

施钾马铃薯叶片对桃蚜的诱导抗性反应^{*}

白雪 马晓林 李惠君 郭永明 任琴^{**}

(集宁师范学院 内蒙古 012000)

摘要 本文研究了施钾条件下马铃薯两品种克新和费乌瑞它对桃蚜 *Myzus persicae* Sulzer 的抗性反应。结果表明,与对照相比,虫害、施钾与施钾+虫害处理均使两马铃薯品种中茉莉酸含量、脂氧合酶活性、蛋白酶抑制剂活性有所提高。其中虫害处理后克新中茉莉酸含量为对照的 2.2 倍,PI 活性、脂氧合酶活性分别比对照增加了 27.7% 和 37.3%;虫害费乌瑞它中上述生理指标的变化与克新一致,茉莉酸含量为对照的 1.7 倍,PI 活性、脂氧合酶活性分别比对照增加了 22.4% 和 29.1%。此外,施钾处理显著降低了克新和费乌瑞它 2 个品种的为害蚜量。表明施钾提高了马铃薯的诱导抗性,且克新的抗虫能力高于费乌瑞它。

关键词 钾肥, 马铃薯, 茉莉酸, 桃蚜

Effect of potassium on the induced resistance response of two potato varieties to *Myzus persicae*

BAI Xue MA Xiao-Lin LI Hui-Jun GUO Yong-Ming REN Qin^{**}

(Jining Normal College, Inner Mongolia 012000, China)

Abstract The effect of potassium (K) on the resistance response of two potato varieties, kexin and favorita, to aphids was studied. The results show that compared with the controls, jasmonic acid (JA) levels, lipoxygenase (LOX) activities and protease inhibitors (PI) of the two different varieties were increased by aphid feeding, potassium and potassium + feeding, respectively. Jasmonic acid levels of kexin plants fed on by aphids were 2.2 times higher than the control and PI and lipoxygenase activity were 27.7% and 37.3% higher, respectively. Similar results were obtained from the favorita variety; jasmonic acid levels were 1.7 times higher than the control and PI and lipoxygenase activity increased by 22.4% and 29.1%, respectively. In addition, providing potato plants of both varieties with potassium significantly reduced the number of aphids feeding on them. Potassium enhanced the induced resistance of potatoes and this resistance was stronger in kexin than in favorita plants.

Key words potassium, *Solanum tuberosum*, jasmonic acid, *Myzus persicae*

马铃薯 (*Solanum tuberosum*) 是内蒙古自治区重要的高产粮蔬兼用优势作物,桃蚜 *Myzus persicae* Sulzer 是其常见害虫之一,成虫和若虫除吸食植物体内的汁液外,还能传播多种马铃薯病毒和纺锤块茎类病毒,严重影响马铃薯的产量和质量。马铃薯虫害的防治目前仍以化学防治为主,从施肥角度提高作物抗虫的机理较少,以至作物生态系统中作物的自然抗性、诱导抗性未能充分发挥。

国内外有关植物诱导抗性的研究在许多植物中均有报道(杜家纬, 2001;陈巨莲等, 2003;Yan

and Wang, 2006)。野生型番茄植株被蜘蛛螨取食 2 d 后,茉莉酸含量增加了 3 倍之多(Li *et al.*, 2004)。用茉莉酸处理马铃薯后,其对蚜虫的抗性显著增强(Kruzmane *et al.*, 2002)。茉莉酸过量表达的拟南芥突变株中桃蚜种群发育明显降低(Ellis *et al.*, 2002)。烟蚜 *Myzus nicotianae* 取食烟草(*Nicotiana attenuata*)(Voelckel *et al.*, 2004)、麦双尾蚜 *Diuraphis noxia* 和麦二叉蚜 *Schizaphis graminum* 取食小麦后(Park *et al.*, 2005; Boyko *et al.*, 2006),小麦植株中参与茉莉酸合成和其介

^{*} 资助项目:国家自然科学基金委项目(31160368);内蒙古自治区高等学校科学研究项目(NJ09203)。

^{**}通讯作者, E-mail: renq1962@163.com

收稿日期:2011-11-02, 接受日期:2012-03-02

导的防御基因,如 10,11-还原酶、脂氧合酶、细胞色素 P450 等都被大量诱导,表明茉莉酸途径在植物诱导防御反应中具有重要作用,由此调节植物防御基因的表达,从而获取整个防御反应(Martin *et al.*, 2003; Thaler *et al.*, 2004; Howe and Jander, 2008)。

植物的抗虫能力与其营养密切关系。油松施氮后对刺吸类、松梢螟等害虫有明显的抑制作用(周章义等,1986);适量供钾可增加小麦植株对钾素的吸收,促进了植株生长和总酚、酚酸、木质素的合成及代谢相关酶的活性,增强小麦对蚜虫的抗性(李刘杰等,2009)。说明钾在马铃薯块茎形成以及提高其抗性中有着特殊的作用。然而,系统地钾肥营养与虫害后马铃薯茉莉酸信号传递结合起来,通过研究马铃薯对外界钾浓度变化的感知及对茉莉酸合成的影响,进而调节植物次生代谢物的研究未见报道。

作者在前期的研究中发现,马铃薯施钾后其上蚜虫数量显著减少。是否由于施钾后马铃薯体内信号物质,如茉莉酸含量发生变化,由此调节了次生代谢物,导致蚜虫数量的减少?本研究旨在从一个侧面揭示施钾马铃薯蚜虫感染率显著降低的原因,为进一步揭示钾肥增强马铃薯抗虫的机理、有效地开展蚜虫的生态调控提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

马铃薯两品种选用克新 1 号(Kexin)和费乌瑞它(Favorita),其种子购于内蒙古乌兰察布市种子分公司。克新一号由黑龙江省农业科学院马铃薯研究所育成,属中晚熟高产品种;费乌瑞它原产于荷兰,属早熟高产马铃薯品种。

2010 年 6 月播种于塑料盆中(内径:高 = 33 cm:27 cm)中,试验用土为沙:土 = 1:2 (体积比),每盆施农家肥 500 g,施前用硫酸铜(CuSO_4)对农家肥消毒。每盆种植马铃薯 1 株,植物在自然条件下生长。桃蚜由中国科学院动物研究所种群生态与全球气候变化组提供。

1.2 试验处理

选取长势一致、具有 4 片叶子的马铃薯克新 1 号 80 盆,将其分为 2 组,每组 40 盆。其一组作为

对照,另一组施硫酸钾,按 75 000 株/ hm^2 马铃薯计算,其用量为 4 g·株⁻¹。自然条件下生长 2 个月,分别在两组处理的 20 盆植株上接桃蚜 5 头,接虫枝用 80 目的纱网罩住,以防止昆虫迁出。整个处理包括对照、施钾、接虫与施钾 + 接虫 4 种。费乌瑞它的处理与克新 1 号相同。

1.3 蚜虫种群动态观察

从 8 月 25 日到 9 月 7 日,每隔 3 d 调查 1 次两马铃薯品种上桃蚜的种群数量,详细记录其数量。各处理重复 13 次。

1.4 不同处理马铃薯叶片中茉莉酸信号物质及其酶活测定

上述 4 种处理叶片中,将虫害植株上的蚜虫扫掉后,随机、均匀摘取各处理叶片放入液氮罐中,然后置于 -80℃ 冰箱中保存备用。每个处理重复 4 次。

茉莉酸含量采用 Ren 等(2010)的方法,通过内标法,以 GC/MS 测定。蛋白酶抑制剂(PI)活性采用比色法测定,具体方法参见 Thaler 等(1996),脂氧合酶(LOX)活性测定参见 Thaler 等(2002)。过氧化物酶(peroxidase,POD)、多酚氧化酶(polyphenol oxidase,PPO)活性通过比色法进行测定,具体方法参见《植物生理学实验指导》(张志良等,2009),并加以修改。

1.5 统计分析

采用 SPSS 18.0 (SPSS Inc., USA) 统计分析软件进行试验数据分析,Duncan's 检验分析处理间平均值的差异显著性。

2 结果与分析

2.1 不同处理条件下茉莉酸含量的变化

与对照相比,虫害、施钾与施钾 + 虫害处理均会使茉莉酸含量有所提高,如图 1 所示。克新品种中,虫害、施钾与施钾 + 虫害处理后茉莉酸含量均显著升高,分别比对照提高了 2.2 倍、2.0 倍和 1.4 倍;费乌瑞它中,虫害与施钾 + 虫害处理也显著提高了茉莉酸含量,分别是对照的 1.7 倍和 1.5 倍。此外,两品种间虫害处理后克新中茉莉酸含量显著高于费乌瑞它,其余品种间同一处理差异均无显著差异。

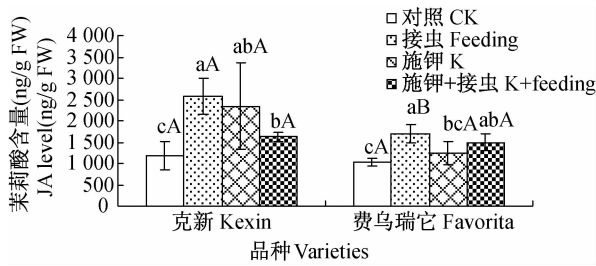


图 1 不同处理对马铃薯叶片茉莉酸含量的影响

Fig. 1 Effect on JA level of potato leaves by different treatments

注:图中不同小写字母表示种内不同处理间的差异,不同大写字母表示种间相同处理的差异,下图同。
Histograms with different lowercase letters indicate significantly different among different treatments of intraspecific variation, while with different uppercase letters indicate significantly different among same treatments of interspecific variation. The same below.

2.2 不同处理条件下 PI 的变化

4 种处理条件下,蛋白酶抑制剂活性变化如图 2 所示。与对照相比,虫害、施钾与施钾 + 虫害均能使两品种中 PI 活性有所提高,其中虫害与施钾 + 虫害分别使克新中 PI 活性比对照增加了

27.7% 和 28.4% ,上述两种处理分别使费乌瑞它中 PI 活性比对照增加了 22.4% 和 17.6% 。两品种间比较可以看出,克新中 PI 活性变化高于费乌瑞它,其中虫害处理后,克新中 PI 变化显著高于费乌瑞它。

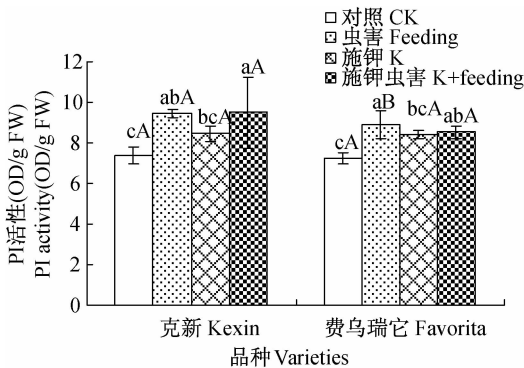


图 2 不同处理对马铃薯叶片 PI 活性的影响

Fig. 2 Effect on PI activity of potato leaves by different treatments

2.3 不同处理条件下 LOX、POD、PPO 活性的变化

不同处理条件下,LOX 活性变化如图 3 所示。结果表明:与对照相比,不同处理均使两品种叶片中脂氧合酶活性显著提高。克新中,虫害、施钾和施钾 + 虫害 3 种处理分别比对照增加了 37.3%、19.7% 和 17.8% ,在费乌瑞它中,上述 3 种处理分别比对照增加了 29.1%、24.6% 和 26.2% ,其中虫害后两品种中 LOX 提高最为显著。

图 4 所示为过氧化物酶和多酚氧化酶的活性变化。不同处理对两品种中 POD 和 PPO 活性的影响有所差异,其中两种酶活性在克新中的变化

高于费乌瑞它。克新中,尽管 3 种处理后克新中 POD 活性都有所提高,但虫害对其有显著的影响;此外,施钾 + 虫害处理显著提高了克新中多酚氧化酶活性。费乌瑞它品种中,除虫害处理后 POD 活性显著低于对照外,其他处理均与对照没有显著差异;多酚氧化酶活性在该品种中则无显著差异。

2.4 施钾对蚜虫种群动态变化的影响

施钾对蚜虫数量的影响如图 5 所示。与对照相比,施钾明显降低了蚜虫的数量,这种变化在马铃薯两品种中具有一致性。在所测时间段中,尽管蚜虫数量在对照克新上少于对费乌瑞它,但

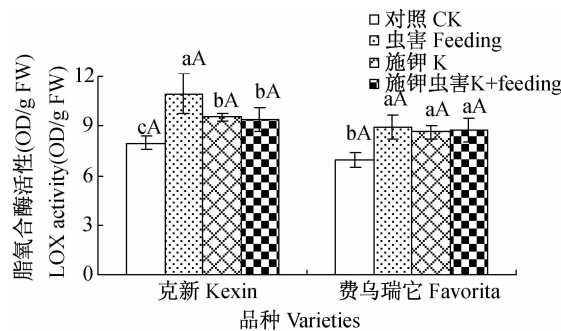


图 3 不同处理对马铃薯叶片 LOX 活性的影响

Fig. 3 Effect on LOX activity of potato leaves by different treatments

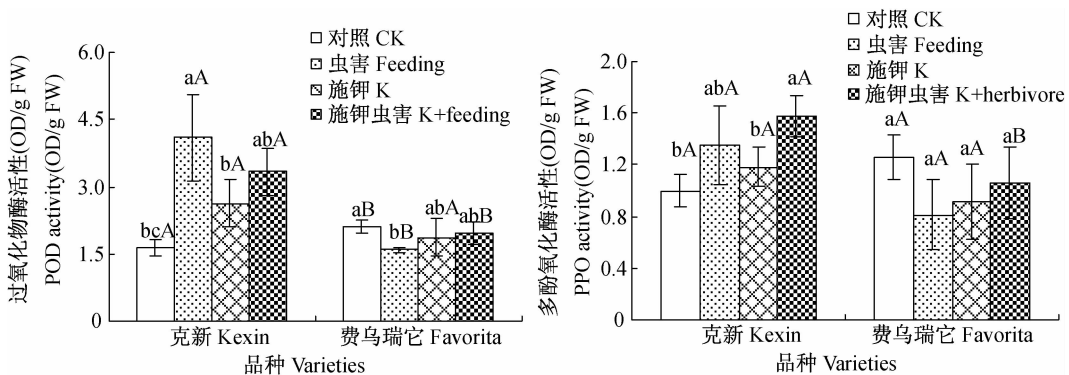


图 4 不同处理对马铃薯叶片 POD 和 PPO 活性的影响

Fig. 4 Effect on POD and PPO activity of potato leaves by different treatments

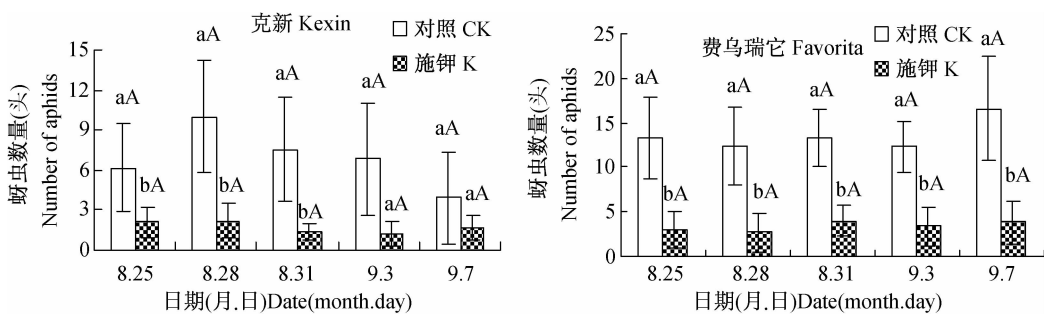


图 5 施钾对马铃薯叶片中蚜虫数量的影响

Fig. 5 The number of aphid from potato leaves after potassium treatments

两者间没有显著差异。施钾处理后,蚜虫数量在两品种间也没有显著差异。

3 讨论

茉莉酸是植物诱导抗性中重要的信号物质。这已在鳞翅目昆虫 (Lepidoptera)、甲虫

(Coleoptera)、蓟马 (Thysanoptera)、叶蝉 (Homoptera)、蜘蛛 (Araneida)、螨 (Acari) 等昆虫取食的植物中得到证实 (McCloud and Baldwin, 1997; Howe, 2004; Bostock, 2005; Howe and Jander, 2008)。尽管多数报道认为水杨酸是蚜虫等刺吸式口器昆虫取食植物后产生的重要信号物

质(Peng *et al.*, 2004),但本研究结果表明,桃蚜取食马铃薯叶片后茉莉酸含量显著增加,表明施钾条件下茉莉酸是蚜虫危害马铃薯后重要的信号物质。这与一些报道的结果相似,如拟南芥突变体(*cev1*)过量表达 JA 和其前体十二氧植酸(OPDA),并且组成性地活化 JA 信号,提高了对蚜虫的抗性(Ellis *et al.*, 2002),从而降低了蚜虫繁殖,而茉莉酸缺陷株(*coi1*)则增加了蚜虫的繁殖(de Vos *et al.*, 2007);外源应用茉莉酸也可以诱导番茄的系统防御,降低蚜虫的存活率(Cooper and Goggin, 2005)。

虫害植物产生的茉莉酸,上调了与防御相关的基因表达和蛋白及代谢产物的积累,提高了植物的直接诱导防御。如茉莉酸诱导的 PI 具有抗营养的作用,通过抑制昆虫消化酶影响其行为(Farmer and Ryan, 1992; Howe *et al.*, 1996; Howe, 2004; Schilmiller and Howe, 2005)。棉铃虫幼虫取食含有胰蛋白酶抑制剂的人工饲料后,其生长发育受到显著抑制(王琛柱等,1995)。此外,脂氧合酶作为茉莉酸合成途径中的关键性酶,在植物的诱导抗性中也发挥着重要的作用。研究表明,LOX 酶抑制剂处理植物(Peña-Cortés *et al.*, 1993)和缺少 LOX 活性的转基因植物(Bell *et al.*, 1995),其合成茉莉酸的能力均减低。蚜虫取食提高了 mRNA 水平中 *PDF1.2* 和 *LOX2* 表达,两者均与 JA 信号级联(Kessler and Baldwin, 2002)。本研究中虫害及其与钾的交互作用中 PI 活性显著增加,且除上述 2 种处理外,钾处理也可以增加 LOX 酶的活性,表明 3 种处理中茉莉酸均能活化一些防御物质,以提高马铃薯诱导抗性,这可能是本试验中钾抑制蚜虫数量的原因之一。

已有研究表明,钾参与植物的新陈代谢、生长和抗逆反应。钾缺乏会导致细胞缺乏足够的渗透势而使植物生长延缓,同时也抑制了光合作用、蛋白质合成及长距离运输,使 N/C 失衡,影响了植物的初生代谢。对拟南芥进行钾与茉莉酸信号关系的研究中发现,缺钾会使拟南芥根和芽中茉莉酸含量显著增加,重施钾后则茉莉酸含量显著降低。说明重施钾后,拟南芥主要进行植物的初生代谢,以恢复植物正常的生长发育。本文的结果与此有所不同,正常情况下,施钾后茉莉酸含量在克新中有所增加,但在费乌瑞它中却不增加,但施钾条件下接虫茉莉酸含量显著增加,表明钾在防御和次

生代谢中介导的转录也和茉莉酸信号有关(Shin and Schachtman, 2004)。施钾与植物的抗性密切相关。体现了植物在营养和抗性方面的风险平衡(trade-off)(Schwachtje and Baldwin, 2008)。具体马铃薯对外界钾浓度变化的感知及对茉莉酸合成的影响,进而提高植物抗虫性的研究机理尚需进行深入研究。

参考文献 (References)

- Bell E, Creelman RA, Mullet JE, 1995. A chloroplast lipoygenase is required for wound-induced jasmonic acid accumulation in *Arabidopsis*. *PNAS*, 92 (19): 8675 – 8679.
- Bostock RM, 2005. Signal crosstalk and induced resistance: straddling the line between cost and benefit. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 43:545 – 580.
- Boyko EV, Smith CM, Thara VK, Bruno JM, Deng YP, Starkey SR, Klaahsen DL, 2006. Molecular basis of plant gene expression during aphid invasion: wheat Pto-and Pti-like sequences are involved in interactions between wheat and Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae). *J. Econ. Entomol.*, 99(4):1430 – 1445.
- Cooper WR, Goggin FL, 2005. Effects of jasmonate-induced defenses in tomato on the potato aphid, *Macrosiphum euphorbiae*. *Entomol. Exp. Appl.*, 115(1):107 – 115.
- de Vos M, Kim JH, Jander G, 2007. Biochemistry and molecular biology of *Arabidopsis*-aphid interactions. *BioEssays*, 29(9):871 – 883.
- Ellis C, Karafyllidis I, Turner JG, 2002. Constitutive activation of jasmonate signaling in an *Arabidopsis* mutant correlates with enhanced resistance to *Erysiphe cichoracearum*, *Pseudomonas syringae*, and *Myzus persicae*. *Mol. Plant-Microbe In.*, 15(10):1025 – 1030.
- Farmer EE, Ryan CA, 1992. Octadecanoid precursors of jasmonic acid activate the synthesis of wound-inducible proteinase inhibitors. *Plant Cell*, 4(2):129 – 134.
- Howe GA, 2004. Jasmonates as signals in the wound response. *J. Plant Growth Regul.*, 23(3):223 – 237.
- Howe GA, Jander G, 2008. Plant immunity to insect herbivores. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 59:41 – 66.
- Howe GA, Lightner J, Browse J, Ryan CA, 1996. An octadecanoid pathway mutant (*JL5*) of tomato is compromised in signaling for defense against insect attack. *Plant Cell*, 8(11):2067 – 2077.
- Kessler A, Baldwin IT, 2002. Plant responses to insect herbivory: the emerging molecular analysis. *Annu. Rev.*

- Plant Biol.* , 53:299 – 328.
- Kruzmane D, Jankevica L, Ievinsh G, 2002. Effect of regurgitant from *Leptinotarsa decemlineata* on wound responses in *Solanum tuberosum* and *Phaseolus vulgaris*. *Physiologia Plantarum* , 115 (4) :577 – 584.
- Li L, Zhao Y, McCaig BC, Wingerd BA, Wang JH, Whalon ME, Pichersky E, Howe GA, 2004. The tomato homolog of coronatine-insensitivel is required for the maternal control of seed maturation, jasmonate-signaled defense responses and glandular trichome development. *Plant Cell* , 16(1) :126 – 143.
- Martin DM, Gershenzon J, Bohlmann J, 2003. Induction of volatile terpene biosynthesis and diurnal emission by methyl jasmonate in foliage of Norway spruce. *Plant Physiol.* , 132 (3) :1586 – 1599.
- McCloud ES, Baldwin IT, 1997. Herbivory and caterpillar regurgitants amplify the wound-induced increases in jasmonic acid but not nicotine in *Nicotiana glauca*. *Planta* , 203(4) :430 – 435.
- Park SJ, Huang Y, Ayoubi P, 2005. Identification of expression profiles of sorghum genes in response to greenbug phloem-feeding using cDNA subtraction and microarray analysis. *Planta* , 223(5) :932 – 947.
- Peña-Cortés H, Albrecht T, Prat S, Weiler EW, Willmitzer L, 1993. Aspirin prevents wound-induced gene expression in tomato leaves by blocking jasmonic acid biosynthesis. *Planta* , 191(1) :123 – 128.
- Peng JY, Deng XJ, Huang JH, Jia SH, Miao XX, Huang YP, 2004. Role of salicylic acid in tomato defense against cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* Hubner. *Z. Naturforsch.* , 59(11) :856 – 862.
- Ren Q, Cao LZ, Su JW, Xie MH, Zhang QW, Liu XX, 2010. Volatile emission of the invasive weed *Eupatorium adenophorum* and its response to *Aphis gossypii* and exogenous methyl jasmonate. *Weed Sci.* , 58(3) :252 – 257.
- Schilmiller AL, Howe GA, 2005. Systemic signaling in the wound response. *Curr. Opin. Plant Biol.* , 8(4) :369 – 377.
- Schwachtje J, Baldwin IT, 2008. Why does herbivore attack reconfigure primary metabolism? *Plant Physiol.* , 146 (3) : 845 – 851.
- Shin R, Schachtman DP, 2004. Hydrogen peroxide mediates plant root cell response to nutrient deprivation. *PNAS* , 101 (23) :8827 – 8832.
- Thaler JS, Farag MA, Pare PW, Dicke M, 2002. Jasmonate-deficient plants have reduced direct and indirect defences against herbivores. *Ecol. Lett.* , 5(6) :764 – 774.
- Thaler JS, Owen B, Higgins VJ, 2004. The role of the jasmonate response in plant susceptibility to diverse pathogens with a range of lifestyles. *Plant Physiol.* , 135 (1) :530 – 538.
- Thaler JS, Stout MJ, Karban R, Duffey SS, 1996. Exogenous jasmonates simulate insect wounding in tomato plants (*Lycopersicon esculentum*) in the laboratory and field. *J. Chem. Ecol.* , 22 (10) :1767 – 1781.
- Voelckel C, Weisser WW, Baldwin IT, 2004. An analysis of plant-aphid interactions by different microarray hybridization strategies. *Mol. Ecol.* , 13(10) :3187 – 3195.
- Yan ZG, Wang CZ, 2006. Wound-induced green leaf volatiles cause the release of acetylated derivatives and a terpenoid in maize. *Phytochemistry* , 67(1) :34 – 42.
- 王琛柱,项秀芬,张书芳,钦俊德, 1995. 大豆胰蛋白酶抑制剂对棉铃虫幼虫消化生理和生长发育的影响. *昆虫学报* , 38 (2) :272 – 277.
- 陈巨莲,倪汉祥,孙京瑞,程登发, 2003. 小麦几种主要次生物质对麦长管蚜几种酶活力的影响. *昆虫学报* , 46 (2) :144 – 149.
- 杜家纬, 2001. 植物 – 昆虫间的化学通讯及其行为控制. *植物生理学报* , 27(3) :193 – 200.
- 李刘杰,汪强,韩燕来,谭金芳, 2009. 钾水平对小麦酚类物质、木质素代谢和接种蚜虫群体动态的影响. *中国农学通报* , 25 (17) : 143 – 148.
- 张志良,瞿伟菁,李小方, 2009. 植物生理学实验指导. 北京:高等教育出版社. 97 – 100.
- 周章义,苏西林,张佐双, 1986. 林木营养与虫害 – 油松施氮肥的抗虫效应. *昆虫学报* , 29(3) :283 – 290.