

DOI:10.13718/j.cnki.zwyx.2022.01.003

植物诱导抗性的机理及应用

万宣伍¹, 田卉¹, 张伟¹, 杨娟², 董义霞³,
刘昌黎⁴, 杜学英⁵, 谭康⁵, 唐自然⁵

1. 四川省农业农村厅植物保护站, 成都 610041;
2. 四川省岳池县植保植检站, 四川 广安 638300;
3. 四川省凉山州植物检疫站, 四川 西昌 615000;
4. 四川省开江县农业农村局, 四川 达州 636250;
5. 四川省蓬溪县农业农村局植物保护站, 四川 遂宁 629100

摘 要: 植物可由外源蛋白质、糖类、有机酸等诱导产生抗性, 通过受体识别、信号传导产生防御反应. 利用植物诱导免疫的机理, 开发出蛋白类、生防菌类、寡糖类等多种植物免疫诱抗剂, 在提高农作物抗病性、抗逆能力、增加产量和提高品质等方面表现出巨大的应用潜力. 本文概述了植物免疫反应的原理和类型、免疫反应的 3 个过程以及免疫激发子和诱抗剂的种类, 系统性诠释植物免疫机制, 进一步分析了目前植物免疫诱抗剂使用存在的问题, 并对植物免疫诱抗剂开发的未来发展趋势等方面进行了展望. 研究结果为植物免疫诱抗剂的基础研究、产业化开发和田间应用等方面提供了科学依据.

关 键 词: 诱导抗性; 激发子; 植物免疫诱抗剂;
抗病性

中图分类号: S432.2

文献标志码: A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



文章编号: 2097-1354(2022)01-0018-08

Mechanism and Application of Induced Resistance in Plant

WAN Xuanwu¹, TIAN Hui¹, ZHANG Wei¹, YANG Juan²,
DONG Yixia³, LIU Changli⁴, DU Xueying⁵,
TAN Kang⁵, TANG Ziran⁵

1. The Plant Protection Station of Sichuan Agriculture and Rural Department, Chengdu 610041, China;
2. The Plant Protection and Quarantine Station of Yuechi County, Guang'an Sichuan 638300, China;
3. The Plant Quarantine Station of Liangshan, Xichang Sichuan 615000, China;
4. The Agricultural and Rural Bureau of Kaijiang County, Dazhou Sichuan 636250, China;
5. The Plant Protection Station of Agricultural and Rural Bureau of Pengxi County, Suining Sichuan 629100, China

收稿日期: 2021-12-26

作者简介: 万宣伍, 正高级农艺师, 主要从事病虫害绿色防控技术推广.

通信作者: 张伟, 正高级农艺师.

Abstract: Resistance could be induced by exogenous proteins, carbohydrates and organic acids, including three processes of receptor recognition, signal transduction and defensive response. Based on the mechanism of plant-induced immunity, many kinds of plant immune inducers such as proteins, biocontrol bacteria and oligosaccharides were developed, which showed great application potential in improving disease resistance, stress resistance, yield and quality of crops. In this paper, the principles and types of plant immunity response, the three processes of plant immunity response and the types of immunity elicitors and immunity inducers were summarized. The plant immunity mechanism was systematically explained, and the problems and development trend of plant immunity inducers were further analyzed. This paper provided a scientific basis for the basic research, industrial development and field application of plant immunity inducers.

Key words: induced resistance; elicitor; plant immunity inducer; disease resistance

随着植物免疫机制研究的深入,科学家发现了大量能够诱导植物产生抗病性、抗逆性的激发子,并根据植物诱导抗性机理,开发出多种应用于生产的植物免疫诱抗剂.植物免疫诱抗剂的问世改变了长期以来病虫害防治以化学合成农药为主的状态,在解决病虫害 3R(Resistance, Resurgence, Residue)问题,促进农业高质量绿色发展方面表现出巨大潜力.本文综述了近年来国内外在植物免疫机制及植物免疫诱抗剂开发方面的进展,分析了目前植物免疫诱抗剂使用存在的问题并对未来发展趋势进行了展望.

1 植物免疫反应的基本原理

1.1 植物免疫类型

大量研究表明,植物具有与动物类似的先天免疫系统^[1].与动物的适应性免疫系统不同,植物需要通过细胞识别才能响应有害生物为害,称为诱导抗性(Induced Resistance, IR)^[2].在长期的协同进化过程中,植物形成了具有识别真菌、细菌、卵菌、病毒等病原微生物和线虫、昆虫等有害生物,激活免疫系统保护自身的能力.植物通过细胞表面的模式识别受体(Pattern-recognition Receptors, PRRs)识别入侵病原相关分子激活的免疫反应称为模式触发的免疫(Pattern-triggered Immunity, PTI)^[3];通过细胞内的受体蛋白识别病原释放的效应蛋白而激活的免疫反应称为效应蛋白触发的免疫(Effector-triggered Immunity, ETI)^[3].基于信号传导途径的差异,植物的诱导抗性可分为系统获得抗性和诱导系统抗性.其中,系统获得抗性指植物由坏死性病原物(Necrotizing Pathogen)侵染或诱导因子处理后导致植株未侵染(处理)部位产生的对后续多种病原物的增强抗性,而诱导系统抗性是指由部分非致病根围细菌定植植物根部后诱发产生的整株系统抗性^[4-5].

1.2 诱导植物产生免疫反应的过程

诱导植物产生免疫反应大致可分为受体识别、信号传导和防御反应 3 个过程.

由大量存在于植物细胞膜上的特异性受体蛋白(又称为模式识别受体)识别入侵的有害生物相关分子模式是激发植物免疫反应的首要条件^[6].植物上的细菌模式识别受体研究相对深入.FLS2 是植物第一个被发现的模式识别受体,可结合细菌鞭毛蛋白 N 端保守多肽^[7].研究发现,细菌分泌的蛋白多肽 Ax21、细胞壁成分肽聚糖、脂多糖也可触发植物免疫响应^[8].N-乙酰氨基葡萄糖聚合而成的几丁质是真菌细胞壁的主要成分,但在植物中尚未发现.对拟蓝芥的研究发现,CERK1 和 LYK5 共同参与真菌细胞壁的识别^[9];在水稻上,CEPiB 蛋白负责识别真菌细胞壁几丁质^[10].除几丁质外,木聚糖酶、内聚半乳糖醛酸酶也是植物识别真菌的重要分子模

式^[11]。但是,植物对卵菌的识别机制研究相对较少,葡聚糖-壳聚糖等是卵菌细胞壁的主要成分,这些物质被认为是诱导植物免疫反应的分子模式,但相应的模式识别受体尚未确定^[12]。植物中还存在一些模式识别受体来识别昆虫取食或产卵时分泌的损伤分子相关模式和植食性昆虫相关分子模式,从而激发对害虫的抗性^[13]。

植物细胞膜上的模式识别受体识别到入侵有害生物的相关分子模式后,通过有丝分裂原激活的蛋白激酶(MAPK)途径、GTP结合蛋白途径、钙离子信号传导途径、水杨酸信号传导途径、茉莉酸信号传导途径和乙烯信号传导途径等将感知信号向下游传递,诱导抗性基因表达。其中,MAPK途径是最重要的传导途径之一,是由促分裂原活化蛋白激酶(MAPK)、磷酸化MAPK的促分裂原活化蛋白激酶激酶(MAPKK)和磷酸化MAPKK的促分裂原活化蛋白激酶激酶激酶(MAPKKK)共同参与的复杂三级磷酸化反应,仅在拟蓝芥中就鉴定到不同组合的多条途径^[14]。GTP结合蛋白途径通过GTP结合蛋白与受体结合,激活离子通道、磷脂化磷酸酶等方式传递信号^[15]。钙依赖蛋白激酶(CDPK)是钙离子传导途径中最重要的传感器,通过触发钙离子内流,激发植物抗性^[16]。水杨酸信号传导途径、茉莉酸信号传导途径和乙烯信号传导途径都属于植物激素通路调控,应对不同的病原微生物,植物启动的激素通路也不同^[17]。

植物的防御反应在表型上表现为胼胝质沉积、细胞壁增厚、气孔关闭、程序性细胞死亡等^[18],在生理生化上表现为离子流变化、氧暴发、活性氧积累、一氧化氮产生、植物激素的变化及植保素等次生代谢物质的产生等^[19-21],在基因上表现为防御基因的转录表达^[22](图1)。钙离子、氢离子内流和钾离子、氯离子外流以及氧暴发、活性氧积累、一氧化氮产生属于植物防御早期反应,可快速激活相关蛋白酶活性,促进细胞壁增厚,诱导抗性基因表达等;植物激素变化、次生物质产生、胼胝质沉积、细胞壁增厚、气孔关闭及程序性细胞死亡属于植物防御后期反应,形成抵御病原物侵染的物理性屏障。

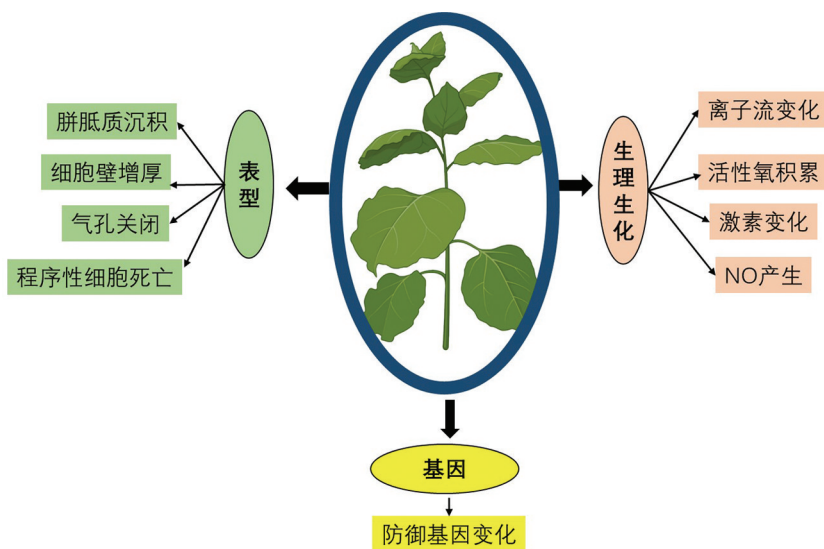


图1 植物在基因表达、生理生化和表型上多层次发生的防御反应过程

2 植物免疫激发子种类及其作用机理

诱导植物产生免疫反应的激发子是一类能激活植物免疫反应的化合物的总称。根据来源,植物免疫激发子可分为生物源激发子和非生物源激发子^[23]。生物源激发子主要为微生物、昆虫

活体或其代谢产物,非生物源激发子主要为无机化合物.按照化学成分划分,生物源植物免疫激发子可分为生防菌、蛋白类激发子、糖类激发子、有机酸类激发子等^[3,23-24];非生物源激发子主要包括磷酸盐、粉状二氧化硅和臭氧等^[3](表 1).目前,生物源激发子的鉴定及其作用机理研究是植物免疫诱抗研究的热点.

2.1 生防菌

生防菌的种类繁多,生产上广泛应用的有真菌、细菌、放线菌等(表 1).研究表明,生防菌的代谢产物通过促使抗菌酶类活性提高来诱导植物产生免疫反应^[25];贝莱斯芽孢杆菌可显著提高大豆过氧化物酶(POD)、超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)活性,增强植株抗病能力^[26];巨大芽孢杆菌、纺锤形赖氨酸芽孢杆菌和蜡样芽孢杆菌可诱导水稻 *PR10*, *POD* 等抗稻瘟病相关基因表达量增加,POD, CAT, 多氧化酚酶(PPO)活性增强,并出现活性氧积累现象^[27-28];放线菌可使番茄根系 PPO 和辣椒叶片苯丙氨酸解氨酶(PAL)活性增强^[29-30].

表 1 植物免疫激发子种类

激发子类型	来源	种类
非生物源激发子		磷酸盐、二氧化硅、臭氧
生物源激发子	生防菌	真菌:木霉菌、毛壳菌、酵母菌、拟青霉菌、厚壁孢子轮枝菌、菌根真菌; 细菌:芽孢杆菌、假单胞杆菌、放射性土壤农杆菌、巴氏杆菌; 放线菌:链霉菌及其变种等 ^[25]
	蛋白类激发子	Harpin 蛋白、Nep1-like 蛋白家族、Elicitin、激活蛋白、无毒蛋白、酶类 ^[24]
	糖类激发子	海带多糖、海藻糖、寡聚糖、壳寡糖、氨基寡糖、几丁质、胞外多糖、木葡聚糖、寡聚脱乙酰壳多糖 ^[3]
	有机酸类激发子	茉莉酸、茉莉酸甲酯、水杨酸、水杨酸甲酯

2.2 蛋白类激发子

世界上第一个蛋白类激发子是 1968 年从果生核盘菌分离得到的.这类激发子是最早发现的,也是目前已知种类最多的,大多数都是从细菌、真菌、卵菌和病毒等病原微生物中分离纯化得到的^[31].从麦长管蚜、麦二叉蚜、沙漠蝗、美洲棉铃虫中也分离得到葡萄糖氧化酶、脂酶、磷脂酶等一些蛋白类激发子^[32];还有少量激发子是寄主植物与病原微生物互作产生,如从番茄中鉴定到的系统素和从大豆中鉴定到的亚麻酶^[33].

不同类型的蛋白激发子作用机理不同.例如, Harpin 蛋白、Nep1-like 蛋白家族调控植物激素通路,诱导植物细胞程序性死亡; Elicitin 通过调节钙离子通道,诱导活性氧暴发、植保素积累和防御相关基因表达;激活蛋白在稻瘟病菌、纹枯病菌等多种病菌中存在,可提高 PPO, PAL 和 POD 等多种解毒酶的活性;无毒蛋白由病原微生物的无毒基因编码,可诱导植物抗病基因表达^[24].

2.3 糖类激发子

糖类激发子多来源于病原微生物和植物的细胞壁或动物的外壳,如氨基寡糖来自海洋生物的外壳,壳寡糖在甲壳动物外壳和真菌细胞壁中都存在,寡聚半乳糖醛酸来自烟草细胞壁.

糖类激发子诱导植物产生抗性的主要机制是活性氧积累、解毒酶活性增强、植物激素信号通路打开和防御基因表达上调,如使用氨基寡糖后处理,响应激发子的 *Robh* 基因、转录 *POD* 和 *CAT* 相关基因以及水杨酸调控通路的 *PR1* 和 *NPR1* 基因表达量均显著上调^[34],部分糖类

激发子还会诱发植物表型变化. 在烟草和黄瓜上使用氨基寡糖, 除产生生理生化上的变化外, 还会诱导细胞壁增厚、产生乳突来增强抗病性; 海藻糖处理小麦、葡萄、水稻后, 可激活水杨酸通路, 促使相关病程蛋白表达^[35-36].

2.4 有机酸类激发子

茉莉酸、水杨酸等有机酸是植物在遇到外界刺激时产生的内源信号传导物质. 早期研究发现, 使用外源水杨酸可诱导烟草对花叶病毒产生抗性, 茉莉酸可增强番茄对晚疫病的抗性^[37-38]. 另外, 使用外源茉莉酸和水杨酸还可提高植物对害虫的抗性或吸引害虫天敌. 其中茉莉酸诱导对咀嚼式和刺吸式口器害虫的抗性, 水杨酸诱导对刺吸式口器害虫的抗性^[32]. 因此, 茉莉酸、水杨酸及其酯类化合物(茉莉酸甲酯、水杨酸甲酯)也是一类重要的植物诱导抗性激发子. 茉莉酸及茉莉酸甲酯诱导使植物产生系统获得抗性, 而水杨酸和水杨酸甲酯诱导植物产生诱导系统抗性^[4-5].

喷施外源茉莉酸和水杨酸后, 胡椒叶片多酚含量降低, PPO 和 PAL 活性先增强后降低^[39]. 茉莉酸和水杨酸甲酯处理灯盏花后, 总黄酮含量增加, 叶片对日灼等环境胁迫的抵抗力增强, *EbMYB06* 黄酮合成相关基因表达上调, *PAL*, *4CL* 等 13 个基因协同上调, *ANR*, *DFR* 等 6 个基因协同下调^[40].

3 植物免疫诱抗剂种类及应用

3.1 植物免疫诱抗剂的种类

植物诱导抗性具有广谱性、持久性、传导性和安全性等特点. 科学家利用这种特性开发出的不直接杀菌或抗病毒, 但能激活植物免疫系统产生抗病、抗逆的新型多功能生物农药就是植物免疫诱抗剂. 目前, 在我国获得登记并在生产上应用较广泛的主要有蛋白类、糖类和生防菌类 3 类植物免疫诱抗剂. 其中, 糖类植物免疫诱抗剂在我国产业化基础最好、登记种类最多、应用最为广泛. 据中国农药信息网, 登记的植物免疫诱抗剂有效成分几乎全为糖类, 包括氨基寡糖素、香菇多糖、几丁聚糖、低聚糖素等有效成分; 蛋白类植物免疫诱抗剂仅登记 4 种, 登记类别为杀菌剂和植物生长调节剂, 包括超敏蛋白、链蛋白和 β -羽扇豆球蛋白多肽 3 种有效成分; 生防菌类植物免疫诱抗剂登记类别均为杀菌剂, 主要有枯草芽孢杆菌、蜡质芽孢杆菌、木霉菌、哈茨木霉菌和寡雄腐霉等, 其中枯草芽孢杆菌登记种类最多, 达到 93 个.

3.2 植物免疫诱抗剂的应用

从大量实验室生物测定和大田应用试验发现, 施用植物免疫诱抗剂一方面可以提高植物抗病的能力, 另一方面可增强植物对干旱、冻害、洪涝等环境胁迫的抵抗能力, 还有增加作物产量、提高农产品品质的作用.

3.2.1 抗病作用

2000 年左右, 氨基寡糖素在我国开始应用于农作物病害防治. 试验结果表明, 氨基寡糖素对番茄病毒病、番茄晚疫病、烟草病毒病、棉花苗期枯萎病、西瓜枯萎病、马铃薯晚疫病、香蕉褐缘灰斑病和桃细菌性穿孔病等都有较好的预防控制效果^[41-48]. 链蛋白是近年来从极细链格孢分离得到的一种新型蛋白类植物免疫诱抗剂, 对烟草、辣椒、菜豆、小麦、马铃薯和水稻病毒病和真菌性病害的预防控制有较好效果^[49-54]. 田间试验发现, 单独施用 6% 寡糖·链蛋白对水稻恶苗病的防效超过 70%^[55]. 木霉菌、哈茨木霉、枯草芽孢杆菌等生防菌在小麦、烟草、玉米、水稻、辣椒、黄瓜等农作物的病害防治上应用也较为广泛^[56-61]. 对比试验发现, 单独使用植物免疫诱抗剂对农作物病害的防治效果小于单独使用化学农药, 但两者联合使用, 防效高于单独使用化学农药, 同时还减少了用量^[62].

3.2.2 抗逆作用

研究发现, 施用植物免疫诱抗剂还具有提高植物对干旱、低温、高盐以及重金属等不利环

境条件的耐受力. 在低温条件下, 施用氨基寡糖素进行叶片喷施处理后的安吉白茶, POD, SOD 活性增强, 叶绿素含量增高, 抗寒性增强. 转录组学研究发现, 有 1 605 个基因表达上调, 主要与光合作用和碳代谢相关^[62]. 在干旱条件下, 施用 3 $\mu\text{g/mL}$ 极细链格孢激活蛋白, 大豆幼苗叶片中水分含量增加, POD, SOD, CAT 活性增强, 丙二醛含量降低, 幼苗抗旱能力增强^[63]. 在盐胁迫逆境下, 小麦幼苗鲜质量随着盐浓度的增高而降低, 施用 0.5 g/L 的氨基寡糖溶液后, 处理的鲜质量显著高于对照, POD, CAT 活性增强, 一定程度上缓解了高盐对小麦的胁迫^[64].

3.2.3 促生作用

氨基寡糖、香菇多糖、链蛋白、几丁聚糖、木霉菌、枯草芽孢杆菌等多种植物免疫诱抗剂在生产应用中都被发现有促进细胞分裂、根系生长、芽分化, 增加分蘖、穗粒数等促生作用. 喷施 5% 氨基寡糖素后, 茶叶芽梢数量增加 1 倍以上, 鲜质量提高 13.2%^[65]. 水稻施用 6% 寡糖·链蛋白后, 分蘖数、有效穗数和结实率均高于对照, 产量增加 13% 左右^[66]. 植物免疫诱抗剂还具有提高农产品质量的作用. 大枣施用几丁聚糖后, 还原糖、维生素 C、钙、镁、锌等营养元素的含量显著升高^[67]; 辣椒施用木霉菌后, 可溶性糖、维生素 C 含量比对照明显提高, 而硝酸盐含量明显降低^[68].

4 展望

植物免疫诱抗剂通过提高植物自身抗性来抵御病虫害和不良环境条件的侵害, 对解决化学农药过量使用造成的有害生物抗性上升、农业生态环境污染和农产品质量安全问题有重要意义. 但植物免疫诱抗剂的应用还存在一些问题. 由于不同的植物免疫诱抗剂激活的植物诱导抗性信号通路不同, 在抗病性上的表现也不尽相同. 目前登记的植物免疫诱抗剂绝大部分都是单一有效成分, 复配是否可增强植物免疫系统, 从而提高抗病能力, 还未深入研究, 但已有田间试验表明, 施用 6% 寡糖·链蛋白对烟草病毒病的防治效果优于单独使用氨基寡糖素^[69]. 尽管已从植食性昆虫上鉴定到多种植物诱导抗性激发子, 但由于昆虫激发子的作用机制尚未完全明确, 还没有开发出针对防治害虫的植物免疫诱抗剂^[32]. 目前, 植物免疫诱抗剂在生产上主要用于农作物病害防治. 植物免疫诱抗剂的作用对象是植物免疫系统, 而不针对病原微生物, 对农作物病害的防控效果通常低于使用化学合成杀菌剂, 加之价格和速效性与杀菌剂相比都没有优势, 农民大多不愿意主动使用植物免疫诱抗剂.

尽管目前植物免疫诱抗剂的开发、应用还存在一些问题, 但随着植物诱导抗性研究机制的深入开展、植物免疫激发子鉴定新方法的应用、基因工程用于植物免疫诱抗剂开发、产业化成本不断下降和田间应用技术的不断完善, 可以预见, 植物免疫诱抗剂在保障农业生产安全、农产品质量安全和农业生态环境安全方面将发挥更大作用.

参考文献:

- [1] EULGEM T. Regulation of the Arabidopsis Defense Transcriptome[J]. Trends in Plant Science, 2005, 10(2): 71-78.
- [2] TAMM L, THÜRIG B, FLIESSBACH A, et al. Elicitors and Soil Management to Induce Resistance Against Fungal Plant Diseases[J]. NJAS - Wageningen Journal of Life Sciences, 2011, 58(3-4): 131-137.
- [3] 刘艳潇, 祝一鸣, 周而勋. 植物免疫诱抗剂的作用机理和应用研究进展[J]. 分子植物育种, 2020, 18(3): 1020-1026.
- [4] KAKAR K U, NAWAZ Z, CUI Z, et al. Rhizosphere-Associated *Alcaligenes* and *Bacillus* Strains that Induce Resistance Against Blast and Sheath Blight Diseases, Enhance Plant Growth and Improve Mineral Content in Rice[J]. Journal of Applied Microbiology, 2017, 124(3): 779-796.
- [5] WALTERS D R, FOUNTAINE J M. Practical Application of Induced Resistance to Plant Diseases: an Appraisal of Effectiveness under Field Conditions[J]. The Journal of Agricultural Science, 2009, 147(5): 523-535.
- [6] ZIPFEL C. Plant Pattern-Recognition Receptors[J]. Trends in Immunology, 2014, 35(7): 345-351.
- [7] GÓMEZ-GÓMEZ L, BOLLER T. FLS2: an LRR Receptor-Like Kinase Involved in the Perception of the Bacte-

- rial Elicitor Flagellin in *Arabidopsis*[J]. Molecular Cell, 2000, 5(6): 1003-1011.
- [8] WANG S Z, SUN Z, WANG H Q, et al. Rice OsFLS2-Mediated Perception of Bacterial Flagellins is Evaded by *Xanthomonas Oryzae* PVS *Oryzae* and *Oryzicola*[J]. Molecular Plant, 2015, 8(7): 1024-1037.
- [9] CAO Y R, 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.
- [10] SHIMIZU T, NAKANO T, TAKAMIZAWA D, et al. Two LysM Receptor Molecules, CEBiP and OsCERK1, Cooperatively Regulate Chitin Elicitor Signaling in Rice[J]. The Plant Journal: for Cell and Molecular Biology, 2010, 64(2): 204-214.
- [11] 吴玉俊, 吴旺泽. 植物模式识别受体与先天免疫[J]. 植物生理学报, 2021, 57(2): 301-312.
- [12] RAAHYMAKERS T M, VAN DEN ACKERVEKEN G. Extracellular Recognition of Oomycetes during Biotrophic Infection of Plants[J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 906.
- [13] 徐丽萍, 李恒, 姜永根. 植物-植食性昆虫互作关系中早期信号事件研究进展[J]. 植物保护学报, 2018, 45(5): 928-936.
- [14] WANG R, DENG D N, SHAO N Y, et al. Evodiamine Activates Cellular Apoptosis through Suppressing PI3K/AKT and Activating MAPK in Glioma [J]. OncoTargets and Therapy, 2018, 11: 1183-1192.
- [15] PARK J, CHOI H J, LEE S, et al. Rac-Related GTP-Binding Protein in Elicitor-Induced Reactive Oxygen Generation by Suspension-Cultured Soybean Cells[J]. Plant Physiology, 2000, 124(2): 725-732.
- [16] LUO Honglin, REIDY M A. Activation of Big Mitogen-Activated Protein Kinase-1 Regulates Smooth Muscle Cell Replication[J]. Arteriosclerosis, Thrombosis, and Vascular Biology, 2002, 22(3): 394-399.
- [17] TAMAOKI M, FREEMAN J L, MARQUÈS L, et al. New Insights into the Roles of Ethylene and Jasmonic Acid in the Acquisition of Selenium Resistance in Plants[J]. Plant Signaling & Behavior, 2008, 3(10): 865-867.
- [18] 张肖晗, 赵芊, 谢晨星, 等. 参与植物天然免疫的 LRR 型蛋白[J]. 基因组学与应用生物学, 2016, 35(9): 2513-2518.
- [19] VAN BREUSEGEM F, BAILEY-SERRES J, MITTLER R. Unraveling the Tapestry of Networks Involving Reactive Oxygen Species in Plants[J]. Plant Physiology, 2008, 147(3): 978-984.
- [20] GILL S S, TUTEJA N. Reactive Oxygen Species and Antioxidant Machinery in Abiotic Stress Tolerance in Crop Plants[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2010, 48(12): 909-930.
- [21] SAMI F, FAIZAN M, FARAZ A, et al. Nitric Oxide-Mediated Integrative Alterations in Plant Metabolism to Confer Abiotic Stress Tolerance, NO Crosstalk with Phytohormones and NO-Mediated Post Translational Modifications in Modulating Diverse Plant Stress[J]. Nitric Oxide, 2018, 73: 22-38.
- [22] MAURA D, HAZAN R, KITAO T, et al. Evidence for Direct Control of Virulence and Defense Gene Circuits by the *Pseudomonas aeruginosa* Quorum Sensing Regulator, MVFR[J]. Scientific Reports, 2016, 6: 34-43.
- [23] 邱德文. 植物免疫诱抗剂的研究进展与应用前景[J]. 中国农业科技导报, 2014, 16(1): 39-45.
- [24] 汪和贵, 孙晓棠, 郑兴汶, 等. 生物源蛋白激发子的研究进展[J]. 广西植物, 2016, 36(4): 413-418.
- [25] 曹健. 生防菌及生物诱抗分子在植物免疫激活及枯萎病防治方面的效应及机理研究[D]. 济南: 齐鲁工业大学, 2019.
- [26] 陈爽, 王继华, 张必弦, 等. 贝莱斯芽孢杆菌对大豆根腐病盆栽防效及防御酶活性检测[J]. 分子植物育种. (2021-04-01) [2022-03-14]. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20210401.1337.010.html>.
- [27] 周荣金, 秦健, 杨茂英, 等. 巨大芽孢杆菌 B196 菌株分泌的 Iturin A2 对水稻纹枯病的防治作用[J]. 广东农业科学, 2014, 41(4): 96-99.
- [28] 陈刘军, 俞仪阳, 王超, 等. 蜡质芽孢杆菌 AR156 防治水稻纹枯病机理初探[J]. 中国生物防治学报, 2014, 30(1): 107-112.
- [29] 陈秦, 薛泉宏, 申光辉, 等. 放线菌对棉花幼苗生长及抗旱能力的影响[J]. 西北农业学报, 2010, 19(8): 84-89.
- [30] 梁军锋, 薛泉宏, 牛小磊, 等. 7 株放线菌在辣椒根部定殖及对辣椒叶片 PAL 与 PPO 活性的影响[J]. 西北植物学报, 2005, 25(10): 2118-2123.
- [31] 杨波, 王源超. 植物免疫诱抗剂的应用研究进展[J]. 中国植保导刊, 2019, 39(2): 24-32.
- [32] 董玉妹, 张美倩, 沈慧, 等. 植食性昆虫唾液效应子和激发子的研究进展[J]. 昆虫学报, 2021, 64(8): 982-997.
- [33] PEARCE G, YAMAGUCHI Y, BARONA G, et al. A Subtilisin-Like Protein from Soybean Contains an Embedded, Cryptic Signal that Activates Defense-Related Genes[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2010, 107(33): 14921-14925.
- [34] 陈霖晖. 氨基寡糖素诱导猕猴桃抗溃疡病的效果及机理研究[D]. 陕西: 西北农林科技大学, 2021.
- [35] 马青, 孙辉, 杜显光, 等. 氨基寡糖素对黄瓜白粉病菌侵染的抑制作用[J]. 菌物学报, 2004, 23(3): 423-428.
- [36] REIGNAULT P H, COGAN A, MUCHEMBLE J, et al. Trehalose Induces Resistance to Powdery Mildew in Wheat[J]. The New Phytologist, 2001, 149(3): 519-529.
- [37] COHEN Y. Local and Systemic Protection Against *Phytophthora infestans* Induced in Potato and Tomato Plants by Jasmonic Acid and Jasmonic Methyl Ester[J]. Phytopathology, 1993, 83(10): 1054.

- [38] VERNOOIJ B, FRIEDRICH L, MORSE A, et al. Salicylic Acid is not the Translocated Signal Responsible for Inducing Systemic Acquired Resistance but is Required in Signal Transduction[J]. The Plant Cell, 1994, 6(7): 959-965.
- [39] 苏岳峰, 郑其向, 马晓, 等. 茉莉酸和水杨酸诱导胡椒抗瘟病中生理生化的变化研究[J]. 西南农业学报, 2021, 34(8): 1630-1636.
- [40] 马关雪. 氮元素、外源水杨酸、茉莉酸甲酯对 R2R3MYB 基因及灯盏花黄酮代谢途径相关基因表达的影响[D]. 昆明: 云南师范大学, 2021.
- [41] 孙光忠, 彭超美, 刘元明, 等. 氨基寡糖素对番茄晚疫病的防治效果研究[J]. 农药科学与管理, 2014, 35(12): 60-62.
- [42] 宋林芳, 双建林, 李嘉伦, 等. 2%氨基寡糖素水剂防治番茄病毒病田间药效试验[J]. 农业技术与装备, 2020(9): 145-146, 148.
- [43] 周林媛, 林云红, 熊茜, 等. 氨基寡糖素与镁锌混配对烟草 TMV 的防控效果及生理分析[J]. 湖南农业科学, 2018(5): 68-70, 73.
- [44] 陆健生. 0.5%氨基寡糖素水剂防治棉花苗期枯萎病试验初报[J]. 中国棉花, 2009, 36(2): 24-25.
- [45] 姚满昌, 张明志, 丁琴翠, 等. 氨基寡糖素对西瓜枯萎病的防治试验[J]. 长江蔬菜, 2009(8): 71-72.
- [46] 赵美键. 氨基寡糖素对马铃薯黑痣病防治效果研究[D]. 秦皇岛: 河北科技师范学院, 2019.
- [47] 漆艳香, 谢艺贤, 丁兆建, 等. 不同浓度诱抗剂诱导香蕉抗褐缘灰斑病的田间效果[J]. 中国南方果树, 2019, 48(5): 61-64.
- [48] 贺春娟, 薛敏云. 氨基寡糖素对桃细菌性穿孔病的防治效果及增产作用研究[J]. 农药科学与管理, 2014, 35(10): 60-62.
- [49] 陈利民, 吴倩倩, 何天骏, 等. 寡糖·链蛋白浸种对菜豆根腐病的防控效果[J]. 浙江农业科学, 2021, 62(10): 2030-2033, 2043.
- [50] 徐传涛, 王李芳, 赵锦超, 等. 6%寡糖·链蛋白可湿性粉剂对烟草病毒病的防治效果[J]. 安徽农业科学, 2016, 44(31): 100-101.
- [51] 王淑霞, 王付彬, 马井玉, 等. 寡糖·链蛋白等 5 种药剂对辣椒病毒病的防治效果[J]. 浙江农业科学, 2020, 61(3): 463-464.
- [52] 徐润东, 盛世英, 杨秀芬, 等. 寡糖·链蛋白对小麦抗黄花叶病毒的免疫诱抗作用[J]. 中国农业科学, 2016, 49(18): 3561-3568.
- [53] 李培玲. 寡糖·链蛋白防控马铃薯晚疫病效果评价[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2018.
- [54] 刘见平, 唐涛, 赵明平. 寡糖·链蛋白对南方水稻黑条矮缩病的防治效果及其对水稻的促长增产作用[J]. 农药, 2015, 54(8): 606-609.
- [55] 王会福, 王永才, 余山红. 6%寡糖·链蛋白 WP 浸种处理对早稻恶苗病的预防效果及应用技术[J]. 农业灾害研究, 2020, 10(4): 15-16.
- [56] 李玲, 刘宝军, 杨凯, 等. 木霉菌对小麦白粉病的田间防效研究[J]. 山东农业科学, 2021, 53(7): 96-100.
- [57] 刘利佳, 徐志强, 何佳, 等. 哈茨木霉菌诱导烟草抗黑胫病代谢差异的研究[J]. 中国农业科技导报, 2021, 23(8): 91-105.
- [58] 杨万荣, 邢丹, 蓬桂华, 等. 木霉菌生物防治辣椒疫病的研究进展[J]. 现代农业科技, 2015(19): 127-129.
- [59] 刘明鑫. 木霉菌对黄瓜促生作用与立枯病防效的研究[D]. 大庆: 黑龙江八一农垦大学, 2018.
- [60] 朱华琚, 周瑚, 任佐华, 等. 枯草芽孢杆菌 JN005 胞外抗菌物质及对水稻叶瘟防治效果[J]. 中国水稻科学, 2020, 34(5): 470-478.
- [61] 余传金. 哈茨木霉菌 PAF-AH-like 和 hyd1 基因系统诱导玉米抗弯孢叶斑病机理研究[D]. 上海: 上海交通大学, 2016.
- [62] 张元珍, 冯晓菲, 吴磊, 等. 稻瘟酰胺与氨基寡糖素配施对水稻防病和增产的效果[J]. 湖南农业科学, 2020(9): 52-54, 57.
- [63] 李莹莹. 免疫诱抗剂对茶树抗寒性的影响及机制研究[D]. 贵阳: 贵州大学, 2020.
- [64] 陈德清, 王亮, 王娜, 等. 氨基寡糖素浸种对小麦生长发育的影响[J]. 黑龙江农业科学, 2018(8): 11-14.
- [65] 田卉, 罗怀海, 万宣伍, 等. 5%氨基寡糖素对茶树抗逆增产效果评估[J]. 四川农业科技, 2020(8): 16-17, 20.
- [66] 康启中, 刘观清. 6%寡糖·链蛋白在水稻上应用效果初探[J]. 安徽农学通报, 2019, 25(1): 78-79.
- [67] 杨莉, 冯宏祖, 师建银, 等. 几丁聚糖对枣黑斑病的防效及果实品质的影响[J]. 塔里木大学学报, 2018, 30(3): 9-14.
- [68] 靳亚忠, 熊亚男, 孙雪, 等. 化肥减施与木霉菌有机肥配施对辣椒产量、品质及根际土壤酶活性的影响[J]. 四川农业大学学报, 2021, 39(2): 198-204.
- [69] 廖建松, 周路, 张承琴. 2 种生物农药对烟草病毒病防治效果对比试验[J]. 现代农业科技, 2015(23): 133, 139.