

淺說植物免疫系統 及其在農業上之應用

台灣大學農藝系 許雅媛

農試所作物組 楊純明

一、前言

凡能夠造成植(作)物產生病害之生物，即可稱為植物的病原(或稱病因)。不同的植物病原利用其特定的機制去感染植物，進而引發病害。大自然界病原感染和植物防制/抵禦之間的交纏與相互作用，在植體內會引發一連串的生化反應，誘導植體產生多種抗生物質，決定了寄主植物的抗、感病性(或能力)。瞭解植物的免疫系統，就可以利用於增進系統的免疫力，並運用於農業生產的操作。

植物與周遭環境維持密切互動，嘗試在遺傳控制與環境影響中處於動態平衡。凡非屬植物最佳生育的環境異動範圍，或者環境因子活動造成植物生育上的不利情境等，皆可將之歸類於植物的「逆境(adverse environmental conditions)」。從生態的觀點，逆境區分為生物性(biotic)及非生物性(abiotic)逆境兩大類，其中經由真菌、細菌、病毒、寄生蟲等各種病原(原)(pathogen)感染而發展出不同病害。

植物在遭受生物性逆境或異物入侵時，自身會啟動防禦機制，如合成抗生物質(antibiotics)以免受到病原感染。經過長期的進化，幾乎高等植物及動物皆存在某些非特異性與特異性的免疫系統(immune system)，透過特定組合的細胞及相關機制形成抵制或抵禦外來病原感染的系統。前者乃先天性(innate)或稱固有免疫系統，可非特異的識別並作用於入侵病原，屬於一種迅速的抗感染作用而非持久的保護性免疫。後者為後天免疫系統(adaptive immunity)或稱獲得性/誘導性免疫系統、適應性免疫系統，係一種與特定病原接觸後所產生能識別且引發的特異性免疫反應。

二、植物的病害及病害環

在19世紀時，由真菌引起的馬鈴薯晚疫病大發生事件，造成愛爾蘭百萬人死於飢荒，也因此刺激科學家們深入研究植物病蟲害學。有關植物病害的發生與環境的關係，經過近世紀的研究有所謂「植物病害三角形(disease triangle)」理論(圖一)，植病學家提出病害發生的三個條件說：即有利的環境、感病植株及致

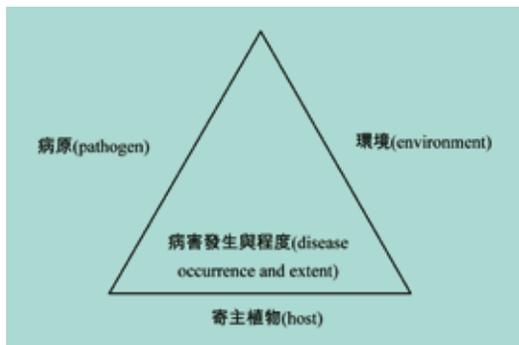
通訊作者：楊純明研究員
連絡電話：04-23317117

病原。換言之，植物病害的發生必須存在三個配合因素，假使缺少任何一個條件，病害便不會發生或者病徵影響程度仍在可容許程度內。

證諸上述，自然界中共同存在的「植物」與「病原」，要有中介其間環境因子的誘發或植體出現致病的時機點，否則病原不會危害植物，或植物內生抗性使病害不會發生。所以，植物病害發生三要素—病原(pathogen)、寄主植物(host)、環境(environment)之間，必須三者同時滿足條件啟動反應才能成局(如圖示)。舉例來說，降低當時病原的密度、增強寄主植物的耐/抗性或形成不利於病害發生的環境等，皆有可能破壞病害發生的有利條件、降低病害的發展程度及達到病害防治/管理的目的。

三、植物的免疫系統

目前已知有許多方法都能利用來控制病蟲害的發生，例如物理性阻隔、化學藥劑、生物製劑、生物防治、抗病蟲育種、栽培管理(如輪作、間作)等。然而在這些所謂的外在方法之外，另有利用植物本身自我發展出來的免疫系統，此系



圖一、植物病害三角形(disease triangle)理論。

統不僅能夠應用於降低植物的感染性，更能夠主動增加植物的抵抗力。

(一)植物病原感染

植物的病原(或稱病因)，可概分為細菌、真菌、病毒及寄生蟲/微生物等類別。不同病原可能以多種途徑侵入植體，其中，細菌可透過水通道、氣孔與傷口等進入植物體內，真菌可侵入植物表皮細胞、穿越細胞間隙或以菌絲覆蓋植物細胞等，病毒多由植物細胞壁傷(缺口、天然外壁孔、細胞間隙或媒介蟲體等侵犯，線蟲則以口器直接穿透入植體吸食養分。無論係已存在植體內或生活在介質/土壤中的病原，皆可能改變植物的正常代謝、生長表現與外表徵狀等，對植物本身或栽培管理造成明顯干擾、影響。

(二)植物免疫系統

大致上植物透過兩種內生免疫系統抵禦外來的感染，其一係辨別許多常見的微生物分子特徵，包括非致病之病原在內；其二為針對病原產生的毒性因子產生反應。而無論如何，植物免疫系統亦為植物提供了另一項強而有力的保護網。在實務上約在一個世紀前，科學家就已經觀察到對植物接種致病性病原菌及一些病原菌產物，可以使植物產生對相關病害抵抗性的現象，而且病原菌入侵後植物會由被入侵部位發出信號傳播到其他未被感染的部位。

(三)植物免疫模式—物理性的防禦機制

高等植物的第一道防線泰半為厚實的細胞壁，其外覆蓋一層表皮層。當

病原透過傷口穿透此一層屏障，植物細胞表面或內部的免疫反應感應器即可感應此一刺激。植物本身通常皆具有可抵禦大至物種間、小至病毒等生物體侵害的能力，植物在與病原的長期鬥爭過程中，進化衍生出了獨特的免疫系統。例如，受到病原攻擊時，植體葉部將發出求救信號，當根部接收到求救信息後則會立即作出反應，分泌出一些攜帶酸性物質的化合物解圍。這些諸如亞磷酸、水楊酸、茉莉酸、蘋果酸等求救信號，也是作用的物質，大多數植物皆可以合成，在特殊的情況或為了某種特殊目的而生成。

(四)植物免疫模式—生物性的抗生物質

植物抵禦生物侵害的方法很多，產生一系列具有多種功能的抗菌蛋白、酵素及化學物質等即為其一。目前國內已被較多應用的抗病原微生物或抗生物質，如：(1)功能性微生物：聚集於植物根圈部位的一些根棲微生物(如固氮細菌、菌根菌、螢光細菌、鏈黴菌、枯草桿菌、木黴菌及根棲細菌PGPR群等)，能激發植物的免疫力或促進植物養分吸收、促進生長或增加產量等；(2)有益微生物：如可寄生於病原菌、產生抗生物質之微生物(如螢光細菌、鏈黴菌、枯草桿菌及木黴菌等)，由抗生物質抑制病原生長或誘導植物產生系統性的抗性；(3)甲殼素類：由蝦、蟹、昆蟲等甲殼類或魔菇類所萃取的天然高分子物質(如甲殼素Chitin、甲聚糖Chitosan)，可作為活性信號迅速激發植物的防衛反應、啟動防禦系統，另具促進植物營養器官生長、刺激乙烯生成、

抵抗病害入侵等功效；(4)亞磷酸：可啟動植物防禦系統的小分子酚類物質；(5)抑制病原菌生長化學物質：如半胱氨酸蛋白水解酶抑制劑、分解真菌細胞壁有關之葡聚糖酶、幾丁質酶等、破壞真菌細胞透性蛋白質與核糖體失活蛋白、種子抗真菌蛋白與凝集素等各種小分子抗病物質；(6)其他抑菌、抗菌物質。

三、植物免疫系統在農業上之應用

在農業應用上已可藉由化學物質或非病原性微生物的刺激或接觸，誘發農作物產生抗病性，降低真正遭受危害時的受害程度。例如，包括水楊酸、亞磷酸、撲殺熱等化學物質，放線菌(防治菌核病)、木黴菌(對抗若干病原菌及增強植物防病功能)、枯草桿菌(對若干細菌或真菌產生拮抗作用)等微生物，皆可利用於誘發植物抗病潛能，當農作物在受病原入侵後即可大量產生抗禦素、酚類化合物、防禦性蛋白質等來增強抗病性而達到防疫效果。惟無論化學物質或有益微生物，其誘導作物產生抗病性均需要一段所謂的誘導期，雖然作物的抗病性表現可維持相當時間，其時間長短則因誘導因子、作物種類而異。化學性誘導物質對於病原無直接的抑菌作用，而係誘發作物的免疫系統來抗病(如中國大陸核可使用的「康壯素」屬之)，微生物則可能對病原本身具有拮抗作用，亦能誘引作物抗性而加成抗病成效。

另一種酚類化合物「水楊酸」，可調節植物生長發育的光合作用與蒸散作

用、離子的吸收與運輸作用，亦可誘導作物細胞分化與葉綠體的生成，同時可作為內生信號因子參與作物對病原的抵禦及增強非生物逆境抗性(如抗鹽、抗旱、抗氧化逆境等)。亞磷酸亦為可刺激作物本身啟動防禦機制的常用化學物質，噴施葉部或根灌，可以預防作物的疫病與藻菌類引起的病害。當特定的病原菌入侵時，作物可以辨識及啟動防禦體系，產生作物防禦素。

(一)栽培管理上的配合

注重田間衛生，澈底清除上期作的殘株或罹病株，避免病原遺留蔓延；適量使用合適的肥料，維持植株的健康生長；選擇最佳栽植期，利於作物蓬勃生長並減少病蟲害侵入機會；適度整枝修剪、調整栽植密度，促進田區空氣流動、避免高溫多濕、充足日照，有效降低病蟲害發生；選用適當作物輪作或間作，減少因為連作而產生的病蟲害，而在主作物兩旁間作其他作物，減輕病原和害蟲攻擊主作物的機率及分攤病蟲害的效應；溫網室進行設施栽培，減少雨水傳播的病害及外來害蟲的入侵；適當的管理田間水分，可避免根系浸水受損而增強生長勢及防止病害蔓延。

(二)生物源農藥的開發

植物抗禦素對病原菌的菌絲生長與產孢具有干擾與抑制的作用，可直接保護作物，研究發現其對抵抗病原菌入侵的時效可達數周至數月，功能類似疫苗(可稱為植物疫苗)。以無致病力病原菌或化學物質為主要原料所開發的生物源農

藥，如同植物疫苗可使農作物自身具備對抗病蟲的防禦能力，誘導和激發作物的免疫能力而達到抗病蟲害目的。這些生物源農藥，通常很這容易被土壤微生物迅速分解，而且其誘導作物所產生的抗生物質成分乃植體代謝的正常物質，具有對人畜安全、無殘留，誘導的抗病性強、抗病持續時間長、長期多次使用亦不會造成病原菌產生抗藥性、不減低作物自身抗病機制等特點。

四、結語

廣泛而深入的瞭解植物的整個防禦/免疫系統，有助於全面性的釐清相關機制，或誘導產生更有效的防禦反應。固然病原有其致病與發展策略，也能夠在寄主植體內快速適應，充分善用植物的免疫系統並搭配其他的防治方法，將可更為有效且安全的保護植物，規劃更為完整的防疫措施。利用植物免疫性所開發的生物源農藥(資材)，目前看來是屬於對環境友善、低污染、頗具發展前景的新一類生物性農藥/製劑。然而，由於這些誘發植物免疫系統的藥劑必須預先施用始能有效地發展出抗病反應，同時必須經過一段植物被激發抗病的時間才能達到防病效果，倘若免疫系統的作用過於旺盛或對病原的反應過度時，則有可能阻礙植物生長而形成負面危害。其次，同藥劑對特定植物或誘發出不同程度的抗病能力，必須選擇適當的藥劑在正確的時機點適度使用，才可發揮減少病害發生的最大效果。