

# 植物二次代謝物與病毒的交互作用

◎國立中興大學生物科技研究所·黃盈屏(anniehuang@dragon.nchu.edu.tw)、蔡慶修

一般而言，植物的二次代謝物大概可以分為萜類、酚類、生物鹼及一些生長因子。而這些二次代謝物在植物體內具有其特殊的地位，除了扮演著植物生長調節的功能外，對外來的入侵者也具有抵抗的機制。這些所謂的外來入侵者也不單指是動物或昆蟲，病毒的入侵感染，也會對植物有著直接或間接的刺激，使植物產生更多元的二次代謝物。而這些二次代謝物對病毒通常是具有防禦性的功能，然而有些時候，這些物質也會被病毒所利用，因此病毒與植物之間存在著耐人尋味的競合關係，這也是本篇文章所要探討的植物和病毒之間的交互作用。

## 植物病毒來源

根據國際病毒分類委員會(International Committee on Taxonomy of Viruses, ICTV)所列出會感染植物的病毒類別中，多為正股的RNA病毒，如木瓜輪點病毒、竹嵌紋病毒及蕙蘭嵌紋病毒。其他種類的病毒如負股RNA病毒或是DNA病毒也會感染植物，尤其是造成植物病害很嚴重的雙生病毒(*Geminiviridae*)，其為單股DNA病毒，因病毒外型呈現雙球狀，而命名雙生病毒，也幾乎占了植物病毒感染源的三分之一，如番茄捲葉病毒、藿香薊黃脈病毒及聖誕紅捲葉病毒。以臺灣為例，目前已紀錄可自然感染植物約有3目16科33屬，及部分未定分類地位者，共140種(鄧汀欽, 2013)。

通常植物病毒的命名主要是由最早發現的宿主來命名，然而同一隻病毒仍可以感染



不同於竹嵌紋病毒(*bamboo mosaic virus*, BaMV)在單子葉植物竹葉上的條狀病斑，經由亞硝酸誘變後的竹嵌紋病毒突變株S品系(BaMV S strain)，可以感染雙子葉植物圓葉菸草，並在其上出現圓形病斑(右)，在研究BaMV與其宿主交互作用上可以有很大的幫助。

其他種植物，因此才會有胡瓜嵌紋病毒可以感染百香果的情形。當植物遭病毒感染後，其葉片可能會出現明顯的病斑，甚至造成植物萎凋，即使無明顯妨礙植物的生長，也往往會影響植物的生產，例如果樹的結實率下降、竹筴產量減低，或是造成果實外觀不雅等，這些現象都會造成農作的產值遽降。另一種情況為，當作物被病毒感染後，並沒有明顯的病徵，等到植物生長勢弱化後，病徵才會顯現出來，這在防治上也是一個令人困擾的重要問題。病毒的傳播方式並不像細菌或真菌可以產生孢子或菌絲來傳播，它主要藉由生物傳播或機械傳播，*Potyvirus*科的病毒(除了*Bymovirus*屬之外)幾乎都是藉由節肢動物傳播。而這些節肢動物通常是作物害蟲，不僅影響作物生長也會將病毒傳播出去，因此如何降低昆蟲的傳播也是防治病毒病害的重要議題。

## 植物病毒誘發二次代謝產物

目前關於植物遭病毒感染後，影響宿主二次代謝物生合成的研究並不多，大部分的研究也都是與經濟作物的直接病害相關。一般而言，病毒在感染宿主細胞後，會進行脫鞘，病毒的遺傳物質會藉由宿主細胞內的系統轉譯出其病毒基因體所攜帶的蛋白質，並且利用這些病毒蛋白質，進行基因體的複製或是在細胞內及細胞間移動。在病毒的感染週期中，病毒蛋白質本身或是與宿主蛋白質所結合成的複合體都會誘發宿主作物二次代謝物的生合成。而這些二次代謝物對宿主作物究竟有何影響呢？

曾有學者針對植物遭受病毒感染後導致二次代謝物的改變進行研究，發現不同種病毒對不同植物的影響都不盡相同。屬於Potyviridae科的罌粟花嵌紋病毒(*poppy mosaic virus*)在感染罌粟花時，除了造成明顯病徵之外，也增加了罌粟花中生物鹼的含量，其中最明顯的就是嗎啡、可待因及罌粟鹼等(Zaim *et al.*, 2014)。屬於修道士病



蝴蝶蘭(*Phalaenopsis aphrodite* subsp. *Formosana*)感染齒舌蘭輪斑病毒(*odontoglossum ringspot virus*, ORSV)後，不僅葉片造成黑色病斑，在花瓣上也會形成咖啡色斑點(右)，對比沒有感染的花瓣(左)確實較不美觀，花朵更容易凋謝，降低其觀賞價值。

毒科(*Closteroviridae*)的葡萄藤捲葉關聯病毒3(*grapevine leaf-roll associated virus 3*)在感染葡萄後，增加了類黃酮化合物(如楊梅黃酮、山柰酚及槲皮素衍生物)及經基肉桂酸(包含咖啡酸衍生物)在細胞中的含量(Montero *et al.*, 2016)。而啤酒花潛伏病毒(*hop latent virus*, HpLV)和李屬壞死環斑病毒(*prunus necrotic ring-spot virus*)則會影響啤酒花(*Humulus lupulus*)的毬果花序，改變啤酒花內的二次代謝物，例如 $\alpha$ 酸、 $\beta$ 酸及精油等含量皆在受病毒感染後下降，然而多酚類的含量則在病毒感染後上升(Jelínek *et al.*, 2012)。這些研究顯示，病毒感染植物後，二次代謝物的生合成會被影響，然而這些改變很有可能對於植物後續的加工處理上，會造成某些程度上的衝擊，因為二次代謝物的改變通常會直接影響農產品的風味，像是啤酒釀造時的苦味跟香味，分別會受到 $\alpha$ 酸含量跟精油含量的影響(Lafontaine and Shellhammer, 2019)；此外，二次代謝物中之咖啡酸具有抗氧化活性，以維持紅酒釀造過程中酒質顏色之穩定性與色澤(Darias-Martín *et al.*, 2002)，雖然不見得對產品有負面的影響，但要了解這些變異才能讓我們對病毒感染後的作物有調整的依據。

## 二次代謝物對病毒的影響

二次代謝物的誘導生合成，通常是為了抵抗病毒的侵襲，這些代謝物包含了萜類、酚類、含氮或含硫化合物，被植物合成來對抗病毒的入侵。植物所產生的揮發性有機化合物(volatile organic compounds, VOCs)，是由植物葉綠體中的長碳脂肪鏈經過一連串的反应，最終形成不同類型的化合物，這些物質



藉由螢光標記竹嵌紋病毒，可以直接肉眼觀察病毒系統性感染的狀態。

可以是醛、醇或酯類化合物，尤其當植物遭損傷時，這些物質散發的濃度會更加強烈，藉由此揮發性物質來與鄰近未接觸感染的健康植株溝通，具有傳遞訊息的功能。而VOCs的溝通功能也很多元化，除具有同物種或不同物種的溝通特性外，也具有植物與草食動物、授粉者，甚至是與草食動物的天敵們進行訊息的傳遞。研究發現健康番茄受到菸草粉蝨(*Bemisia tabaci*)吸食時，會分泌類黃酮來排斥菸草粉蝨產卵(Su *et al.*, 2018)，實驗中如利用兩個會產生不同程度的類黃酮的近等基因系(near isogenic line)來進行測試，發現產生高含量類黃酮的植株對於菸草粉蝨的降落及定居具有排斥性，且會影響它們對韌皮部汁液的吸食，進而降低了植物受菸草粉蝨所攜帶的番茄黃化捲葉病毒(*tomato yellow leaf curl virus*, TYLCV)的感染及其傳播(Yao *et al.*, 2019)。

植物受到病毒的感染產生的VOCs是用於防禦病毒，或降低病毒的傳播能力，這樣對

於病毒來說，就不是一件好事。因此病毒為了能夠存活，也發展出了一套可以讓自己存活的反制機制。其中之一為改變植物所合成的VOCs，雖然病毒感染改變VOCs組成的機制還不明確，但是這些受到病毒而影響的VOCs就類似昆蟲的費洛蒙，這些物質可以吸引那些能夠攜帶病毒的昆蟲媒介，當其吸食受病毒感染的葉片或花朵時，這個媒介可以短暫地攜帶病毒，並將其傳播到其他宿主上，甚至有些媒介還能讓病毒在其腸腔內複製，這就讓病毒的傳染力更加強了。例如被馬鈴薯捲葉病毒(*potato leafroll virus*, PLRV)所感染的馬鈴薯會藉由VOCs成分的改變吸引較多的桃蚜(*Myzus persicae*)定居(Rajabaskar *et al.*, 2013)。另外，番茄斑點萎凋病毒(*tomato spotted wilt orthospovirus*, TSWV)藉由感染它的媒介西部花薊馬(*Frankliniella occidentalis*)後，導致他們進食的行為增加了三倍，也因此大大增加了病毒感染植物的機率(Stafford *et al.*, 2011)。

## 結語

當穀類、蔬菜或是高經濟價值作物(如觀賞類植物蘭花)遭受病毒感染時，都會受到很大的影響，不僅產量減少，連帶其附加價值也都下降。過去，我們對於植物與病毒的議題，皆著重於積極的防治。然而，在了解植物受病毒感染時二次代謝物的表現狀況後，除了應用於生物防治，是否也能提供我們新的思維，將其特性應用於創造農林產品之附加價值，為農林產品找到一個新出路。⊗

參考文獻：請逕洽作者