

磷脂酶抑制剂对香蕉炭疽菌生长及磷脂酶活性的影响

董昊¹, 黄春霞^{2,3}, 程秋芋², 谢丽红², 易萍^{2,3}, 王淑培^{2,3}, 韦琦¹,
黄方¹, 隆宇涵², 李丽^{1,2*}, 孙健^{2,3*}

1. 广西大学, 广西南宁 530004; 2. 广西壮族自治区农业科学院, 广西南宁 530007; 3. 广西果蔬贮藏与加工新技术重点实验室, 广西南宁 530007

摘要: 由香蕉炭疽菌 (*Colletotrichum musae*) 引发的炭疽病是采后香蕉贮运期间的重要病害, 影响果实品质与产业可持续发展。磷脂酶 (PL) 在植物抗病反应和病原菌代谢中具有双重作用, 既是植物防御反应的关键酶, 也是病原真菌的毒力因子, 在逆境胁迫下使用 PL 抑制剂有助于维持细胞膜稳定性。本研究通过体外抑菌实验测定 3 种 PL 抑制剂——喹啉因二盐酸盐 (QU)、新霉素硫酸盐 (NE) 和正己醇 (Hex) 对香蕉炭疽菌的抑制效果。结果显示: 三者对香蕉炭疽菌菌丝生长和孢子生成均有显著抑制效果, 半抑制浓度 (IC_{50}) 分别为 1.00、5.00、8.80 mmol/L。PL 酶活性抑制试验显示, QU 显著抑制香蕉炭疽菌及香蕉果皮 PLA 活性, NE 显著抑制果皮 PLC 活性, Hex 则显著抑制香蕉炭疽菌的 PLD 活性。此外, 适宜浓度的 3 种 PL 抑制剂 (2.00 mmol/L QU、3.00 mmol/L NE、13.20 mmol/L Hex) 均能防控香蕉炭疽病的发展。研究结果表明, QU、NE 和 Hex 通过不同机制干扰病原菌与寄主互作, 从而有效控制香蕉炭疽病病害, 为香蕉采后病害绿色防控提供理论依据。

关键词: 香蕉; 炭疽病菌; 磷脂酶抑制剂; 磷脂酶活性

中图分类号: S436.68 文献标志码: A

Effects of Phospholipase Inhibitors on the Growth of *Colletotrichum musae* and Phospholipase Activity

DONG Hao¹, HUANG Chunxia^{2,3}, CHENG Qiuyu², XIE Lihong², YI Ping^{2,3}, WANG Shupe^{2,3}, WEI Qi¹,
HUANG Fang¹, LONG Yuhan², LI Li^{1,2*}, SUN Jian^{2,3*}

1. Guangxi University, Nanning, Guangxi 530004, China; 2. Guangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanning, Guangxi 530007, China; 3. Guangxi Key Laboratory of Fruit and Vegetable Storage-processing Technology, Nanning, Guangxi 530007, China

Abstract: Banana anthracnose, caused by *Colletotrichum musae*, is a major postharvest disease that threatens fruit quality and banana industry sustainability. Phospholipase (PL) plays dual roles in plant disease resistance and pathogen metabolism, acting as a key enzyme in defense responses and as a virulence factor for pathogenic fungi. Previous studies have shown that PL inhibitors can help maintaining membrane stability under stress conditions. In this study, the inhibitory effects of three PL inhibitors, i.e. quinacrine dihydrochloride (QU), neomycin sulfate (NE), and n-hexanol (Hex), on *C. musae* were evaluated through *in vitro* antifungal assays. Results showed that all three inhibitors significantly suppressed mycelial growth and spore production of *C. musae*. The half-maximal inhibitory concentrations (IC_{50}) for mycelial growth were 1.00 mmol/L (QU), 5.00 mmol/L (NE), and 8.80 mmol/L (Hex). Enzymatic activity assays revealed that QU significantly inhibited both PLA activity in *C. musae* and banana peel tissues, NE primarily suppressed PLC activity in banana peel, whereas Hex markedly reduced PLD activity in *C. musae*. Moreover, the appropriate concentrations of the inhibitors (2.00 mmol/L QU, 3.00 mmol/L NE, and 13.20 mmol/L Hex) effectively controlled the development of banana anthracnose. The findings suggested that QU, NE, and Hex suppressed banana anthracnose through distinct mechanisms involving interference with host-pathogen interac-

收稿日期 2025-06-28; 接受日期 2025-08-05

基金项目 广西科技基地和人才专项 (桂科 AD24010045); 国家自然科学基金项目 (No. 32272784, No. 32160732)。

作者简介 董昊 (2000—), 男, 硕士研究生, 研究方向: 农产品贮藏与加工。*通信作者 (Corresponding author): 李丽 (1983—), E-mail: lili@gxaas.net; 孙健 (1978—), E-mail: jiansun@gxaas.net。

tions. This study would provide a theoretical basis for the green control of postharvest banana diseases via the targeted regulation of phospholipase activity.

Keywords: banana; *Colletotrichum musae*; phospholipase inhibitors; phospholipase activity

DOI: 10.3969/j.issn.1000-2561.2025.11.016

香蕉 (*Musa acuminata* L.) 是芭蕉科芭蕉属多年生草本植物的果实, 广泛分布于热带和亚热带地区, 是全球最重要的水果和经济作物之一^[1]。香蕉炭疽病是由香蕉炭疽菌 (*Colletotrichum musae*) 引起的一种主要病害, 炭疽菌在香蕉青果期通过附着胞完成初侵染, 随后以潜伏状态长期隐匿于果皮组织中, 直至果实进入黄熟阶段才显症爆发, 且成熟度与病情呈正相关, 其潜伏特性导致传统采后防腐措施难以奏效, 增加了贮运期病害防控难度^[1-3]。在香蕉应对病原侵染的免疫响应中, 细胞膜作为原生质界面的初级防御屏障, 通过膜系统信号感知机制快速启动抗病应答。其中磷脂酶 (PL) 通过特异性水解膜磷脂 (如磷脂酰肌醇) 的甘油酯键, 生成次级信号分子 (如肌醇磷酸、二酰甘油等), 激活钙信号级联和蛋白激酶网络, 进而调控抗病相关基因表达及活性氧爆发等系统性防御反应^[4-5]。PL 介导的防御机制在保护植物的同时, 可能引发一系列细胞损伤, 其水解作用不仅导致细胞膜磷脂的降解, 更会通过激活脂质过氧化反应链, 引发氧化应激效应。这种级联反应会进一步加剧膜脂代谢紊乱, 破坏膜系统稳态, 最终造成细胞膜结构损伤和功能性障碍^[6]。

在采后逆境胁迫条件下, 外源 PL 抑制剂可通过抑制膜脂降解相关酶活性, 有效维持细胞膜结构的稳定, 进而延缓果蔬采后品质劣变并延长其贮藏保鲜期^[7-9]。喹吖因二盐酸盐 (quinacrine dihydrochloride, QU), 作为非特异性磷脂酶 A₂ (PLA₂) 抑制剂, 通过与 PLA₂ 活性位点结合, 抑制其酶活性, 减少磷脂水解, 保护细胞膜完整性^[10-11]。此外, QU 还具有抑制烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸 (NADPH) 氧化酶活性的作用, 这对于减轻氧化应激、保护细胞免受损伤具有重要意义。新霉素硫酸盐 (neomycin sulfate, NE) 是一种磷脂酶 C (PLC) 的抑制剂, 可与膜上的磷脂酰肌醇 4,5-二磷酸 (PIP₂) 竞争性结合, 通过静电屏蔽作用, 阻止 PLC 对 PIP₂ 的水解, 进而抑制 PLC 的活性^[12-14]。正己醇 (hexanol, Hex) 是一种饱和脂肪醇, 具有显著的疏水亲脂特性, 广泛应用于植物和动物的生理生化研究中, 尤其在

磷脂酶 D (PLD) 信号通路的研究中备受关注^[10]。研究表明, PLD 在催化磷脂生成磷脂酸的过程中, 醇类化合物能够与磷脂的头部基团竞争性结合, 进而抑制 PLD 的活性^[15-16]。

近年来, PL 抑制剂在植物抗病研究中备受关注。但是, 目前关于 PLA、PLC 和 PLD 抑制剂在采后果实上的作用效果尚缺乏系统全面的研究。本研究以香蕉炭疽菌和香蕉果实为材料, 选用喹吖因二盐酸盐 (QU)、新霉素硫酸盐 (NE) 和正己醇 (Hex) 作为 PL 的抑制剂, 分析不同浓度磷脂酶抑制剂对菌丝生长和产孢量的影响, 明确半抑制浓度 (IC₅₀); 同时验证 PL 抑制剂对香蕉果实以及香蕉炭疽菌的 PL 活性的影响, 进一步探究香蕉炭疽菌胁迫下不同浓度 PL 抑制剂对香蕉果实炭疽病的防控效果, 以期研究香蕉采后炭疽病的绿色防治提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

(1) 病原菌: 香蕉炭疽菌 (*Colletotrichum musae* 31249) 为广西果蔬贮藏与加工新技术重点实验室保存菌株。将香蕉炭疽菌接种于马铃薯葡萄糖琼脂培养基 (PDA) 中 28 °C 培养 5 d 进行活化。

(2) 果实: 实验选用的香蕉品种为桂蕉 1 号 (*Musa acuminata* AAA cv. Guijiao No.1)。选取广西南宁市坛洛镇果园中 7~8 成熟的香蕉果实进行采收, 采收后立即运至广西果蔬贮藏与加工新技术重点实验室。挑选大小一致、成熟度均匀、无机械损伤和病虫害的香蕉果实, 清洗干净表面污物后用 0.5% 次氯酸钠溶液浸泡 30 s 进行表面消毒, 再次用自来水冲洗干净后室温晾干备用。

(3) 主要试剂: 喹吖因二盐酸 (QU) 及新霉素硫酸盐 (NE), 生物技术级; 正己醇 (Hex), 分析纯, 上海麦克林生化科技股份有限公司。磷脂酶 PLA、PLC 及 PLD 酶联免疫分析试剂盒, 上海恒远生物科技有限公司。

(4) 主要仪器设备: SQ510C 高压灭菌锅, 重庆雅马拓科技有限公司; J-301 高速冷冻离心机, 德国 Beckman 公司; Synergy H1 多功能酶标

仪, 美国 Bio Tek 公司; OSE-Y30/50 组织研磨器, 北京天根生化科技有限公司; CX31 光学显微镜, 日本 OLYMPUS 公司。

1.2 方法

1.2.1 PL 抑制剂对炭疽菌生长情况的浓度效应分析 (1) 将配置好的 QU、NE 和 Hex 母液与 PDA 培养基混匀, 使 QU 的终浓度为 0.01、0.10、0.50、1.00、1.50、2.00 mmol/L; NE 的终浓度为 0.50、1.00、1.50、2.00、2.50、3.00 mmol/L; Hex 的终浓度为 1.10、2.20、4.40、8.80、11.00、13.20 mmol/L。以不含任何 PL 抑制剂的 PDA 为对照组培养基 (CK), 将直径为 5 mm 的香蕉炭疽菌菌饼接入各处理组 PDA 培养基的中央, 置于 25 °C 恒温培养箱中培养, 观察并测定第 5 天的菌落直径。

(2) 将配置好的 QU、NE 和 Hex 母液与马铃薯葡萄糖肉汤 (PDB) 培养基混匀, 使 QU 终浓度为 0.01、0.10、0.50、1.00、1.50、2.00 mmol/L; NE 终浓度为 0.50、1.00、1.50、2.00、2.50、3.00 mmol/L; Hex 终浓度为 1.10、2.20、4.40、8.80、11.00、13.20 mmol/L。以不含任何 PL 抑制剂的 PDB 为对照组, 将孢子悬浮液和 PDB 培养基以体积比 (V/V) 为 1:1000 混匀后置于 28 °C、200 r/min 摇床振荡培养, 光学显微镜下测定第 5 天的孢子数量。

(3) 计算 QU、NE 和 Hex 对香蕉炭疽菌菌丝生长的抑制率, 以 PL 抑制剂浓度为横坐标、抑菌率为纵坐标, 绘制量效关系曲线; 并计算 QU、NE 和 Hex 对香蕉炭疽菌的抑制效应的 IC₅₀ 值, 计算公式^[17]为:

抑菌率 =

$$\frac{\text{对照组菌落直径} - \text{处理组菌落直径}}{\text{对照组菌落直径}} \times 100\%$$

1.2.2 PL 抑制剂对炭疽菌和香蕉果皮中磷脂酶活性的测定 (1) 将灭菌后的 PDA 培养基倒入培养皿, 待凝固后在培养基上铺无菌玻璃纸, 再在中央接入香蕉炭疽菌菌饼^[18], 28 °C 恒温培养 5 d 后, 收集菌丝备用。随后迅速将菌丝在液氮中冻透, 用高温灭菌的研钵磨碎。称取 0.01 g 菌丝放入 1.50 mL 无酶离心管, 加 100 μL pH 7.8 的 PBS 缓冲液, 研磨, 在 4 °C、4500 r/min 条件下离心 15 min, 取上清液 (含 PL 的粗酶液) 备用。分别取 3 份 20 μL 粗酶液置于 1.5 mL 离心管中, 分别加入 QU、NE 和 Hex 母液, 使抑制剂终浓度为 PL 抑制剂对香蕉炭疽菌作用下的 IC₅₀, 室温静置

5 min。根据试剂盒的操作说明, 采用 ELISA 法测定香蕉炭疽菌的 PLA、PLC 和 PLD 活性。

(2) 从未经处理的香蕉果皮鲜样上, 用刀片切取 2 cm×2 cm 的果皮样本, 用液氮快速冷冻后, 置于 -80 °C 保存备用。称取 0.10 g 研磨成粉的香蕉皮样品, 加入 1.0 mL pH 7.8 的 PBS 缓冲液, 立即混匀。随后在 4 °C、4500 r/min 条件下离心 15 min, 收集上清液 (含 PL 的粗酶液) 备用。分别取 3 份 20 μL 粗酶液置于 1.5 mL 离心管中, 分别向每份粗酶液中加入 QU、NE 和 Hex 母液, 使体系中抑制剂的终浓度达到 PL 抑制剂对香蕉炭疽菌作用下的 5 倍 IC₅₀, 室温静置 5 min。最后, 采用 ELISA 法测定香蕉果皮中的 PLA、PLC 和 PLD 活性。

1.2.3 炭疽菌胁迫下不同浓度 PL 抑制剂对香蕉果实的影响 将香蕉果实随机分为 15 组, 分别为: QU 处理组 (0.00、1.00、2.00、3.00、4.00 mmol/L), NE 处理组 (0.00、2.00、3.00、4.00、5.00 mmol/L), Hex 处理组 (0.00、11.00、13.20、26.40、52.80 mmol/L)。每组 12 个香蕉果实。

对香蕉果实进行针刺接菌处理: 使用无菌打孔器在香蕉中部开始, 每隔 3 cm 打 3 个孔, 每个孔深 2 mm, 直径 2 mm。每个伤口接入 20 μL 经 0.22 μm Millipore 过滤器过滤的 PL 抑制剂溶液。待 PL 抑制剂完全被香蕉果实吸收后, 再接入 10 μL 香蕉炭疽菌孢子悬液 (1×10⁶ spores/mL)。待香蕉果实完全吸收孢子悬液后, 用厚度为 0.03 mm 的聚乙烯薄膜袋密封, 置于 28 °C 培养箱中贮藏, 相对湿度保持在 85%~90% 之间。在第 0、1、3、5 天, 分别拍照观察并测量病斑直径。

1.3 数据处理

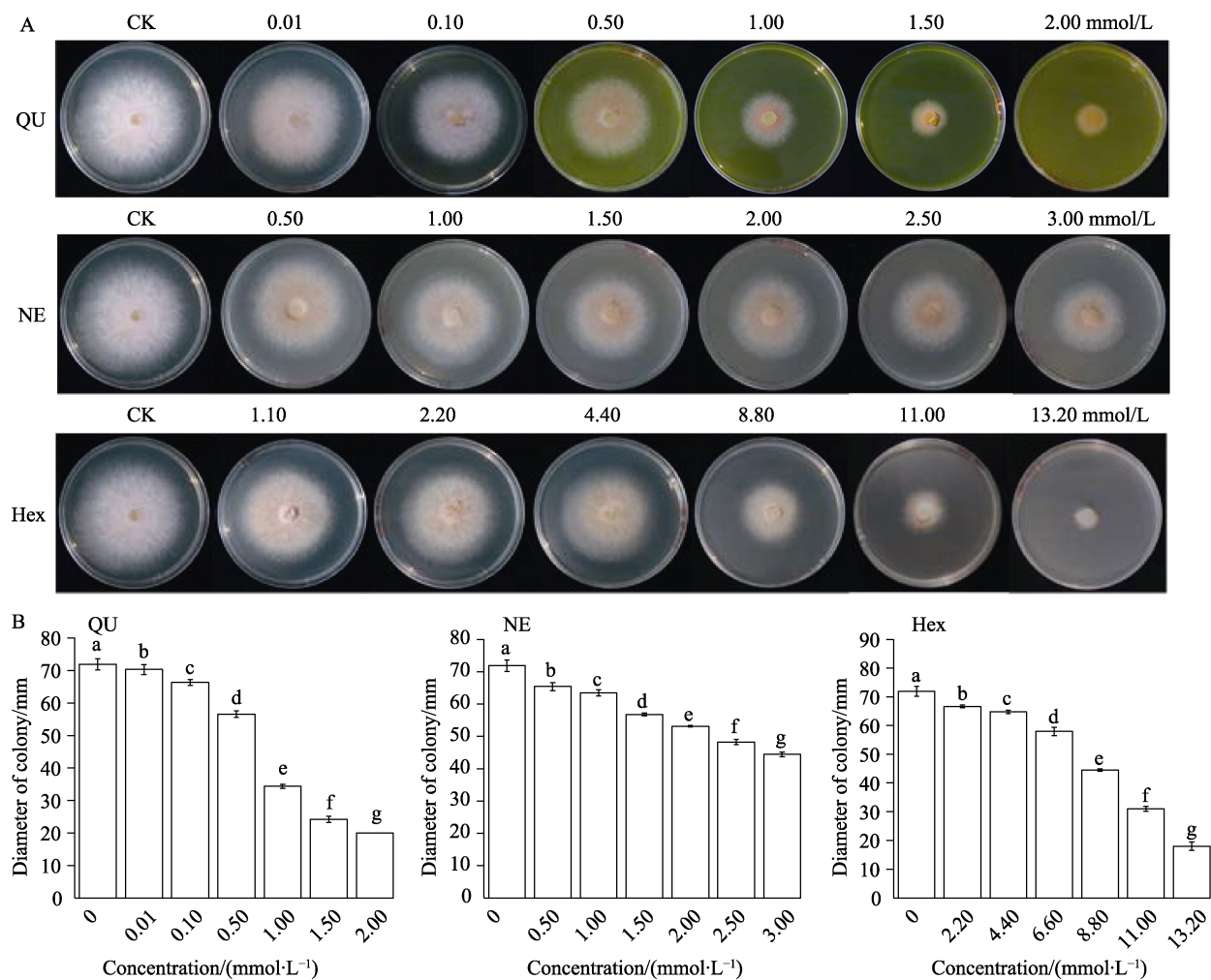
每个试验重复 3 次。使用 Excel 2019 软件进行数据分析处理, 使用 Origin 2022 (Origin Lab, Northampton, MA, USA) 和 Grapad Prism 9.5.1 (GraphPad, San Diego, California, USA) 软件制图。使用 SPSS 26 (IBM Corp., Armonk, New York, USA) 软件进行方差分析, 并用 Duncan's 法检验组间差异显著性 (P<0.05)。

2 结果与分析

2.1 PL 抑制剂对炭疽菌生长的影响及抑制浓度的计算

为探究 PL 抑制剂对香蕉炭疽菌生长的抑制效果, 本研究测定了不同浓度 PL 抑制剂处理后

香蕉炭疽菌在 PDA 上的生长情况。如图 1 所示，培养 5 d 后，随着 QU、NE、Hex 浓度的升高，香蕉炭疽菌菌落逐渐变小，当 QU、NE、Hex 的浓度分别为 2.00、3.00、13.20 mmol/L 时，菌落生长受到最大程度的抑制，与对照组相比，菌落直径分别减小 72.17%、38.26%、74.96%。



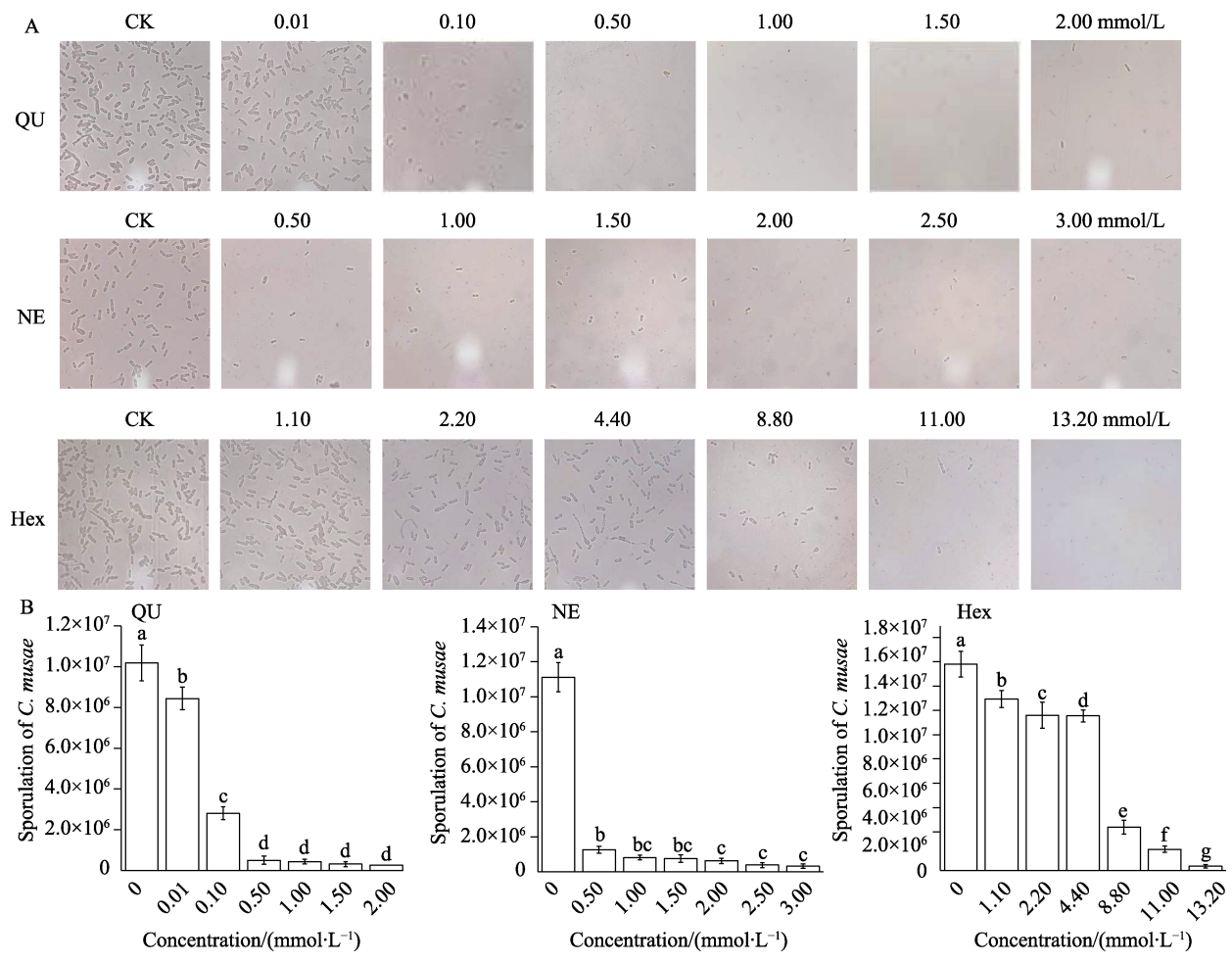
不同小写字母表示处理间差异显著 ($P<0.05$)。
Different lowercase letters indicate significant difference among treatments ($P<0.05$).
图 1 不同浓度 QU、NE 和 Hex 对香蕉炭疽菌菌落生长的影响
Fig. 1 Effects of different concentrations of QU, NE, and Hex on mycelial growth of *C. musae*

通过对添加了 PL 抑制剂的 PDB 培养基中香蕉炭疽菌孢子生成量的检测，发现施加抑制剂后的香蕉炭疽菌的孢子生成量显著减少，不同浓度的 QU、NE、Hex 均可显著抑制孢子产量，其中 0.50 mmol/L QU、0.50 mmol/L NE、13.20 mmol/L Hex 分别使孢子产量下降 99.51%、88.76%、97.94%，说明达到一定浓度时，QU、NE、Hex 均可抑制香蕉炭疽菌的产孢过程（图 2）。

通过计算并统计不同浓度下 QU、NE、Hex 对香蕉炭疽菌菌落抑制率的变化，绘制抑菌率与浓度的计量关系图（图 3）。QU 的 IC_{50} 为 1.00 mmol/L，NE 的 IC_{50} 为 5.00 mmol/L，Hex 的 IC_{50}

为 8.80 mmol/L。

PL 在植物生长发育中，具有防御作用，但其过表达会导致细胞膜磷脂降解，破坏膜的完整性，使病原菌更容易入侵寄主，从而加剧病害。为了探究 PL 抑制剂在病害防控中的潜在应用，本研究分析了不同浓度 PL 抑制剂处理的香蕉果实在香蕉炭疽菌胁迫下的病害发展情况，筛选出能够显著减缓病害的最佳抑制剂浓度。病斑直径作为发病严重程度的指标，通过观测接种香蕉炭疽菌并贮藏一定时间后香蕉果实病斑直径的大小，可以直接反映不同 PL 抑制剂对香蕉炭疽病的防控效果。从图 4 可知，不同 PL 抑制剂在一定的浓



不同小写字母表示处理间差异显著 ($P<0.05$)。
Different lowercase letters indicate significant difference among treatments ($P<0.05$).
图 2 不同浓度的 QU、NE 和 Hex 对香蕉炭疽菌产孢量的影响
Fig. 2 Effects of different concentrations of QU, NE and Hex on sporulation of *C. musae*

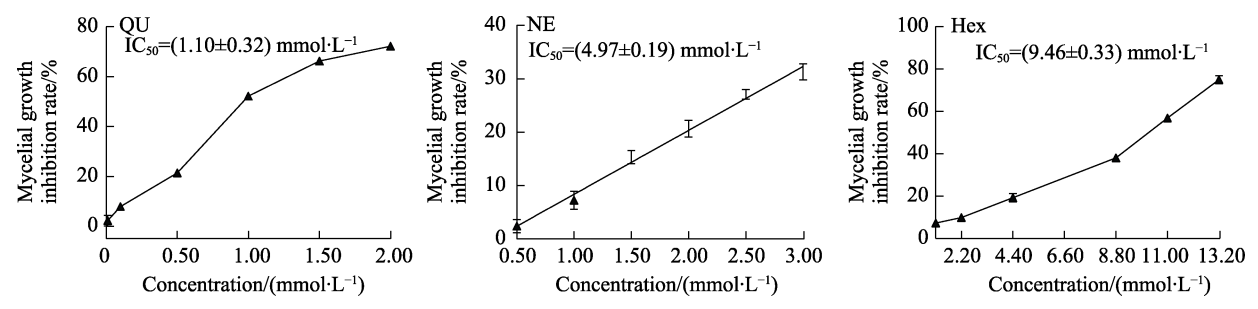
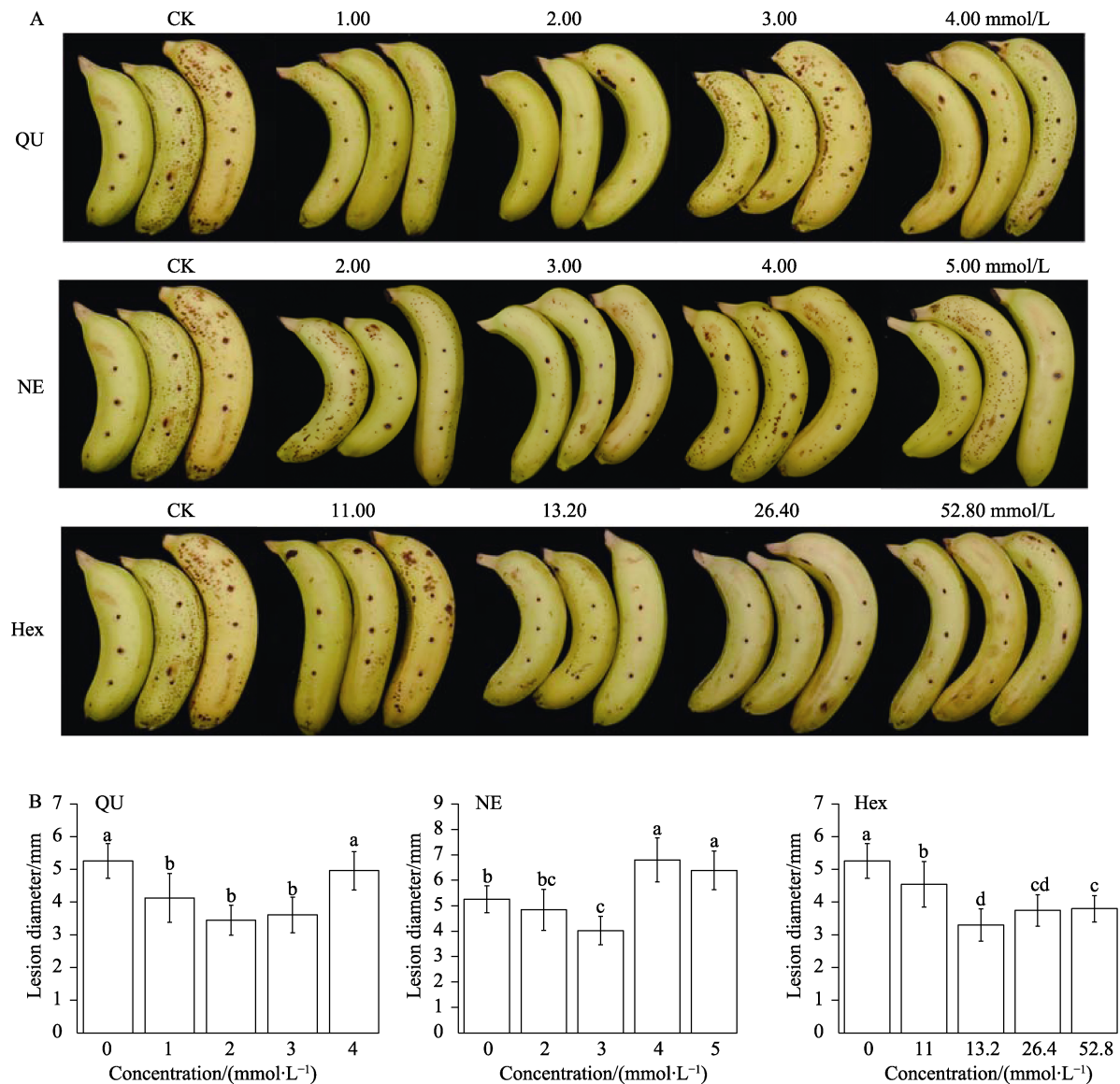


图 3 QU、NE 和 Hex 对香蕉炭疽菌菌丝生长抑制率及半数抑制浓度 (IC_{50}) 的影响
Fig. 3 Determination of different concentrations of QU, NE, and Hex on mycelial growth inhibition rate and half-maximal inhibitory concentration (IC_{50}) of *C. musae*

度下均可以有效防控香蕉炭疽病的发展，其中 2.00 mmol/L QU、3.00 mmol/L NE、13.20 mmol/L Hex 对香蕉炭疽病的防控效果最佳。随着抑制剂浓度持续升高，3 种抑制剂对香蕉炭疽病的抑制效果均下降，尤其当 NE 浓度增至 4.00 mmol/L 时，果实病斑直径反而增大。

2.2 PL 抑制剂对炭疽菌和香蕉果皮中磷脂酶活性的影响

炭疽菌磷脂酶活性体外抑制试验结果（图 5）显示，QU 和 Hex 分别抑制香蕉炭疽菌的 PLA 和 PLD 的活性，且相较于对照组，1.00 mmol/L QU 处理的菌丝样品 PLA 活性下降了 18.41%，8.80 mmol/L



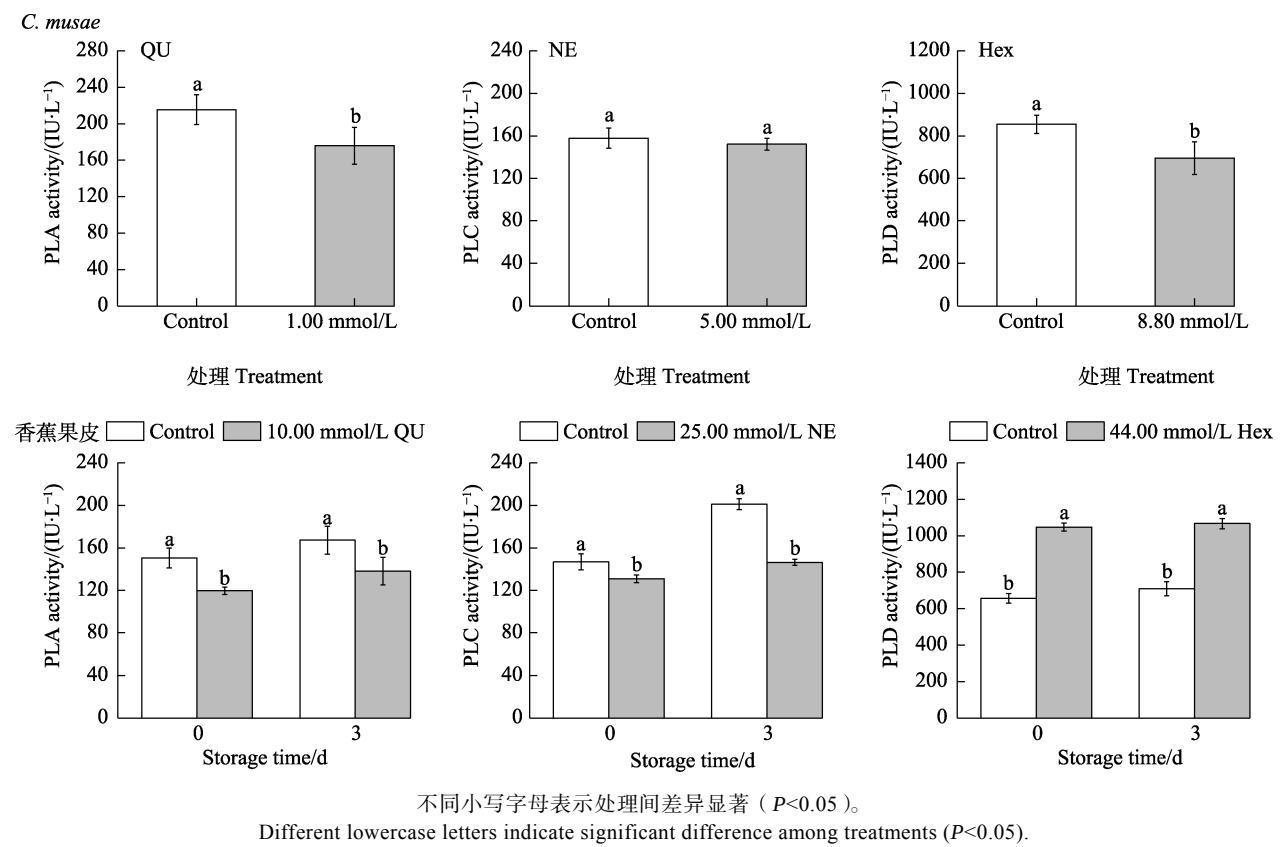
不同小写字母表示处理间差异显著 ($P<0.05$)。
Different lowercase letters indicate significant difference among treatments ($P<0.05$).
图 4 不同浓度 QU、NE 和 Hex 处理对香蕉炭疽病病斑直径的影响
Fig. 4 Effects of different concentrations of QU, NE and Hex on lesion diameter of banana anthracnose

Hex 处理的菌丝样品 PLD 活性下降了 18.66%, 而 5.00 mmol/L NE 对香蕉炭疽菌的 PLC 活性无显著抑制作用。香蕉果皮磷脂酶活性的体外抑制结果 (图 5) 显示, QU 和 NE 分别抑制贮藏 0、3 d 的香蕉果皮的 PLA 和 PLC 活性, 而 Hex 对香蕉果皮的 PLD 无抑制作用, 反而显著提高了 PLD 的活性。

3 讨论

磷脂酶在植物生长发育及逆境胁迫中扮演关键角色, 其表达受植物激素信号转导调控。近年来, 关于植物逆境胁迫下磷脂酶表达与活性的研

究已取得初步进展^[19]。ZHANG 等^[20]研究发现, 棉花 *PLA1-32* 基因上调表达以应对盐胁迫逆境。LIU 等^[21]研究发现, 在低温和盐胁迫下番茄植株 *PLC4* 和 *PLC3* 表达水平显著升高, 揭示该类基因在应答多种非生物胁迫中具有潜在功能。SHUAI 等^[22]研究发现, 香蕉在接种炭疽病菌后, *PLC-1* 的表达水平显著提高, PLC 的活性增强, 同时伴随二酰甘油 (DAG) 和磷脂酸 (PA) 含量上升。上述研究结果共同说明植物通过上调 PL 表达水平来响应逆境胁迫。FANG 等^[6]系统综述了参与植物生物胁迫抗性和真菌致病性的 PLCs 的结构、分类及其生物学功能。然而, 植物 PL 基因的过



不同小写字母表示处理间差异显著 ($P<0.05$)。
Different lowercase letters indicate significant difference among treatments ($P<0.05$).

图 5 QU、NE、Hex 对香蕉炭疽菌和香蕉果实 PL 活性的影响

Fig. 5 Effect of inhibitors QU, NE, and Hex on phospholipase activity of *C. musae* and banana fruit

量表达可能会导致磷脂酶活性异常升高，从而加速细胞膜磷脂的降解，破坏细胞膜的完整性，进而为病原菌入侵提供有利条件^[23-24]。彭慧等^[25]发现，扩展青霉 *Penicillium expansum* 侵染苹果后，苹果果实的磷脂酶活性显著升高，膜磷脂降解速率加快，细胞膜的通透性增加，完整度降低。磷脂酶的作用是双重的，既能作为植物应对逆境胁迫的关键酶，也会因过度激活而破坏细胞膜完整性。

已有研究证实外源 PL 抑制剂能有效抑制磷脂酶的活性及表达水平，维持果实细胞膜结构的完整性，从而延长贮藏期；同时降低病原菌的致病性^[26]。但关于 PL 抑制剂在果实抗病机制中的研究仍处于初步阶段。目前尚不清楚在病原菌感染初期，PLA 抑制剂是通过直接抑制病原菌致病性，还是通过间接调节果实抗性信号通路来影响病害的发生与发展。本研究探究了 QU、NE 和 Hex 三种 PL 抑制剂对香蕉炭疽菌生长及果实炭疽病的防治效果，并计算半数抑菌浓度 IC_{50} ，评估三者作为 PL 抑制剂的潜在应用价值。QU、NE 和 Hex 均显著抑制香蕉炭疽菌菌丝生长和孢子生成，对应的 IC_{50} 值分别为 1.00、5.00、8.80 mmol/L，

表明 PL 抑制剂可以通过干扰病原菌的生长代谢过程从而实现对果实病害的有效防控。与本研究结果类似，ZHANG 等^[26]将 PLD 特异性抑制剂正丁醇施加到粉红单端孢 *Trichothecium roseum* 侵染的甜瓜果实上，发现正丁醇不仅显著降低了甜瓜果实 PLD 的活性，同时还下调了 *T. roseum* 中 PLD 相关基因的表达水平。这一结果证实 PL 抑制剂在果实病害防控中的潜在作用机制，即通过调节病原菌和果实细胞内的磷脂酶活性及相关基因表达，从而影响病害的发展进程。

在 PL 活性方面，QU 显著抑制了香蕉炭疽菌和香蕉果皮的 PLA 活性；NE 对香蕉炭疽菌的 PLC 活性无显著抑制效应，但能显著抑制香蕉果皮 PLC 的活性；而 Hex 则显著抑制香蕉炭疽菌的 PLD 活性，对香蕉果皮 PLD 活性则无明显影响。由此可见，不同类型抑制剂通过选择性地抑制不同 PL 的活性进而提高香蕉的抗病害能力。在植物受到病原菌侵染，PL 表达水平通常会上调以响应病原菌反应。然而过高的 PL 表达会加速细胞膜降解，破坏细胞膜的完整性，进而加剧果实组织的损伤。本研究发现 QU 和 NE 可通过抑制香

蕉果皮 PL 的活性,有效维持细胞膜完整性,从而提高香蕉的抗炭疽病的能力。而对于香蕉炭疽菌中 PL 来说,已有研究表明其在真菌信号传导及生长发育过程中发挥重要作用^[27],为进一步探讨外源 PL 抑制剂对香蕉炭疽病的防控效果,本研究采用不同浓度的 3 种抑制剂 QU、NE 和 Hex 处理香蕉果实,通过损伤接种香蕉炭疽菌试验发现,适宜浓度的 PL 抑制剂均能在一定程度上抑制炭疽病害的病斑扩展,其中最佳处理浓度分别为:2.00 mmol/L QU、3.00 mmol/L NE、13.20 mmol/L Hex。随着抑制剂浓度的进一步升高,香蕉果实炭疽病病斑直径显著增大。对于 QU 和 NE 而言,过高的浓度可能通过严重抑制果实内相应磷脂酶的活性,干扰其介导的生物胁迫响应信号通路(如病原菌侵染),最终削弱果实的防御能力;与之相反,高浓度 Hex 可能因其对 PLD 活性的异常促进作用,破坏细胞膜完整性,继而加剧果实组织的病理损伤。

综合本研究结果,PL 抑制剂 QU、NE 和 Hex 均能抑制香蕉炭疽菌的菌丝生长、孢子产量和调控 PL 活性,推测 QU 可能通过干扰香蕉炭疽菌自身的 PL 代谢并调节果皮 PL 活性来增强香蕉抗病性,抑制香蕉炭疽病的发生;NE 则可能依赖增强植物抗性,通过抑制 PLC 活性以减少磷脂降解,进而提高抗病性;Hex 可能直接作用于病原菌,通过破坏香蕉炭疽菌膜代谢,从而抑制病原菌的侵染与扩展。但是,3 种 PL 抑制剂在抑制香蕉炭疽病方面可能具有不同作用模式,其与病原菌和寄主磷脂酶的互作机制仍有待进一步探究。

参考文献

- [1] 滕梦鑫,徐亚,何静,汪奇,乔飞,李敬阳,李新国. 香蕉 Ca^{2+} -ATPase 基因家族的鉴定及功能分析[J]. 中国农业科学, 2025, 58(7): 1418-1435.
TENG M X, XU Y, HE J, WANG Q, QIAO F, LI J Y, LI X G. Identification and functional analysis of Ca^{2+} -ATPase gene family in banana[J]. Chinese Agricultural Science, 2025, 58(7): 1418-1435. (in Chinese)
- [2] 王晶,周燕,覃秋梅,韦丽媛,唐湘兰,姜明国. 香蕉炭疽病拮抗菌的筛选、鉴定及生防机制[J]. 分子植物育种, 2025, 4(27): 1-17.
WANG J, ZHOU Y, QIN Q M, WEI L Y, TANG X L, JIANG M G. Screening, identification and biological control mechanism of antagonistic bacteria against *Colletotrichum musae*[J]. Molecular Plant Breeding, 2025, 4(27): 1-17. (in Chinese)
- [3] RADICE M, CAMINO L R M, TARDUGNO R, YORDI E G, SCALVENZI L, MARTÍNEZ A P. Essential oils inhibiting *Alternaria alternata* and *Colletotrichum gloeosporioides*: a review[J]. Natural Product Research, 2024, 39(6): 1672-1684.
- [4] 陈瑜娴,黄春霞,李丽,孙健,易萍,李静,黄方,黄敏,甘婷,隆宇涵. 机械胁迫对香蕉采后膜脂代谢的影响[J]. 食品与发酵工业, 2024, 50(23): 276-283.
CHEN Y X, HUANG C X, LI L, SUN J, YI P, LI J, HUANG F, HUANG M, GAN T, LONG Y H. Effects of mechanical damage stress on membrane lipid metabolism of postharvest banana[J]. Food and Fermentation Industries, 2024, 50(23): 276-283. (in Chinese)
- [5] 林毅雄,林河通,陈艺晖,王慧,林艺芬. 采前喷施胺鲜酯对采后龙眼果实贮藏期间果皮膜脂代谢的影响[J]. 食品科学, 2019, 40(21): 203-210.
LIN Y X, LIN H T, CHEN Y H, WANG H, LIN Y F. Effect of pre-harvest spraying of diethyl aminoethyl hexanoate on membrane lipid metabolism in pericarp of longan fruits during postharvest storage[J]. Food Science, 2019, 40(21): 203-210. (in Chinese)
- [6] FANG Y, JIANG J, DING H, LI X, XIE X. Phospholipase C: diverse functions in plant biotic stress resistance and fungal pathogenicity[J]. Molecular Plant Pathology, 2023, 24: 1192-1202.
- [7] 魏玉磊. 抑制磷脂酶 C 对玉米幼苗生长发育以及膜脂代谢调控的影响[D]. 大庆: 黑龙江八一农垦大学, 2021.
WEI Y L. Effects of phospholipase C inhibits the influence of phospholipase C on the growth and development of corn seedlings and the regulation of membrane lipid metabolism[D]. Daqing: Heilongjiang Bayi Agricultural University, 2021. (in Chinese)
- [8] 李杰民,孙健,李昌宝,李丽,游向荣,李志春,刘国明,盛金凤. 磷脂酶 D 抑制剂处理对采后龙眼果实贮藏性质的影响[J]. 南方农业学报, 2013, 44(9): 1534-1537.
LI J M, SUN J, LI C B, LI L, YOU X R, LI Z C, LIU G M, SHENG J F. Effects of PLD inhibitors on storage properties of postharvest longan fruits[J]. Journal of Southern Agriculture, 2013, 44(9): 1534-1537. (in Chinese)
- [9] 黄怡. 梨果黑斑病菌磷脂酶 C 生物学功能及其调控果皮物化信号诱导附着胞形成的分子机制[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2021.
HUANG Y. Biological function analysis of phospholipase C in *Alternaria alternata* and its molecular regulatory mechanism on appressorium formation induced by peel physicochemical signals[D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2021. (in Chinese)

- [10] 李银. 磷脂酶 D 抑制剂对蟠桃果实采后贮藏品质调控的研究[D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2010.
LI Y. Effect of phospholipase D inhibitor treatment on post-harvest quality maintenance of flat peach fruits[D]. Urumqi: Xinjiang Agricultural University, 2010. (in Chinese)
- [11] ROTIVAL R, MASSIP S, CARTIGNY Y, NÉGRIER P, CORVIS Y, ESPEAU P. Characterization of unknown solid states of the drug substance quinacrine dihydrochloride: two anhydrous forms and a tetrahydrate revealed[J]. *Crystal Growth & Design*, 2020, 20(8): 5261-5268.
- [12] LI X F, YU F, LIU K, ZHANG M, CHENG Y H, WANG F, WANG S, HAN R M, XUE Z L. Uncovering the Effects of Ammonium Sulfate on Neomycin B Biosynthesis in *Streptomyces fradiae* SF-2[J]. *Fermentation*, 2022, 8: 678.
- [13] GADOMSKA-GAJADHUR A, RUŚKOWSKI P, KRUK A, MIERZEJEWSKA J. Kinetics of neomycin release from polylactide spheres and its antimicrobial activity[J]. *Polimers in Medicinie*, 2021: 51(1): 17-24.
- [14] WANG C, DU X N, JIA, Q Z, ZHANG H L. Binding of PLC δ_1 PH-GFP to PtdIns (4,5) P_2 prevents inhibition of phospholipase C-mediated hydrolysis of PtdIns (4,5) P_2 by neomycin[J]. *Acta Pharmacologica Sinica*, 2005, 26: 1485-1491.
- [15] 李丽, 李杰民, 孙健, 李昌宝, 零东宁, 盛金凤, 郑凤锦, 何雪梅, 刘国明, 辛明, 李志春, 冉德华. 仲丁醇对采后龙眼低温贮藏特性的影响[J]. *南方农业学报*, 2017, 48(12): 2247-2252.
LI L, LI J M, SUN J, LI C B, LING D N, SHENG J F, ZHENG F J, HE X M, LIU G M, XIN M, LI Z C, RAN D H. Effects of 2-butanol on characteristics of postharvest longan fruits stored under low temperature[J]. *Journal of Southern Agriculture*, 2017, 48(12): 2247-2252. (in Chinese)
- [16] ARHAB Y, BESSAA K, ABLA H, AYDIN M, RAHIER R, COMTE A, BRIZUELA L, MEBAREK S, PERRET F, CHERRIER M V, ABOUSALHAM A, NOIRIEL A. Phospholipase D inhibitors screening: probing and evaluation of ancient and novel molecules[J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2021, 166: 1131-1140.
- [17] 张恒, 李金星, 陈思颖, 丁海霞, 余水, 彭丽娟. 烟草黑胫病与青枯病生防芽孢杆菌筛选[J]. *贵州大学学报(自然科学版)*, 2019, 36(5): 33-37.
ZHANG H, LI J X, CHEN S Y, DING H X, YU S, PENG L J. Screening of antagonistic bacillus against tobacco black shank and bacterial wilt[J]. *Journal of Guizhou University (Natural Science Edition)*, 2019, 36(5): 33-37. (in Chinese)
- [18] 罗苏平. 烟草白星病的病原学及生防菌筛选[D]. 大连: 辽宁师范大学, 2015.
LUO S P. Pathology of tobacco white star disease and screening of biocontrol bacteria[D]. Dalian: Liaoning Normal University, 2015. (in Chinese)
- [19] ALI U, LU S, FADLALLA T, IQBAL S, YUE H, YANG B, HONG Y Y, WANG X M, GUO L. The functions of phospholipases and their hydrolysis products in plant growth, development and stress responses[J]. *Progress in Lipid Research*, 2022, 86: 101158.
- [20] ZHANG H, ZHANG Y X, XU N, RUI C, FAN Y P, WANG J, HAN M G, WANG Q Q, SUN L Q, CHEN X G, LU X, WANG D L, CHEN C, YE W W. Genome-wide expression analysis of phospholipase A1 (PLA1) gene family suggests *phospholipase A1-32* gene responding to abiotic stresses in cotton[J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2021, 192: 1058-1074.
- [21] LIU P K, GU J M, CUI X Y, FU H D, WANG F, QI M F, SUN Z P, LI T L, LIU Y F. Genome-wide investigation of the phospholipase C gene family in *Solanum lycopersicum* and abiotic stress analysis[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2023, 210: 105336.
- [22] SHUAI L, LI L, SUN J, LIAO L Y, DUAN Z H, LI C B, HE X M. Role of phospholipase C in banana in response to anthracnose infection[J]. *Food Science & Nutrition*, 2020, 8(2): 1038-1045.
- [23] SETH T, ASIJA S, UMAR S, GUPTA R. The intricate role of lipids in orchestrating plant defense responses[J]. *Plant Science*, 2024, 338: 111904.
- [24] SUN M, LIU X, GAO H, ZHANG B, PENG F, XIAO Y. Phosphatidylcholine enhances homeostasis in peach seedling cell membrane and increases its salt stress tolerance by phosphatidic acid[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23: 2585.
- [25] 彭慧, 龚迪, 魏亚楠, 杨乾, 宗元元, DOV PRUSKY, EDWARD SIONOV, 毕阳. 扩展青霉侵染对苹果果实膜磷脂代谢的影响[J]. *食品科学*, 2021, 42(3): 211-218.
PENG H, GONG D, WEI Y N, YANG Q, ZONG Y Y, PRUSKY D, SIONOV E, BI Y. Effects of *Penicillium expansum* infection on membrane phospholipid metabolism of apple fruit[J]. *Food Science*, 2021, 42(3): 211-218. (in Chinese)
- [26] ZHANG Q Q, LIU Q L, XUE H L, BI Y, LIU Z G, NAN M. Effect of PLD-specific inhibitor 1-butanol treatment on the growth, and pathogenicity of *Trichothecium roseum* on muskmelon fruits[J]. *European Journal of Plant Pathology*, 2023, 166: 39-50.
- [27] BARMAN A, GOHAIN D, BORA U, TAMULI R. Phospholipases play multiple cellular roles including growth, stress tolerance, sexual development, and virulence in fungi[J]. *Microbiological Research*, 2018, 209: 55-69.