



群体感应信号分子AHLs介导植物生长和防御机理研究进展

刘加新^{1,2}, 康杰^{1,2}, 叶泽铭^{1,2}, 平文祥^{1,2}, 葛菁萍^{1,2,*}

¹黑龙江大学农业微生物技术教育部工程研究中心, 哈尔滨150500

²黑龙江大学生命科学学院, 微生物省高校重点实验室, 哈尔滨150080

*通信作者(gejingping@126.com)

摘要: *N*-酰基高丝氨酸内酯(AHLs)是重要的群体感应信号分子, 主要参与调控根际革兰氏阴性菌的定植、细菌细胞代谢等生理行为、以及细菌和植物之间的信号转导。已有的研究表明, 植物能够感知AHLs的存在并作出特异性的生理反应, 但具体反应机制尚不明确。本文综述了植物感知AHLs后细胞内的信号转导机制、AHLs对植物生长发育和胁迫抗性的影响以及AHLs在农业生产领域的积极作用, 为AHLs产品的开发以及在有机农业中的应用提供理论基础。

关键词: *N*-酰基高丝氨酸内酯; 信号转导; 生长发育; 胁迫抗性

Research progress on mechanisms of quorum-sensing signaling molecules AHLs mediating plant growth and defense

LIU Jiixin^{1,2}, KANG Jie^{1,2}, YE Zeming^{1,2}, PING Wenxiang^{1,2}, GE Jingping^{1,2,*}

¹Engineering Research Center of Agricultural Microbiology Technology, Ministry of Education, Heilongjiang University, Harbin 150500, China

²Key Laboratory of Microbiology, College of Heilongjiang Province, School of Life Sciences, Heilongjiang University, Harbin 150080, China

*Corresponding author (gejingping@126.com)

Abstract: *N*-Acyl homoserine lactones (AHLs) are important quorum-sensing signaling molecules, which are mainly involved in regulating physiological behaviors such as the colonization of rhizosphere Gram-negative bacteria, bacterial cell metabolism, and signal transduction between bacteria and plants. It has been shown that plants can sense the presence of AHLs and make specific physiological responses, but the exact response mechanism is unclear. This paper reviews the intracellular signal transduction mechanisms in plants after sensing AHLs, the effects of AHLs on plant growth and development and stress resistance, and the positive role of AHLs in agricultural production. It lays a theoretical foundation for the development of AHLs products and their application in organic agriculture.

Key words: *N*-acyl homoserine lactone (AHL); signal transduction; growth and development; stress resistance

植物对环境胁迫的抗性研究已成为农业发展领域的热点。生物胁迫(如细菌、病毒、真菌、线虫和昆虫等病原体)及非生物胁迫(如干旱、高温、寒冷和高盐等)不仅对植物生长发育产生巨大的负面影响, 还会破坏生态平衡。通常人们利用传统生

物肥料、农药及化学肥料、农药来减轻这两种胁迫对植物带来的危害。但是传统生物肥缺乏高效

收稿 2022-05-19 修定 2022-09-28

资助 黑龙江省自然科学基金(ZD2020C008)和国家自然科学基金(32071519)。

专属菌种资源、同质化倾向突出、性能不稳定;传统生物农药侧重的是对病虫害的治理效果,没有从根本上探讨如何增强植物防御和免疫力问题。化学肥料、农药等化学品的使用不仅对环境(如土壤和地下水)、生态系统、生物多样性和人畜健康产生干扰,还增强土壤病原菌和细菌的耐药性。因此寻求一种安全的方式规避化肥和农药带来的负面影响,将有助于提高植物的抗逆性和产量,减少对环境的压力(Tsygankova等2016)。

1 群体感应及其信号分子

近年来,一种被称为“群体感应(quorum sensing, QS)”的现象被广泛研究,这是一种细菌细胞间通信系统。菌群响应群体密度变化,进而分泌信号分子,去激活基因表达,对环境变化做出特异性反应(Shrestha等2020)。并且异种微生物分泌的信号分子也能调节细菌的细胞代谢和生理过程(Frederix和Downie 2011; Whiteley等2017)。目前研究发现500多种细菌能够产生QS现象,例如豌豆根瘤菌(*Rhizobium leguminosarum*)、苜蓿中华根瘤菌(*Sinorhizobium meliloti*)、铜绿假单胞菌(*Pseudomonas aeruginosa*)、洋葱伯克霍尔德菌(*Burkholderia cenocepacia*)、假结核耶尔森氏菌(*Yersinia pseudotuberculosis*)、霍乱弧菌(*Vibrio cholerae*)、费氏弧菌(*Vibrio fischeri*)等。

革兰氏阴性菌QS系统包括PhzI/PhzR、PQS、LasI/LasR、Iqs和LuxI/LuxR等,能产生不同的信号分子如N-酰基高丝氨酸内酯(N-acyl homoserine lactones, AHLs) (Churchill和Chen 2011)、香豆酸(Schaefer等2008)、喹诺酮(Diggie等2007)、3-羟基棕榈酸甲酯(3-OH-hydroxypalmitic acid methyl) (Flavier等1997)和可扩散性信号因子(diffusible signaling factor, DSF) (宋凯等2020)等;革兰氏阳性菌中的信号分子主要是寡肽(Waters和Bassler 2005; Ge等2014)。此外,自诱导剂AI-2是由哈氏弧菌(*Vibrio harveyi*)产生的呋喃果糖基硼酸二酯,是不同细菌物种之间交流的信号分子。

作为主要的QS信号分子, AHLs种类和数量与产生菌(群)种类和数量有关。AHLs具有保守的高丝氨酸内酯环、不同长度、不同饱和度和羟基的N-

酰基侧链(图1)。根据酰基侧链的长度, AHLs可以分为短链或长链分子。短链AHLs在酰基部分有4到8个碳原子,如N-丁酰基高丝氨酸内酯(N-butanoyl-homoserine lactone, C₄-HSL)和N-己酰基高丝氨酸内酯(N-hexanoyl-homoserine lactone, C₆-HSL),而长链AHLs有10到18个碳原子,如N-十四烷酰基高丝氨酸内酯(N-tetradecanoyl-homoserine lactone, C₁₄-HSL)。酰基链的长度和饱和度与酰基链C-3位是被氧取代[如N-3-氧代癸酰基高丝氨酸内酯(N-3-oxo-decanoyl-homoserine lactone, 3-oxo-C₁₀-HSL)],还是羟基取代[如N-3-羟基癸酰基高丝氨酸内酯(N-3-hydroxy-decanoyl-homoserine lactone, 3-OH-C₁₀-HSL)]有关。

细菌信号既可以被真核生物感知,也与微生物群落形成共生关系,它们在细菌和植物之间形成互惠的正向作用(Schikora等2011, 2016; Schenk和Schikora 2015)。研究证据表明AHLs是有效的植物生长促进剂以及抗生物和非生物胁迫刺激的植物调节剂(Gupta等2019; Moshynets等2019) (图2)。在根际生态圈,植物感知根际细菌分泌的AHLs后,会诱导植物产生一系列的生理反应,在本文中称之为“AHLs诱导效应”。它能够以更快、更强的方式激活植物的防御反应。但植物感知AHLs后引起植物细胞内信号转导机制、AHLs的生理代谢作用、AHLs对促进植物生长、增强植株抗病、抗逆性机理以及推进农业发展的前景还需要进一步加以明确。

2 植物对AHLs信号的感知、转导及生理反应

作为界间信号分子的AHLs,在过去几年的研究中得到了很大的重视,因为它们能够诱导并增强植物对环境胁迫的防御反应(Schikora等2011; Schenk

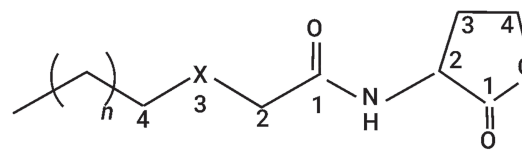


图1 AHLs结构图

Fig. 1 AHLs structure diagram

侧链第3个碳原子可被氢、氧或羟基所取代, n 为酰基侧链的碳原子数。

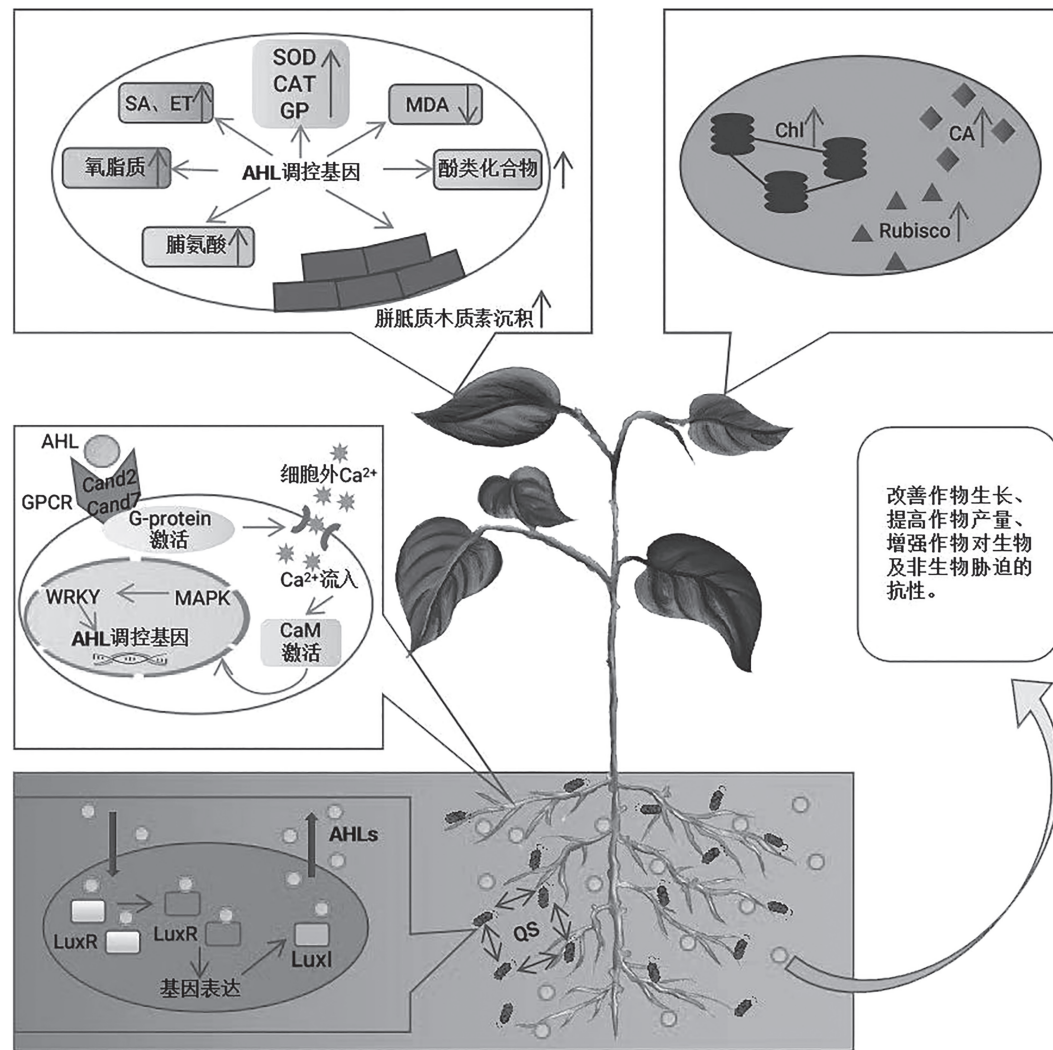


图2 群体感应信号分子AHLs诱导植物特异性生理反应机理示意图

Fig. 2 Schematic diagram of the mechanism of induction of plant-specific physiological responses by quorum-sensing signaling molecules AHLs

QS: 群体感应; LuxR/LuxI: 革兰氏阴性菌群体感应系统之一; 圆形: AHLs, *N*-酰基高丝氨酸内酯; GPCR: G蛋白偶联受体; CaM: 钙调素; MAPK: 丝裂原活化蛋白激酶; SA: 水杨酸; ET: 乙烯; MDA: 丙二醛; SOD: 超氧化物歧化酶; CAT: 过氧化氢酶; GP: 愈创木酚过氧化物酶; Chl: 叶绿素; CA: 碳酸酐酶; Rubisco: 核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶; 植株根部杆状部分: 革兰氏阴性细菌。

等2014; Shrestha等2019), 以及诱导根系结构和植物生长的变化(Bai等2012; Liu等2012; Zhao等2015; Rankl等2016)。然而植物对AHLs信号分子感知和转导的机制很大程度上是未知的, 阐明这些机制可以为植物生长防御提供新的路径。

AHLs通过细胞膜的确切方式尚不清楚。感知系统很可能位于细胞膜上, 充当接收AHLs信号分

子的受体。Jin等(2012)发现, 拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中的G蛋白偶联受体(G protein-coupled receptors, GPCRs) Cand2和Cand7可能是感知AHLs的两个主要受体。GPCRs能够感知许多细胞外信号, 然后传递给质膜内侧的G蛋白, 形成异源三聚体G蛋白(heterotrimeric G-proteins)。而后异源三聚体G蛋白进一步将这些信号传递给细胞内特定的下游

效应器(downstream effectors), 这些下游效应器在各种信号通路中均有着重要的作用。异源三聚体G蛋白反过来激活质膜上的钙离子通道, 从而将胞外 Ca^{2+} 跨膜转移到细胞质内(Song等2011)。 Ca^{2+} 信号被多种 Ca^{2+} 结合蛋白及其下游靶点感知并做出相应的生理反应。细胞中的钙调素(calmodulin, CaM)是一种钙离子敏感蛋白(Snedden和Fromm 2001)。在众多信号转导级联中将钙离子转移至下游蛋白靶点(downstream protein targets), 并且CaM可能参与植物细胞中的AHLs信号分子传导(图2)。用*N*-3-氧代己烷酰基高丝氨酸内酯(*N*-3-oxo-hexanoyl-homoserine lactone, 3-oxo- C_6 -HSL)处理后, 观察到拟南芥根中的CaM浓度增加(Zhao等2015)。随后, CaM触发下游级联反应。这些反应包括增加丝裂原活化蛋白激酶(mitogen-activated protein kinase, MAPK)的活性(Beckers等2009)以及诱导调节基因表达的转录因子WRKY的活性(Jaskiewicz等2011; Schenk等2014), 目前尚不清楚MAPK的表达或作用是否与染色质修饰有关。对于AHLs信号转导的后续过程研究发现, 经*N*-3-氧代十四烷酰基高丝氨酸内酯(*N*-3-oxo-tetradecanoyl-homoserine lactone, 3-oxo- C_{14} -HSL)和其他AHLs处理后, 细胞内酚类化合物(phenols)积累、木质素(lignin)和胼胝质(callose)在细胞壁中沉积, 并增强了植物对病原菌的抵抗能力(Schenk等2014; Schenk和Schikora 2015; Han等2016; Pakdaman和Mostajeran 2018)。经*N*-3-氧代辛烷酰基高丝氨酸内酯(*N*-3-oxo-octanoyl-homoserine lactone, 3-oxo- C_8 -HSL)处理后的拟南芥, 叶绿体中碳酸酐酶(carbonic anhydrase, CA)、核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶(Rubisco)的活性均有所提高(Miao等2012)。在盐胁迫下, C_6 -HSL处理的拟南芥降低了丙二醛(malondialdehyde, MDA)的含量, 增加了抗氧化酶如超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、愈创木酚过氧化物酶(guaiacol peroxidase, GP)和过氧化氢酶(catalase, CAT)的活性。且利用3-oxo- C_6 -HSL处理的拟南芥和小麦在盐胁迫下伴随着植物组织中脯氨酸(proline)和叶绿素(chlorophyll, Chl)含量的增加以及MDA降低(Ding等2016; Zhao等2020)。植物通常依赖于植物防御激素水杨酸(salicylic acid, SA)、茉莉酸(jasmonic acid, JA)和乙烯

(ethylene)防御通路进行自我保护来应对病原菌的入侵(Glazebrook 2005)。接种产生AHLs的细菌可以使SA和乙烯依赖的病程相关蛋白基因和几丁质酶基因高度表达, 进而增加番茄植株中SA的积累(Schuhegger等2006)。此外, 在拟南芥和大麦的研究中也有相似结果(Schikora等2011; Schenk和Schikora 2015)。SA和氧脂质(oxylinins)是植物形成防御和系统稳定的关键化合物。Schenk等(2014)发现, 经oxo- C_{14} -HSL处理后, 拟南芥通过SA和氧脂质的积累来增强植株防御能力, 可见SA和氧脂质协同发挥作用。氧脂质的代谢物中包含JA (Babenko等2017), 但是JA和SA呈拮抗作用, 可能氧脂质和JA增强植株防御的作用方式不同。基于以上对AHLs诱导效应的特异性研究表明, 植物中存在识别AHLs的系统。然而, 并没有相关证据证实AHLs能与植物蛋白质直接相互作用, 这还需要进一步的研究确定。

3 AHLs对植物生长发育和防御反应的调控

AHLs对植物的影响最早是在模式豆科植物蒺藜苜蓿(*Medicago truncatula*)中被发现的(Mathesius等2003)。Mathesius等(2003)报道, 蒺藜苜蓿能感知来自病原菌铜绿假单胞菌和苜蓿中华根瘤菌的AHLs, 并通过150多种蛋白质积累变化做出响应, 其中约23%的蛋白质与植物保护有关, 37%的蛋白质与能量和代谢过程有关。由此可以看出, AHLs在促进植物生长和防御上有着不可忽视的潜在作用。

3.1 AHLs促进植物生长发育

已有多种AHLs被证明介导植物的生长发育(表1)。拟南芥细胞内 Ca^{2+} 能够被 C_4 -HSL诱导, 而这些 Ca^{2+} 是来自细胞质外而不是动员自细胞内储存的 Ca^{2+} (Pakdaman和Mostajeran 2018)。oxo- C_6 -HSL和oxo- C_8 -HSL通过G蛋白偶联受体GCR1和GPA1的介导, 诱导拟南芥根的伸长。并且拟南芥生长发育相关蛋白钙调蛋白和转录因子AtMYB44能响应oxo- C_6 -HSL的刺激, 促进拟南芥的生长和根伸长(Mathesius等2003; Song等2011; Zhao等2015, 2016; Rankl等2016)。AHLs介导的促生长效应被认为依赖于植物中脂肪酸酰胺水解酶(fatty acid amide hydrolase)对AHLs的酰胺化产生的L-高丝氨酸(L-ho-

表1 不同类型AHL分子对植物生长和防御的影响

Table 1 Effects of different types of AHL molecules on plant growth and defense

植物	AHLs种类	实际作用	参考文献
拟南芥 (<i>Arabidopsis thaliana</i>)	C ₆ -HSL	促进植株生长发育	Schenk等2014
	oxo-C ₆ -HSL	促进植株根系生长, 增加生物量, 增强植株耐盐性	Liu等2012; Shrestha等2020; Zhao等2015, 2016, 2020
	oxo-C ₈ -HSL	促进植株光合作用, 促进植株根系生长, 增加植株生物量, 并显著增强植株对病原菌丁香假单胞菌番茄致病变种的抗性	Liu等2012, 2020; Miao等2012; Palmer等2014; Shrestha等2020
	C ₁₀ -HSL	促进根系生长, 改变根系结构	Ortiz-Castro等2008
	oxo-C ₁₂ -HSL	促进植株根系生长, 增加植株生物量	Ortiz-Castro等2011; Shrestha等2020
番茄 (<i>Lycopersicon esculentum</i>)	oxo-C ₁₄ -HSL	植株对病原菌 <i>Golovinomyces orontii</i> 、 <i>Salmonella typhimurium</i> 和丁香假单胞菌番茄致病变种的防御能力显著增强, 并促进根系生长、生物量增加	Schikora等2011; Zarkani等2013; Hernández-Reyes等2014; Schenk等2014; Shrestha等2020
	C ₄ -HSL、C ₆ -HSL	增强植株对病原菌致病性链格孢菌的防御能力	Schuhegger等2006
	C ₈ -HSL、C ₁₀ -HSL、C ₁₂ -HSL、C ₁₄ -HSL	促进植株生长, 增强植株耐盐性	Barriuso等2008b
	oxo-C ₁₄ -HSL	显著降低晚疫病对番茄植株的危害	Hernández-Reyes等2014
大麦 (<i>Hordeum vulgare</i>)	C ₈ -HSL	增强植株体内抗氧化酶及解毒酶活性, 增加植株干重, 并促进植株根系生长	Götz-Rösch等2015; Rankl等2016
	C ₁₀ -HSL	增强植株体内抗氧化酶及解毒酶活性	Götz-Rösch等2015
	oxo-C ₁₀ -HSL	诱导有益菌根际定植并提高幼苗防御能力	Han等2016
	C ₁₂ -HSL	促进植株根系生长, 增加植株干重	Rankl等2016
	oxo-C ₁₄ -HSL	增强植株对病原菌 <i>Blumeria graminis</i> f. sp. <i>hordei</i> 的防御能力	Schikora等2011; Hernández-Reyes等2014; Shrestha等2019
小麦 (<i>Triticum aestivum</i>)	C ₄ -HSL	增强植株对病原菌 <i>Cochliobolus sativus</i> 的防御能力	Gahoi等2021
	C ₆ -HSL	提高小麦种子出芽率, 促进植株生长发育, 增产, 并增强植株对酸雨的耐受性	Moshynets等2019; Kosakivska等2020
	oxo-C ₆ -HSL	提高植株耐盐性	Zhao等2020
	oxo-C ₁₄ -HSL	增强植株对病原菌 <i>Blumeria graminis</i> 的防御能力	Hernández-Reyes等2014
黄瓜 (<i>Cucumis sativus</i>)	C ₆ -HSL	诱导植株第一片真叶面积增大, 促进植株初生根生长以及增加根系鲜重	Pazarlar等2020
	oxo-C ₁₀ -HSL	诱导植株第一片真叶面积增大, 改变根系结构	Pazarlar等2020
	oxo-C ₁₄ -HSL	增强植株对病原菌 <i>Pseudoperonospora cubensis</i> 和 <i>Pseudomonas syringae</i> pv. <i>lachrymans</i> 的防御能力	Pazarlar等2020

表1 (续)

植物	AHLs种类	实际作用	参考文献
人参 (<i>Panax ginseng</i>)	C ₈ -HSL、C ₁₀ -HSL、 C ₁₂ -HSL	促进植株生长发育, 提高植株生物量, 改变 土壤中微生物群落结构	Ibal等2021
豆薯 (<i>Pachyrhizus erosus</i>)	C ₈ -HSL、C ₁₀ -HSL	增强植株体内抗氧化酶活性	Götz-Rösch等2015
蒺藜苜蓿 (<i>Medicago truncatula</i>)	oxo-C ₁₂ -HSL	诱导植株体内与防御、能量和代谢过程相关 蛋白质的积累发生显著变化	Mathesius等2003
	oxo-C ₁₄ -HSL	显著提高根系结瘤数量	Veliz-Vallejos等2014
绿豆(<i>Vigna radiata</i>)	oxo-C ₁₀ -HSL	促进根系分枝, 改变根系结构	Bai等2012
鹰嘴豆 (<i>Cicer arietinum</i>)	C ₄ -HSL	提高种子发芽率, 促生, 增强植株对病原菌 尖孢镰刀菌和氧化及盐胁迫的抵抗力	Gupta等2019; Gahoi等 2021

moserine)。L-高丝氨酸不仅可以诱导植株蒸腾作用增强, 促进矿物质和水分的转移, 还可以诱导根的生长(Palmer等2014)。

另外, AHLs酰基链长短也会影响其功能, 短链AHLs主要能增加植物生物量, 而长链AHLs则主要增强了植物防御反应(Shrestha和Schikora 2020)。von Rad等(2008)发现, 拟南芥根部经C₆-HSL处理后, 细胞生长和根伸长相关的基因表达差异有统计学意义。Ortiz-Castro等(2008)的研究表明, 尽管*N*-癸酰基高丝氨酸内酯(*N*-decanoyl-homoserine lactone, C₁₀-HSL)显著改变了拟南芥根的构型, 在调节根系结构方面的作用与生长素产生的作用相似, 但C₁₀-HSL在拟南芥根部的积累似乎发挥了毒性作用抑制了主根的生长, 因此在诱导根生长方面与生长素作用效果不同; 而短链AHLs则没有类似的作用(Ortiz-Castro等2008; von Rad等2008)。进一步的研究表明, oxo-C₁₀-HSL通过H₂O₂和NO依赖的环鸟苷酸(cGMP)信号通路调节绿豆根系分枝(Bai等2012)。Schikora等(2011)研究显示, 经C₆-HSL处理后拟南芥的生物量显著高于oxo-C₁₄-HSL处理, 但拟南芥经oxo-C₁₄-HSL处理后对病原菌的抗性明显增强。

不同研究表明, 完整的短链AHLs可被植物吸收并运输到嫩枝中, 而长链AHLs则在植物叶片中检测不到(Götz等2007; von Rad等2008; Sieper等2014)。据报道, AHLs具有两种构型, 其中L-异构体具有主要的生物活性, 而D-异构体在植物中没有引起任何反应, 这可能是由于产生D-异构体AHLs

的细菌尚未被报道(Chhabra等2003; Pomini等2006; Palmer等2014)。此外, 长链AHLs的亲脂性阻碍了其被吸收和长距离运输。对于AHLs在植物中的这种差异性运输, 可能对短链和长链AHLs诱导植物发生特异性生理反应存在影响, 但这需要更加深入的研究并加以验证。

3.2 AHLs在生物胁迫方面研究

AHLs作为效应子能诱导植物抗性, 提高植物自身防御力(Schenk和Schikora 2015)。Zarkani等(2013)研究表明, 苜蓿中华根瘤菌产生oxo-C₁₄-HSL使拟南芥对植物病原菌丁香假单胞菌番茄致病变种(*Pseudomonas syringae* pv. tomato)的抗性显著增强。直接施用AHLs或接种产AHLs的液化沙雷氏菌(*Serratia liquefaciens*) MG1和恶臭假单胞菌(*Pseudomonas putida*) IsoF时, 可以增强对致病性链格孢菌(*Alternaria alternata*)的抗性, 植株中SA水平提高, 病程相关蛋白基因*PR1*上调, 表明AHLs诱导了ISR途径(诱导系统抗性, induced systemic resistance, ISR) (Schuhegger等2006)。ISR作为一种由非致病性根际细菌触发的诱导性植物防御反应, 通过非SA依赖途径提供系统保护, 增加植物对随后的病原菌感染的系统抗性。Pazarlar等(2020)还报道了依赖于氧脂质/SA途径对气孔进行调控是AHLs介导的对细菌病原体防御反应的机制之一。

3.3 AHLs在非生物胁迫方面研究

众所周知, 植物可以通过气孔来与外界环境进行交流, 并对植物的呼吸和水分蒸发进行调控, 因此气孔对植物抵御干旱、高温和寒冷胁迫方面有着

积极影响。Schenk等(2014)报道 oxo-C_{14} -HSL能够激活拟南芥的气孔防御反应。此外, 经 oxo-C_6 -HSL处理的拟南芥增强了其在盐胁迫下的耐受性(Barriuso等2008a; Zhao等2020)。其中Zhao等(2020)研究证明, 植物通过脱落酸(abscisic acid, ABA)的渗透胁迫响应基因和离子稳态调节通路、非ABA信号通路和盐过度敏感(salt overly sensitive)途径来增强对盐胁迫的耐性。研究表明, 通过 C_{14} -HSL处理的拟南芥和大麦中MAPKs激酶MPK3和MPK6的活性增强, *WRKY22*、*WRKY29*、*GST6*、*Hsp7*和*PR1*等防御相关基因表达上调(Schikora等2011; Schenk和Schikora 2015; Shrestha等2019; Zhao等2020)。转录分析显示, 与 Ca^{2+} 信号、G蛋白、防御、细胞壁和类黄酮代谢相关的基因表达上调。此外, AHLs诱导的信号还涉及细胞壁中活性氧(reactive oxygen species)、酚类化合物和胍胍质的更高积累(Schenk和Schikora 2015)。因此AHLs能够诱导植物对非生物胁迫的耐受性。不同种类的AHLs诱导植物发生生理反应不同, 反应范围可能从调节生长到增强对胁迫的抗性。表1汇总了不同AHLs分子对植物影响的研究。

4 AHLs在农业生产上的应用前景

综上所述, 由于AHLs诱导能够提高作物抗逆性和产量, 因此AHLs的诱导效应有望作为一种农业可持续发展措施; 同时AHLs也可成为化肥和农药等对生态环境有害化学品的可靠替代品, 在农业领域具有良好的应用潜力和前景。在这方面已经有研究者开展了相关研究: 将AHLs与种子一同接入土壤后, 可刺激根际土壤中芽孢杆菌属(*Bacillus* sp.)和假单胞菌属(*Pseudomonas* sp.)的细菌生长, 提高其在根表面定植能力并抑制土壤环境中病原菌的活性(Elshakh等2016); 在根际区域, AHLs增强了根系生长、激发了系统抗性并提高了对病原微生物的识别能力(Lareen等2016)。经 C_6 -HSL处理的小麦种子, 其萌发数量、胚芽鞘和根的大小均显著增加。田间研究表明, 分蘖期时植株生物量、产量、籽粒品质、叶绿素含量均显著增加。使用AHLs处理的亲本植株所产生的种子, 生长出来的 F_1 代的产量也有所提高, 表明AHLs诱导效应被保留了下来

(Moshynets等2019)。Pang等(2009)发现, C_6 -HSL能够诱导植株对多种病原菌产生系统抗性, 以及刺激植物生长和生根(von Rad等2008; Zhao等2016)。并且 C_6 -HSL还被证明是一种在非生物胁迫-酸雨条件下的生态植物保护剂, 因为经 C_6 -HSL处理后的植株, 其叶片表皮外细胞壁和角质层厚度增加(Kosakivska等2020)。用 C_4 -HSL在铁碳纳米纤维(C_4 -HSL/Fe-CNF)上诱导辣椒种子, 可促进种子萌发, 提高植株的抗逆性。在模拟氧化($5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{H}_2\text{O}_2$)和盐($200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaCl}$)胁迫下, 种子萌发良好。提高了幼苗生物量、叶绿素、蛋白质含量, 并且对尖孢镰刀菌(*Fusarium oxysporum*)的抗性显著增加(Gupta等2019)。此外发现AHLs能够增强作物对害虫攻击的抗性。Wehner等(2021)发现, 经 oxo-C_{14} -HSL处理的大麦植株降低了蚜虫带来的负面影响。因此, AHLs成为有害农药和化肥优质替代品的的前景十分可观。

5 结语

农业生产中一项紧迫的任务是选用绿色、无害、有效且对环境友好的化合物, 去替代加剧环境恶化的农药和化肥。这些化合物能提高作物产量并有效保护作物免受生物和非生物胁迫影响, 而不会对土壤环境造成破坏性伤害。通过上述研究发现, AHLs参与细菌在植物根表定植和细菌与植物之间的信号转导, 影响作物生长、光合成色素含量、激素平衡、产量以及胁迫抗性等方面机制的形成(Moshynets等2019; Shrestha和Schikora 2020; Gahoi等2021)。虽然植物感知AHLs的特异性机制尚未得到充分研究, 但现有研究足以表明AHLs不仅能够高效诱导植物的防御反应, 而且能够显著提高作物产量。因此, AHLs完全满足可持续绿色农业发展的要求, 并可能在农业中用作新一代的植物刺激剂和物理调节剂(Khan等2019)。

参考文献(References)

- Babenko LM, Shcherbatiuk MM, Skaterna TD, et al (2017). Lipxygenases and their metabolites in formation of plant stress tolerance. *Ukr Biochem J*, 89 (1): 5–21
- Bai XG, Todd CD, Desikan R et al (2012). *N*-3-oxo-decanoil-L-homoserine-lactone activates auxin-induced

- adventitious root formation via hydrogen peroxide- and nitric oxide-dependent cyclic GMP signaling in mung bean. *Plant Physiol*, 158 (2): 725–736
- Barriuso J, Ramos Solano B, Gutierrez Manero FJ (2008a). Protection against pathogen and salt stress by four plant growth-promoting rhizobacteria isolated from *Pinus* sp. on *Arabidopsis thaliana*. *Phytopathology*, 98 (6): 666–672
- Barriuso J, Ramos Solano B, Fray RG, et al (2008b). Transgenic tomato plants alter quorum sensing in plant growth-promoting rhizobacteria. *Plant Biotechnol J*, 6 (5): 442–452
- Beckers GJM, Jaskiewicz M, Liu YD, et al (2009). Mitogen-activated protein kinases 3 and 6 are required for full priming of stress responses in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, 21 (3): 944–953
- Chhabra SR, Hartly C, Hooi DSW, et al (2003). Synthetic analogues of the bacterial signal (quorum sensing) molecule *N*-(3-oxododecanoyl)-L-homoserine lactone as immune modulators. *J Med Chem*, 46 (1): 97–104
- Churchill MEA, Chen LL (2011). Structural basis of acyl-homoserine lactone-dependent signaling. *Chem Rev*, 111 (1): 68–85
- Diggle SP, Matthijs S, Wright VJ, et al (2007). The *Pseudomonas aeruginosa* 4-quinolone signal molecules HHQ and PQS play multifunctional roles in quorum sensing and iron entrapment. *Chem Biol*, 14 (1): 87–96
- Ding LN, Cao J, Duan YF, et al (2016). Proteomic and physiological responses of *Arabidopsis thaliana* exposed to salinity stress and *N*-acyl-homoserine lactone. *Physiol Plant*, 158 (4): 414–434
- Elshakh ASA, Anjum SI, Qiu W, et al (2016). Controlling and defence-related mechanisms of *Bacillus* strains against bacterial leaf blight of rice. *J Phytopathol*, 164 (7–8): 534–546
- Flavier AB, Clough SJ, Schell MA, et al (1997). Identification of 3-hydroxypalmitic acid methyl ester as a novel autoregulator controlling virulence in *Ralstonia solanacearum*. *Mol Microbiol*, 26 (2): 251–259
- Frederix M, Downie AJ (2011). Quorum sensing: regulating the regulators. *Adv Microb Physiol*, 58: 23–80
- Gahoi P, Omar RA, Verma N, et al (2021). Rhizobacteria and acylated homoserine lactone-based nanobiofertilizer to improve growth and pathogen defense in *Cicer arietinum* and *Triticum aestivum* plants. *ACS Agric Sci Technol*, 1 (3): 240–252
- Ge JP, Fang BZ, Wang Y, et al (2014). *Bacillus subtilis* enhances production of Paracin1.7, a bacteriocin produced by *Lactobacillus paracasei* HD1-7, isolated from Chinese fermented cabbage. *Ann Microbiol*, 64 (4): 1735–1743
- Glazebrook J (2005). Contrasting mechanisms of defense against biotrophic and necrotrophic pathogens. *Annu Rev Phytopathol*, 43: 205–227
- Götz C, Fekete A, Gebefuegi I, et al (2007). Uptake, degradation and chiral discrimination of *N*-acyl-D/L-homoserine lactones by barley (*Hordeum vulgare*) and yam bean (*Pachyrhizus erosus*) plants. *Anal Bioanal Chem*, 389 (5): 1447–1457
- Götz-Rösch C, Sieper T, Fekete A, et al (2015). Influence of bacterial *N*-acyl-homoserine lactones on growth parameters, pigments, antioxidative capacities and the xenobiotic phase II detoxification enzymes in barley and yam bean. *Front Plant Sci*, 6: 205
- Gupta GS, Kumar A, Verma N (2019). Bacterial homoserine lactones as a nanocomposite fertilizer and defense regulator for chickpeas. *Environ Sci-Nano*, 6 (4): 1246–1258
- Han SC, Li D, Trost E, et al (2016). Systemic responses of barley to the 3-hydroxy-decanoyl-homoserine lactone producing plant beneficial endophyte *Acidovorax radialis* N35. *Front Plant Sci*, 7: 1868
- Hernández-Reyes C, Schenk ST, Neumann C, et al (2014). *N*-acyl-homoserine lactones-producing bacteria protect plants against plant and human pathogens. *Microb Biotechnol*, 7 (6): 580–588
- Ibal JC, Park MK, Park GS, et al (2021). Use of acyl-homoserine lactones leads to improved growth of ginseng seedlings and shifts in soil microbiome structure. *Agronomy*, 11 (11): 2177
- Jaskiewicz M, Conrath U, Peterhansel C (2011). Chromatin modification acts as a memory for systemic acquired resistance in the plant stress response. *EMBO Rep*, 12 (1): 50–55
- Jin GP, Liu F, Ma H, et al (2012). Two G-protein-coupled-receptor candidates, Cand2 and Cand7, are involved in *Arabidopsis* root growth mediated by the bacterial quorum-sensing signals *N*-acyl-homoserine lactones. *Biochem Biophys Res Commun*, 417 (3): 991–995
- Khan M, Bhargava P, Goel R (2019). Quorum sensing molecules of rhizobacteria: a trigger for developing systemic resistance in plants. In: Sayyed R, Arora N, Reddy M (eds). *Plant Growth Promoting Rhizobacteria for Sustainable Stress Management*. Microorganisms for Sustainability, vol 12. Singapore: Springer. (2019-08-29). https://doi.org/10.1007/978-981-13-6536-2_7
- Kosakivska IV, Babenko LM, Romanenko KO, et al (2020). Effects of exogenous bacterial quorum sensing signal molecule (messenger) *N*-hexanoyl-L-homoserine lactone (C₆-HSL) on morphological and physiological responses of winter wheat under simulated acid rain. *Dopovi Nac Akad Nauk Ukr*, 8: 92–100

- Lareen A, Burton F, Schäfer P (2016). Plant root-microbe communication in shaping root microbiomes. *Plant Mol Biol*, 90 (6): 575–587
- Liu F, Bian ZR, Jia ZH, et al (2012). The GCR1 and GPA1 participate in promotion of *Arabidopsis* primary root elongation induced by *N*-acyl-homoserine lactones, the bacterial quorum-sensing signals. *Mol Plant-Microbe Interact*, 25 (5): 677–683
- Liu F, Zhao Q, Jia ZH, et al (2020). *N*-3-oxo-octanoyl-homoserine lactone-mediated priming of resistance to *Pseudomonas syringae* requires the salicylic acid signaling pathway in *Arabidopsis thaliana*. *BMC Plant Biol*, 20 (1): 38
- Mathesius U, Mulders S, Gao MS, et al (2003). Extensive and specific responses of a eukaryote to bacterial quorum-sensing signals. *Proc Natl Acad Sci USA*, 100 (3): 1444–1449
- Miao CJ, Liu F, Zhao Q, et al (2012). A proteomic analysis of *Arabidopsis thaliana* seedling responses to 3-oxo-octanoyl-homoserine lactone, a bacterial quorum-sensing signal. *Biochem Biophys Res Commun*, 427 (2): 293–298
- Moshynets OV, Babenko LM, Rogalsky SP, et al (2019). Priming winter wheat seeds with the bacterial quorum sensing signal *N*-hexanoyl-L-homoserine lactone (C6-HSL) shows potential to improve plant growth and seed yield. *PLOS One*, 14 (2): e0209460
- Ortiz-Castro R, Diaz-Perez C, Martinez-Trujillo M, et al (2011). Transkingdom signaling based on bacterial cyclodipeptides with auxin activity in plants. *Proc Natl Acad Sci USA*, 108 (17): 7253–7528
- Ortiz-Castro R, Martinez-Trujillo M, López-Bucio J (2008). *N*-acyl-L-homoserine lactones: a class of bacterial quorum-sensing signals alter post-embryonic root development in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Environ*, 31 (10): 1497–1509
- Pakdaman N, Mostajeran A (2018). Phosphate limitation alters *Medicago-Sinorhizobium* signaling: flavonoid synthesis and AHL production. *Russ J Plant Physiol*, 65 (2): 251–259
- Palmer AG, Senechal AC, Mukherjee A, et al (2014). Plant responses to bacterial *N*-acyl L-homoserine lactones are dependent on enzymatic degradation to L-homoserine. *ACS Chem Biol*, 9 (8): 1834–1845
- Pang YD, Liu XG, Ma YX, et al (2009). Induction of systemic resistance, root colonisation and biocontrol activities of the rhizospheric strain of *Serratia plymuthica* are dependent on *N*-acyl homoserine lactones. *Eur J Plant Pathol*, 124 (2): 261–268
- Pazarlar S, Cetinkaya N, Bor M, et al (2020). *N*-acyl homoserine lactone-mediated modulation of plant growth and defense against *Pseudoperonospora cubensis* in cucumber. *J Exp Bot*, 71 (20): 6638–6654
- Pomini AM, Araujo WL, Marsaioli AJ (2006). Structural elucidation and biological activity of acyl-homoserine lactones from the phytopathogen *Pantoea ananatis* Serrano 1928. *J Chem Ecol*, 32 (8): 1769–1778
- Rankl S, Gunsé B, Sieper T, et al (2016). Microbial homoserine lactones (AHLs) are effectors of root morphological changes in barley. *Plant Sci*, 253: 130–140
- Schaefer AL, Greenberg EP, Oliver CM, et al (2008). A new class of homoserine lactone quorum-sensing signals. *Nature*, 454 (7204): 595–599
- Schenk ST, Hernández-Reyes C, Samans B, et al (2014). *N*-acyl-homoserine lactone primes plants for cell wall reinforcement and induces resistance to bacterial pathogens via the salicylic acid/oxylin pathway. *Plant Cell*, 26 (6): 2708–2723
- Schenk ST, Schikora A (2015). AHL-priming functions via oxylin and salicylic acid. *Front Plant Sci*, 5: 784
- Schikora A, Schenk ST, Hartmann A (2016). Beneficial effects of bacteria-plant communication based on quorum sensing molecules of the *N*-acyl homoserine lactone group. *Plant Mol Biol*, 90 (6): 605–612
- Schikora A, Schenk ST, Stein E, et al (2011). *N*-acyl-homoserine lactone confers resistance toward biotrophic and hemibiotrophic pathogens via altered activation of At-MPK6. *Plant Physiol*, 157 (3): 1407–1418
- Schuhegger R, Ihring A, Gantner S, et al (2006). Induction of systemic resistance in tomato by *N*-acyl-L-homoserine lactone-producing rhizosphere bacteria. *Plant Cell Environ*, 29 (5): 909–918
- Shrestha A, Elhady A, Adss S, et al (2019). Genetic differences in barley govern the responsiveness to *N*-acyl homoserine lactone. *Phytobiomes J*, 3 (3): 191–202
- Shrestha A, Grimm M, Ojio I, et al (2020). Impact of quorum sensing molecules on plant growth and immune system. *Front Microbiol*, 11: 1545
- Shrestha A, Schikora A (2020). AHL-priming for enhanced resistance as a tool in sustainable agriculture. *FEMS Microbiol Ecol*, 96 (12): fiae226
- Sieper T, Forczek S, Matucha M, et al (2014). *N*-acyl-homoserine lactone uptake and systemic transport in barley rest upon active parts of the plant. *New Phytol*, 201 (2): 545–555
- Snedden WA, Fromm H (2001). Calmodulin as a versatile calcium signal transducer in plants. *New Phytol*, 151 (1): 35–66
- Song K, Zhou L, He YW (2020). Research progress in the biosynthetic pathway and regulatory mechanisms of diffusible signaling factor-family quorum sensing signals. *Microbiol China*, 48 (4): 1239–1248 (in Chinese with

- English abstract) [宋凯, 周莲, 何亚文(2020). DSF-家族群体感应信号生物合成途径与调控机制研究进展. 微生物学通报, 48 (4): 1239–1248]
- Song SS, Jia ZH, Xu JZ, et al (2011). *N*-butyryl-homoserine lactone, a bacterial quorum-sensing signaling molecule, induces intracellular calcium elevation in *Arabidopsis* root cells. *Biochem Biophys Res Commun*, 414 (2): 355–360
- Tsygankova V, Shysha E, Andrusevich Y, et al (2016). Using of new microbial biostimulants for obtaining *in vitro* new lines of *Triticum aestivum* L. cells resistant to nematode *H. avenae*. *Eur J Biotech Biosci*, 4 (4): 41–53
- Veliz-Vallejos DF, van Noorden GE, Yuan MQ, et al (2014). A *Sinorhizobium meliloti*-specific *N*-acyl homoserine lactone quorum-sensing signal increases nodule numbers in *Medicago truncatula* independent of autoregulation. *Front Plant Sci*, 5: 551
- von Rad UV, Klein I, Dobrev PI, et al (2008). Response of *Arabidopsis thaliana* to *N*-hexanoyl-DL-homoserine-lactone, a bacterial quorum sensing molecule produced in the rhizosphere. *Planta*, 229 (1): 73–85
- Waters CM, Bassler BL (2005). Quorum sensing: cell-to-cell communication in bacteria. *Annu Rev Cell Dev Biol*, 21: 319–346
- Wehner G, Schikora A, Ordon F, et al (2021). Priming negatively affects feeding behaviour and aphid biomass of *Rhopalosiphum padi* on barley. *J Pest Sci*, 94 (4): 1237–1247
- Whiteley M, Diggle SP, Greenberg EP (2017). Progress in and promise of bacterial quorum sensing research. *Nature*, 551 (7680): 313–320
- Zarkani AA, Stein E, Röhrich CR, et al (2013). Homoserine lactones influence the reaction of plants to *Rhizobia*. *Int J Mol Sci*, 14 (8): 17122–17146
- Zhao Q, Li M, Jia ZH, et al (2016). AtMYB44 positively regulates the enhanced elongation of primary roots induced by *N*-3-oxo-hexanoyl-homoserine lactone in *Arabidopsis thaliana*. *Mol Plant Microbe Interact*, 29 (10): 774–785
- Zhao Q, Yang XY, Li Y, et al (2020). *N*-3-oxo-hexanoyl-homoserine lactone, a bacterial quorum sensing signal, enhances salt tolerance in *Arabidopsis* and wheat. *Bot Stud*, 61 (1): 8
- Zhao Q, Zhang C, Jia ZH, et al (2015). Involvement of calmodulin in regulation of primary root elongation by *N*-3-oxo-hexanoyl homoserine lactone in *Arabidopsis thaliana*. *Front Plant Sci*, 5: 807