酸的磷酸转移蛋白和 HK、RR 组成更为复杂的 TCSTS。越

来越多的实验数据显示, TCSTS 在植物病原真菌致病过程中起关键作用<sup>[11, 42]</sup>。利用基因敲除技术, Cho 等<sup>[19]</sup>对 *A. brassicicola* 致病性的分子机制进行研究, 发现第三类 HK(Group III HK) 基因 *AbNIK1* 的缺失会导致 *A. brassicicola* 基本丧失对芸苔属植物的致病能力, 而且对渗透压更敏感。此外,  $\Delta AbNIK1$  突变株能够侵染衰老或受伤的寄主叶片, 说明 GIII-HK 与 *A. brassicicola* 的致病能力密切相关, 而且可能是通过影响寄主的防御系统发挥致病作用。相似的结果在本课题组前期的研究中得到证实, 即 GIII-HK 基因 *AlHK1* 与 *A. longipes* 致病性相关<sup>[42]</sup>。进一步实验发现, *AlHK1* 通过负性调控方式参与 *A. longipes* 的致病过程。据笔者所知, 该现象在丝状真菌 GIII-HK 的功能研究中尚属首次<sup>[42]</sup>。

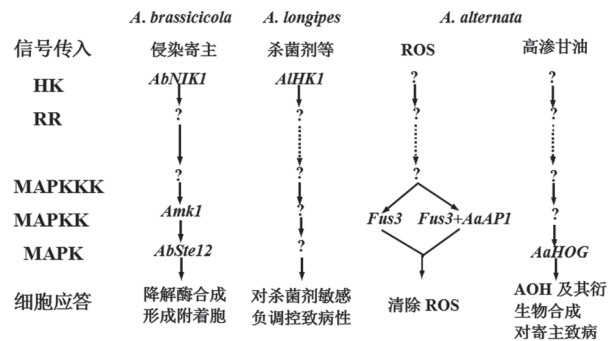
#### 4.2 MAPK信号转导系统在*Alternaria*真菌致病过程中的作用

MAPK 级联信号通路是真核生物信号传递网络的重要途径之一, 在基因表达和细胞质相关功能中发挥关键作用。越来越多的研究表明, MAPK 信号转导系统参与多种植物病原真菌的致病过程。Cho 等<sup>[43]</sup>在研究 *A. brassicicola* 致病芸苔属植物中发现, *A. brassicicola* MAPK 基因 *Amk1*(酿酒酵母 MAPK 基因 *Fus3/Kss1* 的同源基因) 具有促进孢子形成与成熟、菌丝生长和产生细胞壁降解酶等功能。进一步研究发现, *Amk1* 基因的下游转录因子基因 *AbSte12* 与产孢子能力以及致病性相关<sup>[19]</sup>。另外, Lin 和 Chung<sup>[44]</sup>也报道 *Fus3* MAPK 信号转导途径与 *Alternaria* 真菌致病性密切相关: *Fus3* 单独或者与一个同源于酿酒酵母转录因子 *YAP* 的基因 (*AaAPI*) 一起行使致病功能。随后的研究表明, *AaAPI* 通过清除侵染过程中寄主产生的 ROS 在 *A. alternata* 致病柑橘中发挥作用<sup>[45]</sup>。

高渗甘油 (high osmolarity glycerol, HOG) MAPK 信号转导途径介导着真菌对高渗透压环境的适应性以及病原真菌对寄主的致病性<sup>[46]</sup>。为了探讨渗透压对 *A. alternata* 真菌毒素合成的影响, Graf 等<sup>[47]</sup>克隆了 *A. alternata* 的 MAPK 基因 *AaHOG*, 并利用基因敲除方法研究了其生物学功能。结果发现, 缺失突变菌株  $\Delta aahog$  不能产链格孢酚 (alternariol, AOH; 一种具有诱变性, 可能使人患食管癌的真菌毒素) 和交链格孢醇单甲醚 (alternariol monomethyl ether, AOH 甲基化衍生物), 同时产孢子和色素的能力严重下降, 而且几乎不能在番茄中定植, 这说

明 HOG-MAPK 信号转导途径通过调节 AOH 的生物合成介导对寄主番茄的致病性。

目前对 *Alternaria* 真菌信号转导机制介导致病性的研究不多, 其中涉及 TCSTS 和 MAPK 途径的机制可能存在如图 1 所示的模式。随着研究的深入, 相信越来越多与致病性相关的信号转导途径将会逐渐被人们发现和关注。通过对信号转导机制的研究, 可以更准确地找出 *Alternaria* 真菌的致病机制, 并开发出有效的杀菌剂, 从而减少 *Alternaria* 真菌带来的危害。



虚线箭头: 不确定是否直接相关。HK: 组氨酸激酶; RR: 反应调节蛋白; MAPK: 丝裂原活化蛋白激酶; MAPKK(MAPK kinase): MAPK激酶; MAPKKK(MAPK kinase kinase): MAPK激酶激酶; AOH: 链格孢酚。图片根据[19, 42, 44-45, 47]等文献报道绘制。

图1 *Alternaria*真菌信号转导介导的致病机制模式图

## 5 总结与展望

*Alternaria* 真菌是全球性的重要植物病原菌, 目前已发现约 500 种, 能导致柑桔、苹果、梨、烟草和棉花等几十种农作物和经济作物的病害, 严重影响这些农作物的生长、储存和运输, 给农民乃至国家造成经济上的巨大损失<sup>[1]</sup>。目前, 国内外对 *Alternaria* 真菌致病机制的研究较少, 还未能揭示其侵染寄主的具体过程, 导致 *Alternaria* 真菌特效杀菌剂的开发较为棘手: 一方面, *Alternaria* 真菌病害难以妥善控制, 继续带来经济损失; 另一方面, 目前普遍采用化学农药控制 *Alternaria* 真菌引起的植物病害, 但由于耐药性菌株的出现以及化学农药对环境的污染, 给 *Alternaria* 真菌病害的防治带来了严重挑战。所以, 对其致病机制进行深入研究是解决 *Alternaria* 真菌危害的基础与关键。

目前, 国内外对 *Alternaria* 真菌致病机制的研究主要集中在毒素和代谢产物上。植物病原真菌对

寄主的致病是一个十分复杂的过程,但一定会经过识别阶段、侵染阶段、产孢阶段再到识别阶段的循环。在这些不同侵染阶段中,均涉及多种基因的参与,不同基因在不同程度上影响着真菌的发育及致病,找到并分析参与致病过程的组分(如致病基因)是理解植物病原真菌致病性分子机制的关键。显而易见,从识别阶段终止整个循环是最为根本和有效的防治措施,其中附着胞作用又是该阶段中至关重要的一环。所以,从附着胞产生的角度出发,找出 *Alternaria* 真菌附着胞产生的诱导机制,从而阻止侵染过程;从附着胞黏附性出发,对附着胞分泌黏状物的机制进行探究,阻止其对寄主的黏附,降低侵染率。此外,针对其他阶段形成的机制,借助不断更新的研究技术,开展 *Alternaria* 真菌-寄主实时分子相互作用研究,不仅有利于加深理解植物病原真菌的致病机制,同时也为开发最为有效的且对环境友好的 *Alternaria* 真菌抑制剂或杀菌剂(如生物防治试剂),以及培育 *Alternaria* 真菌难以侵染的作物以减少其带来的病害提供理论参考。

#### [参 考 文 献]

- [1] 张天宇. 中国真菌志[M]. 北京: 科学出版社, 2003
- [2] 王海霞, 刘正坪, 朱晓清, 等. 板栗贮藏期致腐病原真菌种类鉴定及其侵染特性. 北京农学院学报, 2006, 21(4): 33-6
- [3] 陈存坤, 王文生, 高元惠, 等. 新疆厚皮甜瓜采后病害及主要病原真菌的分离与鉴定. 保鲜与加工, 2008, 8(6): 54-6
- [4] 崔迪, 王继华, 陈捷, 等. 链格孢属真菌对农作物的危害. 哈尔滨师范大学: 自然科学学报, 2005, 21(4): 87-91
- [5] 张万良, 翟争光, 谢扬军, 等. 烟草赤星病研究进展. 江西农业学报, 2011, 23(1): 118-20
- [6] 孙霞. 链格孢属真菌现代分类方法研究[D]. 济南: 山东大学, 2006
- [7] 赵振山. 中国烟叶生产实用技术指南[M]. 北京: 中国农业出版社, 2006
- [8] Báez-Flores ME, Troncoso-Rojas R, Islas Osuna MAI, et al. Differentially expressed cDNAs in *Alternaria alternata* treated with 2-propenyl isothiocyanate. Microbiol Res, 2011, 166(7): 566-77
- [9] Llorens E, Fernández-Crespo E, Vicedo B, et al. Enhancement of the citrus immune system provides effective resistance against *Alternaria* brown spot disease. J Plant Physiol, 2013, 170(2): 146-54
- [10] 罗义勇. 烟草赤星病病原真菌对二甲酰亚胺类杀菌剂的抗药性分子机制研究[D]. 昆明: 云南大学, 2009
- [11] Meng SW, Torto-Alalibo T, Chibucos MC, et al. Common processes in pathogenesis by fungal and oomycete plant pathogens, described with gene ontology terms. BMC Microbiol, 2009, 9(Suppl.1): S7
- [12] Howard RJ, Ferrari MA, Roach DH, et al. Penetration of hard substrates by a fungus employing enormous turgor pressures. Proc Natl Acad Sci USA, 1991, 88(24): 11281-4
- [13] Chumley FG, Valent B. Genetic analysis of melanin-deficient, nonpathogenic mutants of *Magnaporthe grisea*. Mol Plant Microbe In, 1990, 3(3): 135-43
- [14] Bechinger C, Giebel KF, Schnell M, et al. Optical measurements of invasive forces exerted by appressoria of a plant pathogenic fungus. Science, 1999, 285(5435): 1896-9
- [15] Tanabe K, Park P, Tsuge T, et al. Characterization of the mutants of *Alternaria alternata* Japanese pear pathotype deficient in melanin production and their pathogenicity. Ann Phytopathol Soc Jpn, 1995, 61(1): 27-33
- [16] 温嘉伟. 葱紫斑病重要流行环节及综合防治技术的初步研究[D]. 吉林: 吉林农业大学, 2007
- [17] 张乐. 烟草赤星病生物学特性研究及同工酶技术在链格孢分类中的应用[D]. 安徽: 安徽农业大学, 2006
- [18] 于丽娜. 冬枣黑点病病原物分子鉴定与致病机制初探[D]. 河北: 河北农业大学, 2007
- [19] Cho Y, Kim KH, La Rota M, et al. Identification of novel virulence factors associated with signal transduction pathways in *Alternaria brassicicola*. Mol Microbiol, 2009, 72(6): 1316-33
- [20] Cho Y, Srivastava A, Ohm RA, et al. Transcription factor *Amr1* induces melanin biosynthesis and suppresses virulence in *Alternaria brassicicola*. PLoS Pathog, 2012, 8(10): 1-17
- [21] Srivastava A, Ohm RA, Oxiles L, et al. A Zinc-finger-family transcription factor, *AbVf19*, is required for the induction of a gene subset important for virulence in *Alternaria brassicicola*. Mol Plant Microbe In, 2012, 25(4): 443-52
- [22] Isshiki A, Akimitsu K, Yamamoto M, et al. Endopolygalacturonase is essential for citrus black rot caused by *Alternaria citri* but not brown spot caused by *Alternaria alternata*. Mol Plant Microbe In, 2001, 14(6): 749-57
- [23] 耿锐梅, 张建萍, 余柳青. 植物病原菌毒素的种类、作用机制和应用前景. 浙江农业学报, 2007, 19(5): 393-8
- [24] Otani H, Kohmoto K, Kodama M. *Alternaria* toxins and their effects on host plants. Can J Bot, 1995, 73(S1): 453-8
- [25] 万佐玺, 强胜, 李扬汉. 链格孢菌寄主选择性毒素的研究现状. 湖北民族学院学报: 自然科学版, 2001, 19(4): 19-22
- [26] Tsuge T, Harimoto Y, Akimitsu K, et al. Host-selective toxins produced by the plant pathogenic fungus *Alternaria alternata*. FEMS Microbiol Rev, 2013, 37(1): 44-66
- [27] 刘娟. 柑桔园链格孢菌的鉴定与防治[D]. 重庆: 西南大学, 2001
- [28] 吴斌, 韦建福. 病原真菌黑色素和毒力之间的关系. 中国食用菌, 2008, 27(Suppl.): 106-9
- [29] 王洪凯, 林福呈, 王政逸. 植物病原真菌附着胞的机械穿透力. 菌物学报, 2004, 23(1): 151-7
- [30] Kimura N, Tsuge T. Gene cluster involved in melanin biosynthesis of the filamentous fungus *Alternaria alternata*. J Bacteriol, 1993, 175(14): 4427-35



- [31] Kawamura C, Moriwaki J, Kimura N, et al. The melanin biosynthesis genes of *Alternaria alternata* can restore pathogenicity of the melanin-deficient mutants of *Magnaporthe grisea*. *Mol Plant Microbe In*, 1997, 10(4): 446-53
- [32] Kawamura C, Tsujimoto T, Tsuge T. Targeted disruption of a melanin biosynthesis gene affects conidial development and UV tolerance in the Japanese pear pathotype of *Alternaria alternata*. *Mol Plant Microbe In*, 1999, 12(1): 59-63
- [33] Lawrence CB, Mitchell TK, Craven KD, et al. At death's door: *Alternaria* pathogenicity mechanisms. *Plant Pathol J*, 2008, 24(2): 101-11
- [34] Kim KH, Cho Y, La Rota M, et al. Functional analysis of the *Alternaria brassicicola* non-ribosomal peptide synthetase gene *AbNPS2* reveals a role in conidial cell wall construction. *Mol Plant Pathol*, 2007, 8(1): 23-39
- [35] Oide S, Moeder W, Krasnoff S, et al. NPS6, encoding a non-ribosomal peptide synthetase involved in siderophore-mediated iron metabolism, is a conserved virulence determinant of plant pathogenic ascomycetes. *Plant Cell*, 2006, 18(10): 2836-53
- [36] Franza T, Mahé B, Expert D. *Erwinia chrysanthemi* requires a second iron transport route dependent of the siderophore achromobactin for extracellular growth and plant infection. *Mol Microbiol*, 2005, 55(1): 261-75
- [37] Voegelé RT, Hahn M, Lohaus G, et al. Possible roles for mannitol and mannitol dehydrogenase in the biotrophic plant pathogen *Uromyces fabae*. *Plant Physiol*, 2005, 137(1): 190-8
- [38] Véléz H, Glassbrook NJ, Daub ME, et al. Mannitol biosynthesis is required for plant pathogenicity by *Alternaria alternata*. *FEMS Microbiol Lett*, 2008, 285(1): 122-9
- [39] Juchaux-Cachau M, Landouar-Arsivaud L, Pichaut J, et al. Characterization of AgMaT2, a plasma membrane mannitol transporter from celery, expressed in phloem cells, including phloem parenchyma cells. *Plant Physiol*, 2007, 145(1): 62-74
- [40] Gao R, Stock AM. Biological insights from structures of two-component proteins. *Annu Rev Microbiol*, 2009, 63(1): 133-54
- [41] Zhao Y, Wang S, Nakka G, et al. Systems level analysis of two-component signal transduction systems in *Erwinia amylovora*: Role in virulence, regulation of amylovoran biosynthesis and swarming motility. *BMC Genomics*, 2009, 10(245): 1-16
- [42] Luo YY, Yang JK, Zhu ML, et al. The group III two-component histidine kinase *AlHK1* is involved in fungicides resistance, osmosensitivity, spore production and impacts negatively pathogenicity in *Alternaria longipes*. *Curr Microbiol*, 2012, 64(5): 449-56
- [43] Cho Y, Cramer RA, Jr Kim, et al. The *Fus3/Kss1* MAP kinase homolog *Amk1* regulates the expression of genes encoding hydrolytic enzymes in *Alternaria brassicicola*. *Fungal Genet Biol*, 2007, 44(6): 543-53
- [44] Lin CH, Chung KR. Specialized and shared functions of the histidine kinase- and HOG1 MAP kinase-mediated signaling pathways in *Alternaria alternata*, a filamentous fungal pathogen of citrus. *Fungal Genet Biol*, 2010, 47(10): 818-27
- [45] Lin CH, Yang SL, Chung KR. The YAP1 homolog-mediated oxidative stress tolerance is crucial for pathogenicity of the necrotrophic fungus *Alternaria alternata* in citrus. *Mol Plant Microbe In*, 2009, 22(8): 942-52
- [46] Ma D, Li R. Current understanding of HOG-MAPK pathway in *Aspergillus fumigatus*. *Mycopathologia*, 2013, 175(1-2): 13-23
- [47] Graf E, Schmidt-Heydt M, Geisen R. HOG MAP kinase regulation of alternariol biosynthesis in *Alternaria alternata* is important for substrate colonization. *Int J Food Microbiol*, 2012, 157(3): 353-9