

◆ 专论:免疫诱抗农药(特约稿) ◆

寡糖类植物免疫诱抗剂研发应用新进展

高 晋,许培瑜,尹 恒*

(中国科学院大连化学物理研究所,辽宁省碳水化合物重点实验室,大连市糖类农用制剂工程研究中心,辽宁大连116023)

摘要:寡糖类植物免疫诱抗剂作为新一代绿色农用活性物质,通过特异性激活植物先天免疫系统,增强作物对生物和非生物胁迫的抵抗能力,已被成功开发为农药产品,在绿色植保与高效种植等领域展现出重要的应用价值。本文全面综述了该领域的最新研究进展,深入阐述了几丁寡糖、壳寡糖等典型寡糖的分子识别机制及其介导的信号转导网络;概述了工业化制备工艺的技术突破和商品化产品的主要分类特征;重点介绍了其在田间应用中的多重功效,包括病害防控、生长促进和抗逆性增强等;并探讨了提高其利用度的前沿方向。基于这些新进展,本文进一步提出了未来研究的重点方向,包括开发更多结构新产品、深入阐明结构-活性关系、开发多组分协同配方等,为寡糖类植物免疫诱抗剂的创新研发和推广应用提供科学指导。

关键词:寡糖;植物免疫诱抗剂;识别机制;绿色植保;农业应用

中图分类号:TQ 450.1 文献标志码:A doi:10.3969/j.issn.1671-5284.2025.06.002

Recent advances in the development and application of oligosaccharide-based plant immunity inducers

GAO Jin, XU Peiyu, YIN Heng*

(Dalian Institute of Chemical Physics, Chinese Academy of Sciences, Liaoning Provincial Key Laboratory of Carbohydrates, Dalian Engineering Research Center for Carbohydrate Agricultural Preparations, Liaoning Dalian 116023, China)

Abstract: Oligosaccharide-based plant immunity inducers represent a new generation of green agricultural active substances, have been successfully developed into pesticide products by specifically activating the plant innate immune system and enhancing crop resistance to both biotic and abiotic stresses. They demonstrate significant application value in areas such as green plant protection and efficient cultivation. This review provided a comprehensive review of the latest research advances in this field, offering an in-depth explanation of the molecular recognition mechanisms and signal transduction networks mediated by typical oligosaccharides such as chitin oligosaccharides and chitosan oligosaccharides. It outlined key breakthroughs in industrial preparation technologies and the main classification characteristics of commercialized products, with a focused evaluation of their multiple efficacies in field applications, including disease control, growth promotion, and stress resistance enhancement. The cutting-edge directions for improving their utilization efficiency were also discussed. Based on these recent advances, this review further proposed future research priorities, including developing novel structural products, elucidating structure-activity relationships, and creating multi-component synergistic formulations, thereby providing scientific guidance for the innovative development and widespread application of oligosaccharide-based plant immunity inducers.

Key words: oligosaccharide; plant immunity inducer; recognition mechanism; green plant protection; agricultural applications

收稿日期:2025-10-29

基金项目:四川省区域创新合作项目(24QYCX0072);中国科学院黑土地保护与利用科技创新工程专项(XDA28090307);辽宁省科技计划联合计划(2024011154-JH2/1026)

作者简介:高晋(1993—)男,辽宁大连人,博士,助理研究员,主要从事植物免疫学研究。E-mail: gaojin0903@dicp.ac.cn

通信作者:尹恒(1982—)男,湖北黄石人,博士,研究员,主要从事糖工程、植物糖生物学与植物免疫学研究。E-mail: yinheng@dicp.ac.cn

在长期进化过程中,植物为应对病原微生物感染,逐渐形成了复杂而精密的免疫防御网络。该防御系统能够通过识别病原体、微生物和损伤相关分子模式,激活多层次免疫应答反应^[1]。作为植物免疫系统的关键激活因子,寡糖类诱导子因其独特的生物活性与环境友好特性,已成为农业生物技术领域的研究热点^[2]。

寡糖是由2~20个单糖通过糖苷键连接而成的功能性低聚糖,主要来源于植物细胞壁或病原体细胞壁的降解产物。研究表明,这类物质可通过模拟病原体特殊结构,被植物细胞表面的模式识别受体特异性识别,进而触发基础免疫反应——病原相关分子模式激发的免疫反应(pathogen associated molecular pattern-triggered immunity, PTI)^[1-2]。目前,研究较为深入且结构明确的寡糖类激发子包括:来源于真菌细胞壁的几丁质寡糖、甲壳类动物外壳衍生的壳寡糖、植物细胞壁成分降解产生的寡聚半乳糖醛酸和葡寡糖等^[2-4]。这些结构各异的寡糖分子均能诱导植物产生防御反应,但其激活的免疫信号通路存在显著差异^[5]。与传统化学农药相比,寡糖类植物免疫诱抗剂展现出显著的生态优势和应用价值。其天然来源特性确保了良好的环境兼容性,避免了农药残留风险,通过激活植物自身免疫机制发挥作用,有效规避了病原菌产生抗药性的问题;同时具备广谱抗病特性,能够诱导植物产生针对多种病原体的系统性抗性^[2]。这些独特的生物学特性使寡糖类物质在推动绿色植保和农业可持续发展方面具有重要的应用前景。

1 寡糖类植物免疫诱抗剂的分子识别机制

寡糖类植物免疫诱抗剂的新产品开发,依赖于对其介导的免疫分子机制的深入解析,而该机制起始于植物模式识别受体对寡糖的特异性结合^[2]。因此,解析此识别机制不仅能够阐明受体与配体相互作用的构效关系,更能为定向设计高效、稳定的新型寡糖类植物免疫诱抗剂提供关键理论依据,并提升基于结构优化与分子模拟的新产品开发效率。

1.1 几丁寡糖识别机制

几丁寡糖受体系统是当前植物免疫研究中解析最为深入的模式识别体系,其研究历程见证了植物免疫学的重大突破。1993年,Shibuya团队^[6]首次报道了几丁八糖与水稻细胞膜的特异性结合现象。这一里程碑式发现不仅证实了结合的饱和性和高度特异性,更重要的是建立了受体结合活性与植物抗

性诱导效率之间的定量关系,为植物免疫识别理论奠定了实验基础。在分子机制研究方面,科学家们分别在水稻和拟南芥中相继鉴定出几丁质诱导子结合蛋白(chitin elicitor binding protein, CEBiP)、几丁质诱导子受体激酶(chitin elicitor receptor kinase, CERK1)和赖氨酸基序受体激酶5(lysine motif receptor kinase 5, LYK5)等核心受体组分^[7-8]。在水稻中,CEBiP作为特异性识别蛋白负责配体结合,而CERK1作为共受体发挥功能^[7];而在拟南芥中,受体LYK5与共受体CERK1协同构成完整的受体复合物,从而介导几丁寡糖的信号识别及转导^[7-8]。近年来,冷冻电镜的结构解析不仅揭示了LysM2结构域通过精确的氢键网络识别几丁寡糖分子,还阐明了受体二聚化激活的构象变化机制^[3]。在信号转导层面,该系统通过激活丝裂原活化蛋白激酶(mitogen-activated protein kinase, MAPK)级联反应、活性氧爆发和钙信号通路等关键途径,形成复杂的防御调控网络^[7]。特别值得注意的是,几丁寡糖的免疫诱导活性呈现出显著的结构依赖性,其中聚合度6~8的分子构型展现出最优的生物活性^[3]。这一发现为功能化衍生物的设计提供了重要依据。经过近30年的深入研究,几丁寡糖受体系统的研究范围已从最初的水稻、拟南芥等模式植物,逐步拓展至地钱、苜蓿、番茄等多种重要经济作物,形成了一个涵盖分子识别机制到信号转导途径的完整理论体系^[9-11]。这一理论体系的建立不仅为植物免疫学的基础研究提供了全新视角,更重要的是为开发基于免疫诱导原理的新型绿色防控技术奠定了坚实的理论基础。

1.2 寡聚半乳糖醛酸识别机制

作为典型的损伤相关分子模式,寡聚半乳糖醛酸在植物免疫系统中展现出独特的识别机制。这类来源于植物细胞壁果胶降解的寡糖分子,其信号转导途径与其他寡糖类诱导子存在差异。前期研究揭示了细胞壁关联激酶(wall-associated kinase, WAK)家族在寡聚半乳糖醛酸识别中的核心作用,特别是拟南芥中的WAK1被证实是防御反应中的主要效应分子^[12]。WAK蛋白的特殊结构使其成为理想的信号转导媒介,其胞外域直接锚定于细胞壁,跨膜域实现跨膜信号传递,而胞内激酶域则负责下游信号的激活^[12]。在分子识别机制方面,Decreux团队^[13]的研究表明,钙离子介导形成的“蛋盒”结构是WAK1识别寡聚半乳糖醛酸的必要条件。Cabrera等^[14]进一步提出了寡聚半乳糖醛酸链中部或末端特异性识别

的双模式假说,为理解这一复杂相互作用提供了理论框架。Brutus研究团队^[15]通过一项创新的嵌合受体实验,证实了WAK1胞外区具有识别功能,而其胞内激酶区则具备信号转导能力,从而确立了WAK1作为寡聚半乳糖醛酸主要受体的地位。尽管该研究取得了重要突破,WAK家族成员之间的功能分化、识别特异性的结构基础等关键科学问题仍待深入探索。值得注意的是,最新研究发现,即使WAK1~WAK5基因全部缺失,植物对寡聚半乳糖醛酸诱导的免疫反应依然存在。这一结果挑战了传统认知,使得寡聚半乳糖醛酸的受体系统变得更加复杂和引人深思^[16]。这些未解之谜的阐明,不仅将推动植物免疫理论体系的完善,也将为基于寡聚半乳糖醛酸的绿色植保技术研发提供重要理论支撑。

1.3 葡寡糖识别机制

葡寡糖作为另一种寡糖类免疫诱导子,研究团队首次从大雄疫霉中分离出具有免疫活性的 β -1,3-葡七糖,并证实其能与大豆细胞质膜发生特异性结合^[17]。随后数十年间,科学家们相继鉴定出编码70 k~75 kDa的葡寡糖结合蛋白(β -glucan elicitor binding protein, GBP),发现其编码产物不仅具有配体结合能力,还兼具 β -1,3-葡聚糖酶活性,暗示其在植物免疫中可能发挥双重功能^[18]。此后,研究证实线性 β -1,3-葡六糖可通过CERK1受体特异性激活拟南芥免疫反应,这一发现将葡寡糖识别机制研究推向新高度^[19]。近年来,混合连接型 β -1,3/1,4-葡三糖(mixed-linked β -1,3/1,4-glucans, MLG43)免疫诱导活性的鉴定,进一步拓展了人们对葡寡糖结构多样性的认识^[4]。深入研究表明,植物通过差异化的受体系统精确识别不同结构的葡寡糖分子。其中 β -1,3-葡六糖主要依赖CERK1受体,而MLG43则通过CERK1、LYK4和LYK5的协同作用实现识别^[4]。这种识别模式的多样性在转录组层面得到印证,不同葡寡糖诱导的基因表达谱既表现出核心防御通路的共同激活,又呈现出显著的结构特异性^[20]。在分子机制层面,葡寡糖识别触发典型的PTI反应,包括钙信号振荡、MAPK级联激活以及下游防御基因的协同表达,最终导致活性氧爆发、细胞壁强化等一系列防御表型^[4,19]。值得注意的是,葡寡糖的免疫原性与其结构特征密切相关,特定的聚合度(如六糖)和糖苷键连接方式(β -1,3与 β -1,4混合连接)共同决定了其诱导活性^[4]。随着研究的深入,葡寡糖作为一类重要的植物免疫诱导子,其应用前景将更加广阔。

1.4 壳寡糖识别机制

壳寡糖作为一类重要的病原相关分子模式,与几丁寡糖相似,能够有效激活植物防御反应,然而其精确的识别机制仍存在诸多未解之谜。虽然已发现若干壳聚糖结合蛋白,但这些蛋白并不直接参与壳寡糖的信号识别过程^[21]。研究显示,通过荧光标记技术可观察到壳寡糖在小麦叶片细胞表面的特异性富集现象,并初步筛选出多个潜在的受体候选蛋白,但其生物学功能仍有待深入验证^[21]。在模式植物拟南芥中,研究发现CERK1受体可能参与短链壳寡糖(DP6)的识别。在DP6的壳寡糖处理下,CERK1突变体中MAPK激活程度显著弱于野生型^[22-23]。此外,研究还提示LYK1、LYK3和LYK5等模式识别受体可能共同构成了壳寡糖信号的感知网络^[22-23]。2025年最新研究发现,大豆细胞膜蛋白GmNFR5a和GmCERK1在几丁寡糖/壳寡糖诱导的免疫与抗病反应中起正向调控作用。鉴于其胞外域能直接与这两种配体结合,提示GmNFR5a与GmCERK1很可能共同构成了识别它们的受体复合体。该研究系统解析了大豆中几丁质与壳聚糖免疫信号的调控通路,揭示了大豆利用共同的免疫模块传递真菌细胞壁不同成分触发的免疫信号,也为壳寡糖受体的解析提供新的理论依据^[24]。

值得注意的是,美国华盛顿州立大学Hadwiger团队提出了突破性的机制假说:鉴于壳聚糖与DNA及核蛋白具有特殊亲和力,可能通过插入DNA小沟引发DNA损伤反应来增强植物免疫力^[25]。这一创新性假说突破了传统模式识别受体介导的病原相关分子模式的识别机理,为理解壳寡糖作用机制提供了全新视角,但其分子细节仍需更多实验证据支持^[25]。尽管识别机制尚未完全阐明,大量研究证实,壳寡糖处理能够触发植物产生包括MAPK激活、活性氧爆发、钙离子内流等一系列典型防御反应,并能显著促进防御激素的生物合成,从而增强植物对多种病原体的广谱抗性^[22-24]。基于其生物活性特征,壳寡糖已在植物病害绿色防控领域展现出重要应用价值,而其精确的分子识别机制仍是当前植物免疫研究的前沿热点。

2 功能性寡糖的制备技术与农用投入品开发

2.1 寡糖的工业化制备技术

近年来,寡糖类植物免疫诱抗剂的工业化制备技术取得了突破性进展,各类型寡糖已形成具有针对性的完整生产工艺体系。以壳寡糖为例,其工业

化制备始于甲壳类动物外壳的精细处理,通过优化的酸碱交替工艺可有效去除原料中的矿物质和蛋白质组分。随后采用精确控制的脱乙酰化工艺获得脱乙酰度 $>85\%$ 的高品质壳聚糖原料^[26]。在核心降解环节,现代技术提供了多元化的解决方案。传统的化学降解法虽然操作简便,但存在产物相对分子质量分布不均的缺陷,酶解法则利用高度特异性的壳聚糖酶,在温和条件下实现糖苷键的精准断裂,可获得聚合度分布集中(DP 2~10占比 $>80\%$)的优质产物^[26];而新兴的物理辅助技术(如超声空化效应)可显著提升反应效率和产物收率^[27]。后续纯化工艺采用超滤膜分离去除小分子杂质、制备型色谱按相对分子质量精细分级以及喷雾干燥成型等关键步骤,确保产物质量符合医药级标准^[28]。特别值得关注的是,未来通过采用固定化酶技术以实现催化剂循环利用,结合微通道连续流反应器提升过程可控性,并利用响应面法等优化工艺参数,将共同构建一个更绿色、连续与智能化的新一代壳寡糖制备体系。

几丁寡糖的制备工艺融合了现代生物技术的最新成果。在原料预处理阶段,通过精确控制脱乙酰度来调节后续降解特性,为获得特定性能的产物奠定基础^[28]。在降解方法选择上,酶解法因其剪性强、条件温和等特点备受青睐,通过筛选和改造几丁质酶可获得理想的降解效果^[29]。纯化工艺注重去除蛋白质等杂质,并通过精细分离获得不同聚合度和脱乙酰度的目标组分^[30]。该领域的技术突破将主要集中于开发高效几丁质酶表达系统、建立固定化酶连续生产工艺,以及探索等离子体辅助等新型降解技术。这一系列技术进步,不仅会提高几丁寡糖的制备效率和质量可控性,还将进一步拓展其在医药、农业等领域的应用前景。

葡寡糖的制备技术近年来同样取得了重要进展。以纤维素或 β -葡聚糖为原料,通过酸处理或机械粉碎等预处理方法破坏其结晶结构后,采用内切- β -1,3-葡聚糖酶进行特异性降解^[31]。酶解工艺通过精确控制反应温度和pH,可获得聚合度2~6的目标产物。纯化阶段采用超滤结合凝胶色谱技术,有效分离不同聚合度的葡寡糖组分^[31]。该领域的技术突破主要体现在开发高特异性 β -葡聚糖酶突变体、优化多酶协同降解体系,以及建立膜分离-色谱联用纯化工艺等方面,这些创新显著提高了葡寡糖的制备效率(收率提升30%以上)和产物均一性(质量分数 $>95\%$),为其在植物免疫诱导和功能性食品中

的应用奠定了基础^[32]。

果胶寡糖的制备则充分利用了柑橘皮等农业加工副产物资源。从原料中提取果胶的过程注重保持多糖结构的完整性,采用温和的提取条件避免其过度降解。在降解工艺选择上,酸水解法虽然成本较低但特异性较差,而酶解法使用多聚半乳糖醛酸酶等专一性酶制剂,能精确控制断裂位点,获得具有特定生物活性的寡糖片段^[33]。纯化阶段通过组合多种分离技术有效去除色素、盐分等杂质,并实现不同聚合度组分的精细分离^[33]。当前研究重点包括通过蛋白质工程技术改造果胶酶的特性、开发高效低成本的多酶协同降解系统,以及探索超临界流体萃取等新型分离技术,这些创新显著提升了果胶寡糖的制备效率和应用价值^[33]。

海藻酸钠寡糖的制备工艺展现出鲜明的海洋特色。从褐藻中提取海藻酸钠的过程注重保持多糖的天然结构特征,通过优化提取条件提高收率^[34]。在降解方法选择上,碱降解法简单快速但易导致寡糖脱羧基,降低产物收率,酶解法采用褐藻酸裂解酶,能产生具有特殊不饱和结构的活性寡糖^[35]。纯化工艺通过多级分离去除杂质,获得不同相对分子质量分布的组分。该领域的技术突破主要体现在构建高效褐藻酸裂解酶异源表达系统、开发固定化酶连续反应装置,以及优化产物分离纯化路线等方面,这些进展也为其在农业领域的应用提供了物质保障^[36]。

2.2 寡糖类植物免疫诱抗剂的产品开发

农药对于保障国家粮食等重要农产品安全具有不可替代的作用,但化学农药的过量使用也带来了环境污染和人类健康风险。当前,市场亟须推动农药产业结构升级,加快绿色农药和生物农药的研发与推广应用。目前,我国在化学农药的原始创新方面与欧美发达国家仍存在一定差距,面临“卡脖子”的技术瓶颈^[37]。然而,在生物农药尤其是植物诱抗剂这一新兴领域,我国正展现出显著的竞争优势。以寡糖类植物免疫诱抗剂为例,我国已在该赛道实现国际领先,研发与产业化水平处于世界前沿。特别是在壳寡糖类产品的开发和应用技术上,国内已形成种类丰富、技术成熟的产品体系,中国科学院、中国农业科学院等科研机构成为关键技术及其推广策源地。相比之下,欧美国家更倾向于将寡糖作为生物刺激素进行登记与推广,其主要功能定位于增强作物抗逆性(如抗旱、耐高温、抗寒等)和提升产量、品质,而非直接用于病害防治。在这一新方向上,我国已逐步形成具有自主创新能力的产业优势,

植物诱抗剂也有望成为推动农业绿色发展的“新质生产力”(表1)。

寡糖类农药作为新型生物农药的重要组成部分 ,近年来在我国农业绿色发展中展现出广阔的应用前景。这类农药以壳寡糖(氨基寡糖素)、海藻酸

钠寡糖等为主要活性成分 ,通过激活植物自身免疫系统来防治病害 ,具有环境友好、不易产生抗药性等显著优势。随着农业绿色发展理念的深入和农药减量增效政策的实施 ,寡糖类农药产品研发和产业化进程不断加快 ,形成了丰富的产品体系^[37]。

表 1 寡/聚糖类植物免疫诱抗剂的商品化产品及其功效

有效成分	登记数量/个	防治对象
氨基寡糖素 (壳寡糖)	170	烟草病毒病、番茄晚疫病、辣椒晚疫病、水稻纹枯病、番茄根结线虫、黄瓜根结线虫、小麦赤霉病、梨树黑星病、棉花枯萎病、玉米粗缩病、红枣黑斑病、苹果树斑点落叶病、西瓜枯萎病、马铃薯病毒病、葡萄霜霉病、黄瓜枯萎病、芦笋茎腐病、猕猴桃根结线虫、番茄病毒病、棉花黄萎病、五味子白粉病、人参疫病、大豆炭疽病、榛子白粉病、樱桃褐斑病、白菜软腐病、花生叶斑病、草莓白粉病、西瓜根结线虫、花生白绢病、黄瓜细菌性角斑病、马铃薯晚疫病、胡椒根结线虫、烟草根结线虫、水稻稻瘟病、马铃薯黑痣病、甜瓜根结线虫、柑橘树溃疡病、咖啡树叶斑病、蔷薇科观赏花卉炭疽病、山药根结线虫、水稻黑条矮缩病、水稻细菌性条斑病、生菜软腐病、黄瓜白粉病、黄瓜霜霉病、香蕉树黑星病、番茄灰霉病、西瓜白粉病、番茄青枯病、水稻病毒病、花生病毒病、花生蛱螬等
几丁寡糖	2	番茄病毒病、辣椒病毒病
几丁聚糖	22	黄瓜白粉病、水稻稻瘟病、甜瓜病毒病、花椒树炭疽病、水稻黑条矮缩病、烟草病毒病、番茄病毒病、茶树炭疽病、葡萄炭疽病、马铃薯病毒病、黄瓜霜霉病、番茄晚疫病等
葡聚烯糖	6	番茄病毒病等
香菇多糖	43	烟草病毒病、水稻条纹叶枯病、辣椒病毒病、桃树花叶病毒病、番茄病毒病、西瓜病毒病、烟草花叶病毒病、水稻黑条矮缩病、西葫芦病毒病、平菇细菌性褐斑病等
低聚糖素	14	水稻纹枯病、小麦赤霉病、烟草病毒病、番茄病毒病、西瓜病毒病、西瓜细菌性角斑病、水稻稻瘟病、玉米粗缩病、胡椒病毒病、西番莲病毒病等

从产品分类来看 ,目前在我国以寡/聚糖为有效成分进行登记的农药已达208个 ,涵盖水剂、可湿性粉剂、悬乳剂、微乳剂和水乳剂等多种剂型。这些产品按活性成分数量可分为单一寡糖制剂和复配制剂两大类。单一制剂以氨基寡糖素为主 ,如5%氨基寡糖素水剂。复配制剂则呈现出多元化发展态势 ,根据配伍成分的不同 ,又可细分为不同类别 :与化学农药复配(如42%噻呋·寡糖悬浮剂 ,噻呋酰胺40%+氨基寡糖素2%)、与生物农药复配(如4%春雷·寡糖素水剂 ,春雷霉素2%+氨基寡糖素2%)以及与植物激素复配(如6%寡糖素·吲哚丁可溶液剂 ,氨基寡糖素5%+吲哚丁酸1%)。研究表明 ,科学配伍可显著提升防治效果 ,例如壳寡糖与丙烷脒复配对番茄灰霉病的防效达64.2%^[38] ,与吗啉胍复配对辣椒病毒病的防效达82%^[39]。

从剂型发展来看 ,寡糖类农药已突破传统水剂的单一形式。纳米微乳剂和缓释剂型的应用使持效期延长了30%~50% ,显著提高了产品的稳定性、附着性和利用率。特别是基于纳米载体和缓释技术的创新型剂型 ,在保持寡糖生物活性的同时 ,大大提升了田间应用效果^[40]。这些剂型的多元化发展满足了不同作物、不同生育期的防治需求 ,为精准施药提供了更多选择。

从应用效果看 ,寡糖类农药已从最初的蔬菜、

水果等经济作物 ,逐步扩展到水稻、小麦等主要粮食作物。田间实践表明 ,这些产品在防治灰霉病、霜霉病、黑星病、炭疽病、纹枯病和稻瘟病等方面表现出显著效果。特别值得关注的是 ,其在中药材和特色经济作物上的应用取得了突破性进展 ,为解决农药残留问题提供了新方案^[41]。

从发展趋势看 ,寡糖类农药正朝着3个方向发展 :一是高效化 ,研究聚焦于通过结构-活性导向设计新型寡糖及其衍生物产品 ;二是精准化 ,基于作物-病原体互作机制开发特异性制剂 ;三是功能多元化 ,开发兼具防病、促生长和抗逆功能的产品。技术创新是推动发展的核心动力 ,酶法制备工艺优化、纳米技术应用和精准施药系统的完善 ,为大规模推广应用奠定了坚实基础。随着复配技术的不断创新 ,寡糖类农药必将在植物病害综合治理中发挥更重要的作用。

3 寡糖类植物免疫诱抗剂在农业中的应用

寡糖类植物免疫诱抗剂作为一种新兴的绿色植保策略 ,在农业领域展现出广阔的应用前景。近年来 ,该类物质在实际生产中的价值不断凸显 ,已被列入农业农村部主推技术的关键措施 ,成为推动农作物绿色防控和农业可持续发展的关键手段之一。

以氨基寡糖素为代表的植物免疫诱抗剂 ,正逐

步成为我国农作物绿色防控体系的核心组成部分,近年来多次被农业农村部列为主推产品及纳入技术体系。2023年,该类植物免疫诱抗剂被纳入水稻与小麦重大病虫害防控技术方案,用于应对阶段性重点病害;2024年,其应用范围进一步扩展至豇豆病虫害防控,在实现保花保果的同时有效提升植株抗病能力;至2025年,其推广范围已覆盖设施番茄、黄瓜及苹果等主要经济作物的绿色防控技术方案,并被列为关键措施加以推荐。在多年推广应用过程中,寡糖类植物免疫诱抗剂已在诸多作物的病害防控、生长、抗逆等方面发挥重要作用。

3.1 植物病害防控

植物病害防控是农业生产中的关键环节,寡糖类植物免疫诱抗剂在这一领域展现出独特优势。近年来,寡糖类植物免疫诱抗剂在田间病害防控中的应用取得了突破性进展。大量田间试验数据表明,这类新型生物制剂在不同作物系统中展现出显著的防病效果和良好的环境兼容性。在水稻生产体系中,壳寡糖水剂处理可使稻瘟病病情指数显著降低,同时减少化学杀菌剂用量,且增产效果在8.51%~12.3%^[42]。在设施蔬菜栽培中,寡糖类诱导剂的应用技术日趋成熟。2%氨基寡糖素水剂叶面喷施可有效防控番茄病毒病和番茄晚疫病,其持效期为10~14 d^[43]。更引人注目的是,在采后处理方面,海藻酸钠寡糖(100 mg/L)浸泡处理可使草莓果实贮藏期延长5~7 d,腐烂率降低60%以上,这主要归因于其诱导果实产生的几丁质酶、 β -1,3-葡聚糖酶等防御酶活性持续升高^[44]。特别值得注意的是,壳寡糖与枯草芽孢杆菌复配制剂对草莓白粉病的防效稳定在62%~65%,显著优于单剂处理^[45]。胡健等^[46]通过抑菌量的测定等试验,发现壳寡糖对水稻白叶枯病菌、马铃薯环腐病菌、棉花角斑病菌和桃根癌病菌等植物病原细菌有明显的抑制作用。值得关注的是,近年来在特色经济作物如辣椒、香蕉上的应用也取得重要突破,5%壳寡糖微乳剂可有效控制辣椒炭疽病和香蕉炭疽病,且无农药残留风险^[47]。这些应用实例充分展示了寡糖诱抗剂在病害防控中的多重价值,既能有效控制病害,又能减少化学农药依赖,同时还避免了病原菌抗药性的产生。随着研究的深入,基于不同作物-病原系统的特异性寡糖诱抗剂正在开发中,为实现精准病害防控提供了新的可能。

3.2 植物生长促进与抗逆性增强的生理调控

除了病害防控,寡糖类物质还能显著促进植物生长并增强其抗逆能力,这一双重功能使其在现代

农业中更具应用价值。在促进植物生长方面,寡糖通过调控内源激素平衡发挥作用。研究表明,适宜浓度的寡糖处理能够上调生长素和赤霉素合成相关基因的表达,促进细胞分裂和伸长^[48]。同时,这些寡糖还能增强植物的氮代谢能力,提高硝酸还原酶活性,促进氮素同化和利用^[49]。在光合作用方面,寡糖处理可使叶绿素质量分数提升47%~53%,增强光能捕获和转化效率,为植物生长提供更多能量^[50]。这些生理变化的综合作用表现为植株生物量的显著增加,例如花椰菜喷施50 mg/L壳寡糖后,其种子产量可增加18%~26%^[51]。同时,壳寡糖通过诱导茶叶中的叶绿素、可溶性糖和氨基酸积累,从而促进了茶树的生长发育^[51]。在大田作物方面,几丁寡糖与微量元素复配的叶面肥能促进花生植株健壮生长,从而实现显著增产^[52];此外,壳寡糖、海藻酸钠寡糖及寡聚半乳糖醛酸等多种寡糖处理,均对大豆表现出显著的促生增产效应^[53]。

在增强植物抗逆性方面,寡糖诱抗剂表现出更广泛的作用。对于非生物胁迫,如干旱、盐碱、极端温度等,寡糖能够激活植物的抗氧化防御系统,诱导超氧化物歧化酶、过氧化物酶和过氧化氢酶等抗氧化酶的活性,有效清除活性氧,减轻氧化损伤^[50]。在干旱胁迫下,寡糖处理能促进脯氨酸等渗透调节物质的积累,维持细胞膨压,提高作物抗旱性^[53]。在盐碱条件下,这类物质可以通过调节 Na^+/K^+ 平衡相关转运蛋白的活性,维持细胞内离子稳态,减轻盐胁迫伤害^[54]。田间试验表明,小麦拔节期使用海藻酸钠寡糖,在干旱条件下可使产量提高15%~20%^[55];在低温条件下种植花生时,壳寡糖浸种处理使花生出苗率提高44%^[52]。这些效果说明寡糖诱抗剂不仅能帮助作物抵御生物胁迫,还能有效应对各种非生物胁迫,对于应对气候变化带来的挑战具有特殊价值。

3.3 技术集成创新与应用前景

农药对于保障国家粮食等重要农产品安全具有不可替代的作用,但化学农药的过量使用也给环境和人类健康带来潜在风险。当前市场亟需加快农药品种的更新换代,大力发展绿色农药和生物农药。根据中华人民共和国农业农村部令2025年第3号发布的《农药登记管理办法》,农药有效成分含量与剂型的设定应遵循提高质量、保护环境及促进农业可持续发展的原则,制剂产品的配方也应做到科学、合理和便于使用。在加快产业化发展及应用技术研发方面,农业农村部发布的《全国农业科技创新重点领域(2024—2028年)》中,已将植物免疫、绿色农

药创制、RNA生物农药、信息素诱控剂、微生物农药等新产品明确列为农业科技创新的重点方向。寡糖类植物免疫诱抗剂与其他植物保护技术的协同应用正在形成综合防控的新模式。在与生物农药的配合使用方面,寡糖展现出良好的协同效应^[45]。如其与芽孢杆菌制剂联合使用时,不仅能发挥各自的优势,还能产生协同增效作用,使总体防治效果提升30%~50%。这种增效作用源于寡糖的免疫诱导功能与生防菌的直接拮抗作用的结合^[45]。与此类似,当其与木霉菌等真菌生防菌剂联合使用时,寡糖能够促进生防菌在植物根际的定殖,使其定殖效率提高2~3倍,从而增强了持久防控效果^[56]。与化学农药的减量增效组合是另一重要应用方向。寡糖作为农药助剂使用时,可以显著降低化学药剂用量,降幅约为30%~50%,而不影响防治效果^[57]。这种组合还能延缓病原菌对化学药剂抗药性的发展,延长现有农药的使用寿命。

新型递送系统的开发进一步提升了寡糖的应用效果。通过纳米技术将活性氧(reactive oxygen species, ROS)响应基团(硫缩酮)与壳寡糖相结合,制备成寡糖纳米颗粒,可以显著延长其在田间的持效期,达到普通制剂的2~3倍^[40]。缓释型颗粒剂的研发则解决了寡糖易降解的问题,使田间药效持续时间延长至15~20 d^[58]。精准施用技术的创新应用使寡糖的使用更加高效。基于病害预警模型的适时诱导方案,可以在病害发生风险最高时精准施用,最大限度发挥诱导抗性效果(图1)。无人机飞防与智能喷雾系统的结合,则实现了大田作物的均匀覆盖和高效施用。这些技术集成不仅提高了寡糖的使用效率,还降低了应用成本,为其大规模推广创造了条件^[57-59]。随着这些协同应用模式的不断完善,寡糖类植物免疫诱抗剂目前正在从单一的生物农药向综合植保系统的核心组分转变,为构建绿色防控体系提供了关键技术支撑。

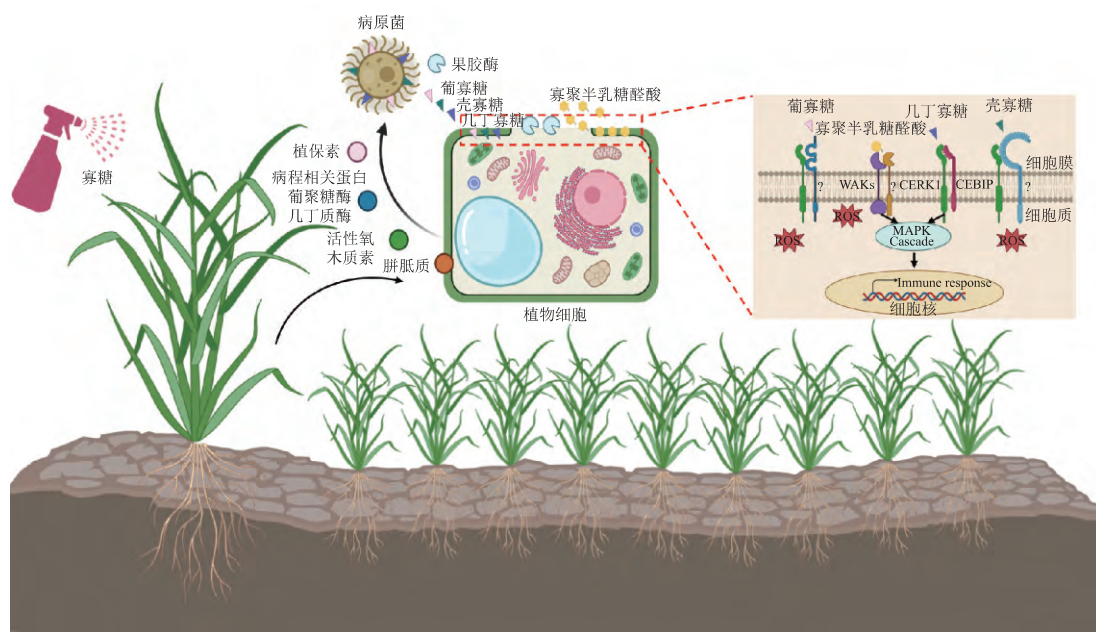


图1 寡糖类植物免疫诱抗剂作用机理及其田间效应示意图

4 总结与展望

寡糖类植物免疫诱抗剂作为一种环境友好型生物农药,其在农业生产中的应用范围正在持续扩大,其研发应用也愈发受到重视。在资源开发层面,研究人员正积极从海洋生物、真菌细胞壁以及农业副产物中提取新型寡糖原料,以拓宽其结构多样性并有效控制生产成本。在活性成分研究方面,学界重点关注寡糖的聚合度、不同修饰基团及修饰程度

和序列结构等因素与其免疫诱导活性之间的构效关系,致力于解析其激活植物免疫的信号通路,从而为针对性设计高效产品奠定基础。剂型研发上,为提高田间应用的稳定性和便利性,新剂型的不断涌现,旨在增强寡糖在作物叶面的附着能力、耐雨水冲刷性和缓释性能,从而提高利用率。在集成应用技术方面,寡糖类植物免疫诱抗剂逐渐与化学农药、生物菌剂及物理诱控等方法协同使用,构建覆盖作物全生育期的绿色防控体系,例如通过与种衣

剂混用实现苗期免疫诱导,或与叶面肥结合提升作物的抗逆性能。

展望未来,随着合成生物学与绿色制剂工艺的不断进步,寡糖类植物免疫诱抗剂有望实现品种增加、活性提升、成本下降和施用便捷化。结合精准农业技术,例如基于作物生长模型的智能喷施策略,可进一步实现对免疫诱导过程的定时、定位与定量调控。此外,在农药减量增效政策持续推动和消费者对农产品质量要求不断提高的背景下,该类诱抗剂在现代农业领域具有广阔发展空间,将成为推动植物保护体系向生态化、可持续发展转型的重要力量。

参考文献

- [1] JONES J D G, STASKAWICZ B J, DANGL J L. The plant immune system: from discovery to deployment[J]. *Cell*, 2024, 187: 2095-2116.
- [2] YANG B, YANG S, ZHENG W, et al. Plant immunity inducers: from discovery to agricultural application[J]. *Stress Biol*, 2022, 2 (1): 5.
- [3] LIU T, LIU Z, SONG C, et al. Chitin-induced dimerization activates a plant immune receptor[J]. *Science*, 2012, 336(6085): 1160-1164.
- [4] REBAQUE D, DEL HIERRO I, LOPEZ G, et al. Cell wall-derived mixed-linked β -1,3/1,4-glucans trigger immune responses and disease resistance in plants[J]. *Plant Journal*, 2021, 106(3): 601-615.
- [5] MOLINA A, JORDA L, TORRES M A, et al. Plant cell wall-mediated disease resistance: current understanding and future perspectives[J]. *Molecular Plant*, 2024, 17(5): 699-724.
- [6] SHIBUYA N, KAKU H, KUCHITSU K, et al. Identification of a novel high-affinity binding site for *N*-acetylchitooligosaccharide elicitor in the membrane fraction from suspension-cultured rice cells[J]. *Febs Letters*, 1993, 329(1/2): 75-78.
- [7] SHIMIZU T, NAKANO T, TAKAMIZAWA D, et al. Two LysM receptor molecules, CEBiP and OsCERK1, cooperatively regulate chitin elicitor signaling in rice[J]. *Plant J*, 2010, 64(2): 204-214.
- [8] CAO Y, LIANG Y, TANAKA K, et al. The kinase LYK5 is a major chitin receptor in *Arabidopsis* and forms a chitin-induced complex with related kinase CERK1[J]. *Elife*, 2014, 3: e03766.
- [9] TAN X, WANG D, ZHANG X, et al. A pair of LysM receptors mediates symbiosis and immunity discrimination in *Marchantia*[J]. *Cell*, 2025, 188(5): 1330-1348.
- [10] WANG D, JIN R, SHI X, et al. A kinase mediator of rhizobial symbiosis and immunity in *Medicago*[J]. *Nature*, 2025, 643(8072): 768-775.
- [11] ZHU W, CAO S, HUANG M, et al. Differential phosphorylation of receptor kinase SiLYK4 mediates immune responses to bacterial and fungal pathogens in tomato[J]. *Sci Adv*, 2025, 11(22): eadu2840.
- [12] VERICA J A, HE Z H. The cell wall-associated kinase (WAK) and WAK-like kinase gene family[J]. *Plant Physiol*, 2002, 129(2): 455-459.
- [13] DECREUX A, MESSIAEN J. Wall-associated kinase WAK1 interacts with cell wall pectins in a calcium-induced conformation [J]. *Plant Cell Physiol*, 2005, 46(2): 268-278.
- [14] CABRERA J C, BOLAND A, MESSIAEN J, et al. Egg box conformation of oligogalacturonides: the time-dependent stabilization of the elicitor-active conformation increases its biological activity[J]. *Glycobiology*, 2008, 18(6): 473-482.
- [15] BRUTUS A, SICILIA F, MACONE A, et al. A domain swap approach reveals a role of the plant wall-associated kinase 1 (WAK1) as a receptor of oligogalacturonides[J]. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2010, 107(20): 9452-9457.
- [16] HEROLD L, ORDON J, HUA C, et al. Arabidopsis wall-associated kinases are not required for oligogalacturonide-induced signaling and immunity[J]. *Plant Cell*, 2024, 37(1): koae317.
- [17] CHEONG J J, ALBA R, COTE F, et al. Solubilization of functional plasma membrane-localized hepta- β -glucoside elicitor-binding proteins from soybean[J]. *Plant Physiol*, 1993, 103(4): 1173-1182.
- [18] UMEMOTO N, KAKITANI M, IWAMATSU A, et al. The structure and function of a soybean beta-glucan-elicitor-binding protein[J]. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 1997, 94(3): 1029-1034.
- [19] MELIDA H, SOPENA-TORRES S, BACETE L, et al. Non-branched β -1,3-glucan oligosaccharides trigger immune responses in *Arabidopsis*[J]. *Plant J*, 2018, 93(1): 34-49.
- [20] YAMAGUCHI T, YAMADA A, HONG N, et al. Differences in the recognition of glucan elicitor signals between rice and soybean: β -glucan fragments from the rice blast disease fungus *Pyricularia oryzae* that elicit phytoalexin biosynthesis in suspension-cultured rice cells[J]. *Plant Cell*, 2000, 12(5): 817-826.
- [21] MA Z, LI T, ZHU P, et al. A visualized study of the oligochitosan trafficking and its protein receptor candidates in wheat[J]. *Int J Biol Macromol*, 2021, 188: 461-469.
- [22] POVERO G, LORETI E, PUCCIARIELLO C, et al. Transcript profiling of chitosan-treated *Arabidopsis* seedlings[J]. *J Plant Res*, 2011, 124(5): 619-629.
- [23] BRULE D, VILLANO C, DAVIES L J, et al. The grapevine (*Vitis vinifera*) LysM receptor kinases VvLYK1-1 and VvLYK1-2 mediate chitooligosaccharide-triggered immunity[J]. *Plant Biotechnol J*, 2019, 17(4): 812-825.
- [24] SUN G, CHEN J, LI T, et al. A GmNRF5a-GmCERK1-GmCAK1 module mediates chitin/chitosan-triggered immune response in soybean[J]. *J Integr Plant Biol*, 2025. DOI: 10.1111/jipb.70042.
- [25] HADWIGER L A. Anatomy of a nonhost disease resistance response of pea to *Fusarium solani*: PR gene elicitation via DNase, chitosan and chromatin alterations[J]. *Front Plant Sci*, 2015, 6: 373.
- [26] LI B, CUI J, XU T, et al. Advances in the preparation, characterization, and biological functions of chitosan oligosaccharide derivatives: a review[J]. *Carbohydr Polym*, 2024, 332: 121914.
- [27] LODHI G, KIM Y S, HWANG J W, et al. Chitooligosaccharide and

- its derivatives: preparation and biological applications[J]. Biomed Res Int, 2014, 2014: 654913.
- [28] 杨绍青, 刘学强, 刘瑜, 等. 酶法制备几种功能性低聚糖的研究进展[J]. 生物产业技术, 2019(4): 16-25.
- [29] WANG J, ZHU M, WANG P, et al. Biochemical properties of a cold-active chitinase from marine *Trichoderma gamsii* R1 and its application to preparation of chitin oligosaccharides[J]. Mar Drugs, 2023, 21(6): 332.
- [30] YANG G, HOU X, LU J, et al. Enzymatic modification of native chitin and chitin oligosaccharides by an alkaline chitin deacetylase from *Microbacterium esteraromaticum* MCDA02[J]. Int J Biol Macromol, 2022, 203: 671-678.
- [31] ZENG M, VAN PIJCKEREN J P, PAN X, et al. Gluco-oligosaccharides as potential prebiotics: synthesis, purification, structural characterization, and evaluation of prebiotic effect[J]. Compr Rev Food Sci Food Saf, 2023, 22(4): 2611-2651.
- [32] LEE S, PARK J, JANG J K, et al. Structural analysis of gluco-oligosaccharides produced by *Leuconostoc lactis* and their prebiotic effect[J]. Molecules, 2019, 24(21): 3998.
- [33] TANG W, HAN T, LIU W, et al. Pectic oligosaccharides: enzymatic preparation, structure, bioactivities and application[J]. Crit Rev Food Sci Nutr, 2025, 65(11): 2117-2133.
- [34] LU S, NA K, WEI J, et al. Alginate oligosaccharides: the structure-function relationships and the directional preparation for application[J]. Carbohydr Polym, 2022, 284: 119225.
- [35] ZHU B, LI L, YUAN X. Efficient preparation of alginate oligosaccharides by using alginate lyases and evaluation of the development promoting effects on *Brassica napus* L. in saline-alkali environment[J]. Int J Biol Macromol, 2024, 270: 131917.
- [36] GRAVDAHL M, AARSTAD O A, PETERSEN A B, et al. A chemo-enzymatic method for preparation of saturated oligosaccharides from alginate and other uronic acid-containing polysaccharides[J]. Carbohydr Polym, 2024, 343: 122487.
- [37] 王文霞, 赵小明, 杜昱光, 等. 寡糖生物防治应用及机理研究进展[J]. 中国生物防治学报, 2015, 31(5): 757-776.
- [38] 李瑞环. 4.5%丙·壳寡糖可溶性液剂研制[D]. 陕西杨凌: 西北农林科技大学, 2012.
- [39] 刘晓帆, 元晓光, 郭小珍, 等. “寡糖·吗啉胍”防治辣椒病毒病田间药效试验[J]. 农业开发与装备, 2013(2): 91.
- [40] LI R, JIA X, XIE H, et al. Vali@mpeg-tk-cos: a dual-function nano-pesticide for fungicidal action and plant immune modulation[J]. Modern Agriculture, 2024, 2(2): e70001.
- [41] 刘道春. 寡聚糖类农药助农业绿色发展[J]. 化学工业, 2022, 40(2): 29-32.
- [42] 宁伟, 刘志学, 李群, 等. 壳寡糖诱导水稻过敏性细胞死亡及抗病性的提高[J]. 植物生理学报, 2003, 39(5): 441-443.
- [43] 苏小记, 王亚红, 贾丽娜, 等. 氨基寡糖素对番茄主要病害的防治作用[J]. 西北农业学报, 2004, 13(2): 79-82.
- [44] WANG W X, BOSE S K, JIA X C, et al. A combined analysis of transcriptome and proteome reveals the regulation mechanism of alginate oligosaccharides on alleviating energy deficit in postharvest strawberry[J]. Postharvest Biol Technol, 2025, 220: 113302.
- [45] 孙萍, 林贤锐, 王轶, 等. 不同生物刺激剂对草莓白粉病的防治效果研究[J]. 现代农业科技, 2020(24): 69-70.
- [46] 胡健, 姜涌明, 殷士学. 壳寡糖抑制植物病原菌生长的研究[J]. 扬州大学学报(自然科学版), 2000(2): 42-44.
- [47] 陆红霞, 张善学, 郑服丛, 等. 壳寡糖对辣椒炭疽病和寒害的防治效果评价[J]. 中国植保导刊, 2016, 36(11): 28-31.
- [48] 冶楠, 朱艳, 赵元寿, 等. 壳寡糖浸种对马铃薯微型薯芽生长和内源激素含量的影响[J]. 中国农业科学, 2023, 56(4): 788-800.
- [49] ZHANG X, LI K, XING R, et al. miRNA and mRNA expression profiles reveal insight into chitosan-mediated regulation of plant growth[J]. J Agric Food Chem, 2018, 66(15): 3810-3822.
- [50] RAJIB M M R, SULTANA H, GAO J, et al. Curd, seed yield and disease resistance of cauliflower are enhanced by oligosaccharides[J]. Peer J, 2024, 12: e17150.
- [51] JI D, OU L, REN X, et al. Transcriptomic and metabolomic analysis reveal possible molecular mechanisms regulating tea plant growth elicited by chitosan oligosaccharide[J]. Int J Mol Sci, 2022, 23(10): 5469.
- [52] 辛雪成, 毛志强, 王芳, 等. 几丁寡糖叶面肥对花生品质和产量的影响[J]. 陕西农业科学, 2019, 65(12): 1-4.
- [53] BHUIYAN M S H, GAO J, RAJIB M M R, et al. Effect of chitosan oligosaccharide, alginate oligosaccharide and oligogalacturonide on morpho physiological traits in soybean under field conditions[J]. J Anim Plant Sci, 2025, 35(1): 120-130.
- [54] LIU Q, DING J, HUANG W, et al. OsPP65 negatively regulates osmotic and salt stress responses through regulating phytohormone and raffinose family oligosaccharide metabolic pathways in rice[J]. Rice, 2022, 15(1): 34.
- [55] LIU H, ZHANG Y H, YIN H, et al. Alginate oligosaccharides enhanced *Triticum aestivum* L. tolerance to drought stress[J]. Plant Physiol Biochem, 2013, 62: 33-40.
- [56] CHEN Q, ZHAO L, JING C, et al. Chitoooligosaccharide enhances plant resistance to *P. nicotianae* via sugar homeostasis and microorganism assembly[J]. Int J Biol Macromol, 2025, 307(2): 142127.
- [57] ZHANG C, LI Q, LI J, et al. Chitosan as an adjuvant to enhance the control efficacy of low-dosage pyraclostrobin against powdery mildew of *Rosa roxburghii* and improve its photosynthesis, yield, and quality[J]. Biomolecules, 2022, 12(9): 1304.
- [58] DHIMAN A, THAPER P, BHARDWAJ D, et al. Biodegradable dextrin-based microgels for slow release of dual fertilizers for sustainable agriculture[J]. ACS Appl Mater Interfaces, 2024, 16(9): 11860-11871.
- [59] RANABHAT S, PRICE R. Effects of flight heights and nozzle types on spray characteristics of unmanned aerial vehicle (UAV) sprayer in common field crops[J]. AgriEngineering, 2025, 7(2): 22.

(编辑:顾林玲)