

鲁海菊,朱海燕,熊欣燕,等. 枇杷植株对木霉 P3.9 菌株及枇杷根腐病病菌的激素响应[J]. 江苏农业科学,2022,50(21):140-144.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2022.21.021

枇杷植株对木霉 P3.9 菌株及枇杷根腐病病菌的激素响应

鲁海菊¹, 朱海燕¹, 熊欣燕¹, 张晓永², 谢 昆¹

(1. 红河学院生物科学与农学院, 云南蒙自 661199; 2. 南宁汉和生物科技股份有限公司, 广西南宁 530000)

摘要:为弄清枇杷植株对有益菌及致病菌的激素响应差异,明确内生木霉 P3.9 菌株诱导枇杷植株抗根腐病病菌的信号转导途径,以枇杷内生木霉 P3.9 菌株及枇杷根腐病病菌 P3.1、P3.5、P3.6 菌株为研究对象,将其活体接种于 1 年苗龄枇杷根茎部,木霉接 20 g 菌剂,根腐病病菌各接 3 个直径为 5 mm 的菌丝块,设木霉 P3.9 菌株分别与 3 株致病菌同时接种枇杷根系为阳性对照组,不接种任何菌体为阴性对照组,单独接种木霉 P3.9 菌剂为处理组。用高效液相色谱法,检测各处理及对照枇杷根、茎和叶中茉莉酸(JA)和水杨酸(SA)含量的变化情况。结果表明,木霉 P3.9 菌株与枇杷互作,促使枇杷根部 JA、SA 含量均增加。茎部 SA 和 JA 含量均增加。叶部 JA 含量不受影响,游离 SA 含量降低,结合 SA 含量增加。说明枇杷根、茎和叶对有益菌木霉 P3.9 菌株的 JA 和 SA 响应存在组织特异性。游离 SA 对枇杷叶防御系统起负向调控作用,枇杷根、茎部防御系统由 JA 和 SA 途径共同转导。木霉 P3.9 菌株分别与致病菌 P3.1、P3.5 和 P3.6 互作,在枇杷根部 SA 含量均增加,JA 含量变化不一致,前两者 JA 含量降低,后者 JA 含量不受影响。在茎部 SA 和 JA 含量均增加。木霉 P3.9 菌株分别与病原菌 P3.1、P3.6 和 P3.5 互作,在叶部前两者 SA 和 JA 含量均增加,后者 SA 和 JA 含量降低。说明枇杷根、茎和叶对致病菌 P3.1、P3.6 和 P3.5 的 JA 和 SA 响应也存在组织特异性。在根和茎中游离 SA 含量均增加,且增幅不一致,P3.1 和 P3.6 的增幅大于 P3.5,在叶中游离 SA 含量前两者增加,后者不变。游离 SA 对枇杷根系防御系统起正向调控作用;茎部防御系统由 JA 和 SA 途径共同转导;叶部防御系统前两者由 SA 途径转导,后者未启动防御系统。综上所述,枇杷根系对有益菌及致病菌的 JA 和 SA 激素响应有差异,其防御系统前者由 JA 转导,后者由 SA 转导。游离 SA 含量增幅与枇杷根腐病病菌菌株致病性强弱相关联,增幅越大致病性越强,说明 P3.1 和 P3.6 的致病性强于 P3.5。

关键词:木霉;枇杷;根腐病;茉莉酸;水杨酸;高效液相色谱

中图分类号:S436.67⁺9 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2022)21-0140-05

枇杷(*Eriobotrya japonica*)为云南省蒙自市特色经济水果之一,已成为当地农民脱贫致富的重要途径。近年来,土传真菌性病害枇杷根腐病在云南省蒙自市普遍严重发生^[1],每年带来近千万元的经济损失。在农业防治和化学药剂对当地枇杷根腐病害控制效果均不理想的情况下,生物防治有望成为一种绿色有效的控制方法。鲁海菊等从枇杷主干韧皮部分离获得 1 株内生木霉(*Trichoderma atroviride*)P3.9,已被证实能成功抑制枇杷根腐病病菌^[2],对枇杷根腐病有良好的盆栽防效,并对枇杷

植株无不良影响,此外,它还兼具抗菌谱广^[3],发酵工艺简单^[4-5],能成功定殖于枇杷根际^[6]及其植株内^[7],能抑制枇杷根际土壤真菌^[8]、细菌^[9]及枇杷内生真菌^[10]等特点,具有重要的开发利用价值。研究已发现,内生木霉 P3.9 菌株对枇杷植株具有诱导抗性(待发表),然而,对其诱导枇杷植株产生抗病性的信号转导途径尚未明确。

水杨酸(salicylic acid,简称 SA)和茉莉酸(jasmonic acid,简称 JA)是与植物防御体系相关的内源信号物质,是诱导植物产生抗病性的重要信号分子^[11]。两者均能启动植物体内抗病防御基因的表达,从而调控植物抗病反应。水杨酸信号转导途径在植物系统获得性抗病过程中起关键作用,病程相关蛋白积累与植物系统获得性抗性密切相关,水杨酸可以诱导植物体内病程相关蛋白基因的表达^[12],从而增强植物的系统抗性。水杨酸参与植物

收稿日期:2021-12-08

基金项目:国家自然科学基金(编号:31660147);云南省应用基础研究计划(编号:2016FB066);云南省高校滇南特色水果病虫害绿色防控科技创新团队。

作者简介:鲁海菊(1978—),女,云南大理人,博士,教授,从事植物真菌病害及其生物防治研究。E-mail:luhaiju2011@126.com。

抗病病原真菌^[13]、病毒^[14]和细菌^[15]获得系统抗性,具有广谱性。研究发现,烟草花叶病毒(TMV)侵染黄瓜植株后,其体内水杨酸浓度大幅增加,系统获得性抗性达到最大值^[16]。水杨酸合成还与苹果轮纹病^[17]、紫楠炭疽病^[18]、葡萄霜霉病^[19]、芒果采后病害^[20]等抗性有关。茉莉酸信号转导途径参与激发植物的诱导系统抗性^[21]。研究发现,茉莉酸不同调控通路香蕉叶斑病^[22]、小麦白粉病^[23]、稻瘟病^[24]、棉花黄萎病^[25]、苜蓿黑茎病^[26]、油菜菌核病^[27]、马铃薯晚疫病^[28]等植物抗病性有关。茉莉酸合成还与植物丛枝菌根的形成^[29]有关。因此,为揭示内生木霉 P3.9 菌株诱导枇杷植株抗根腐病病菌的信号转导途径,本研究从水杨酸和茉莉酸视角,采用高效液相色谱法研究枇杷根系接种木霉生防菌 P3.9 菌株及枇杷根腐病病菌后,枇杷体内与植物病害防御相关激素含量的变化规律,以期今后枇杷抗性基因的挖掘及内生木霉 P3.9 菌剂的系统开发利用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

1.1.1 供试枇杷及菌株 枇杷苗为大五星品种,由蒙自市十里铺枇杷育苗基地提供。内生木霉 P3.9 菌株(*T. atroviride*)、枇杷根腐病病菌(*Pestalotiopsis microspora*) P3.1、P3.5 和 P3.6 菌株保存于红河学院植物病理学标本室。

1.1.2 供试培养基 PDA 培养基:200 g 马铃薯、17 g 葡萄糖、18 g 琼脂、1 000 mL 蒸馏水,pH 值为 7.0。

1.2 试验方法

1.2.1 试验时间与地点 于 2019 年 4 月 9 日至 6 月 25 日在红河学院生物科学与农学院植物病理学实验室和苏州科铭生物科技有限公司完成木霉菌剂发酵及激素含量测定;于 2019 年 4 月 16 日前往云南蒙自枇杷育苗基地购买大五星枇杷嫁接苗并移栽至营养袋,置于红河学院生物科学与农学院实验基地。

1.2.2 菌种的扩繁 将木霉 P3.9、枇杷根腐病病菌 P3.1、P3.5 及 P3.6 菌株接种到 PDA 培养基上,置于 28 ℃ 培养箱中培养观察,等到平板上长出孢子后即可取出备用。

1.2.3 木霉菌剂的制备 分别称量 10.0 g 米糠、0.2 g 果糖、7.0 mL 自来水,混匀放入同一个组培

瓶,并以同样的方法准备组培瓶 60 个。上述称量好的组培瓶以及 250 mL 自来水,2 个小烧杯(量程为 100 mL)和几只量程为 1、5 mL 的注射器采用高压蒸汽灭菌法,灭完菌冷却备用。将培养基上的木霉孢子用蒸馏水洗到小烧杯中,稀释调节孢子浓度为 10^7 个/mL,取 1 mL 接种到上述组培瓶中,置于 28 ℃ 的培养箱中培养 5~7 d,视木霉生长情况而定。木霉孢子浓度达 10^6 个/g 备用。

1.2.4 枇杷苗种植及菌剂接种方法 枇杷嫁接苗种植于营养袋(23 cm×18 cm)中,枇杷基地自然土壤未经消毒,陆地盆栽,苗龄为 1 年时做接种试验。用上述木霉菌剂拌土施入根部 20 g/株,病原菌菌株用 5 mm 打孔器打成圆片,用等直径的打孔器打去枇杷苗根茎韧皮部,将菌片正面贴合木质部接种,保鲜膜缠绕保湿,每株接种 3 个菌片。处理组 1:接种枇杷根腐病病菌 P3.1 + 内生木霉 P3.9 菌剂,处理组 2:接种枇杷根腐病病菌 P3.5 + 内生木霉 P3.9 菌剂,处理组 3:接种枇杷根腐病病菌 P3.6 + 内生木霉 P3.9 菌剂,处理组 5:接种内生木霉 P3.9 菌剂,以施入等量米糠和接 PDA 圆片为处理组 4(对照),设 10 次重复,常规肥水管理。接种 6 d 后分别取对照组和处理组的枇杷根、茎和叶,取 3 个生物学重复,采用液氮冷冻处理后,在 -20 ℃ 的冰箱中保存,干冰送检。

1.2.5 激素含量检测 将上述 45 个样品用干冰寄送至苏州科铭生物科技有限公司,用高效液相色谱法分别检测茉莉酸、游离水杨酸、结合水杨酸含量。

1.2.6 数据统计 用 SPSS 19.0 软件,采用 Duncan's 多重比较法处理试验数据。

2 结果与分析

2.1 木霉 P3.9 菌株及其与枇杷根腐病病菌互作对枇杷根系 JA 和 SA 含量的影响

木霉 P3.9 菌株及其与枇杷根腐病病菌互作对枇杷根系 JA 和 SA 含量的影响情况如表 1 所示。经 Duncan's 多重比较,发现处理组 1、2、5 JA 含量与对照组 4 差异极显著,处理组 3 与对照组 4 差异不显著。处理组 1、2、5 和对照组 4 的 JA 含量分别为 0.239 4、0.211 7、0.483 2、0.331 5 $\mu\text{g/g}$ FW,处理组 3 的 JA 含量为 0.329 9 $\mu\text{g/g}$ FW。说明木霉 P3.9 菌株可以促使枇杷根系 JA 含量增加,其分别与病原菌 P3.1、P3.5 和 P3.6 互作,前两者导致枇杷根系 JA 含量下降,后者不受影响。处理组 1、2、3、5 的

游离 SA 含量和对照组 4 差异极显著,且均高于对照组 4,分别为 154.06、128.20、337.67、74.26 ng/g FW。说明木霉 P3.9 菌株可以促使枇杷根系游离 SA 含量增加,分别与病原菌 P3.1、P3.5 和 P3.6 互作能起到增效作用,其中,与病原菌 P3.6 互作增效作用最强,与病原菌 P3.5 互作增效作用最弱,与病原菌 P3.1 互作增效作用居中。处理组 1、2、3、5 结合 SA 含量和对照组 4 差异极显著,分别为 235.00、1 145.60、780.63、1 236.44 ng/g FW。说明木霉 P3.9 菌株可以促使枇杷根系结合 SA 含量增加,其分别与病原菌 P3.1、P3.5 和 P3.6 互作增幅消弱,其中,与病原菌 P3.5 互作降幅最低,与病原菌 P3.1 互作降幅最高,与病原菌 P3.6 互作降幅居中。综上,木霉 P3.9 菌株通过增加枇杷根系 JA 和 SA 含量,提前调度寄主防御系统,抵抗病原菌的攻击。

表 1 木霉 P3.9 菌株及其与枇杷根腐病病菌互作对枇杷根系 JA 和 SA 含量的影响

处理组	茉莉酸含量 (μg/g FW)	游离水杨酸含量 (ng/g FW)	结合水杨酸含量 (ng/g FW)
1	0.239 4C	154.06B	235.00E
2	0.211 7C	128.20C	1 145.60B
3	0.329 9B	337.67A	780.63C
4	0.331 5B	58.02E	401.56D
5	0.483 2A	74.26D	1 236.44A

注:不同大写字母表示在 0.01 水平上差异显著,下表同。

2.2 木霉 P3.9 菌株及其与枇杷根腐病病菌互作对枇杷茎部 JA 和 SA 含量的影响

木霉 P3.9 菌株及其与枇杷根腐病病菌互作对枇杷茎部 JA 和 SA 含量的影响情况如表 2 所示。经 Duncan's 多重比较,发现处理组 1、2、3、5 JA 含量和对照组 4 差异极显著,且含量明显增加,分别为 0.683 1、1.591 6、1.032 2、1.199 2 μg/g FW。说明木霉 P3.9 菌株可以促使枇杷茎部 JA 含量增加,其分别与病原菌 P3.1、P3.5 和 P3.6 互作导致 JA 含量增幅发生变化。其中,与病原菌 P3.5 互作的增幅大于与病原菌 P3.1 互作,与病原菌 P3.6 互作差异不显著。处理组 1、2、3、5 游离 SA 含量和对照组 4 差异极显著,且含量极显著增加,分别为 873.56、273.25、534.23、122.91 ng/g FW。说明木霉 P3.9 菌株可以促使枇杷茎部游离 SA 含量增加。其分别与病原菌 P3.1、P3.5 和 P3.6 互作能起到协同增效作用,其中,与病原菌 P3.1 互作增效作用最强,与病原菌 P3.5 互作增效作用最弱,与病原菌 P3.6 互作

增效作用居中。处理组 1、2、3、5 结合 SA 含量与对照组 4 差异极显著,且含量增加,分别为 614.20、1 272.41、1 535.76、831.28 ng/g FW。说明木霉 P3.9 菌株可以促进枇杷茎部结合 SA 含量增加,其分别与病原菌 P3.1、P3.5 和 P3.6 互作能起到协同增效作用,其中,与病原菌 P3.6 互作增幅最大,与病原菌 P3.1 互作增效作用最弱,与病原菌 P3.5 互作增效作用居中。综上,木霉 P3.9 菌株可以通过增加枇杷茎部 JA 和 SA 含量,提前调度寄主防御系统,抵抗病原菌的攻击。

表 2 木霉 P3.9 菌株及其与枇杷根腐病病菌互作对枇杷茎部 JA 和 SA 含量的影响

处理组	茉莉酸含量 (μg/g FW)	游离水杨酸含量 (ng/g FW)	结合水杨酸含量 (ng/g FW)
1	0.683 1C	873.56A	614.20D
2	1.591 6A	273.25C	1 272.41B
3	1.032 2B	534.23B	1 535.76A
4	0.118 1D	45.96E	530.76E
5	1.199 2B	122.91D	831.28C

2.3 木霉 P3.9 菌株及其与枇杷根腐病病菌互作对枇杷叶部 JA 和 SA 含量的影响

木霉 P3.9 菌株及其与枇杷根腐病病菌互作对枇杷叶部 JA 和 SA 含量的影响情况如表 3 所示。经 Duncan's 多重比较,发现处理组 1、3 JA 含量与对照组 4 差异极显著,且含量增加,处理组 2、5 与对照组 4 差异不显著。处理组 1、3、4 叶部茉莉酸含量分别为 0.267 1、0.164 9、0.129 1 μg/g FW,处理组 2、5 叶部茉莉酸含量分别为 0.120 5、0.113 7 μg/g FW。说明木霉 P3.9 菌株分别与枇杷根腐病菌 P3.1、P3.6 及 P3.5 互作,前两者可以促使叶部 JA 含量增加,后者不产生影响。处理组 1、3、5 游离 SA 含量与对照组 4 差异极显著,且含量增加,处理组 2 与对照组 4 差异不显著。处理组 1、3、5、4 的游离 SA 含量分别为 396.75、508.61、117.16、177.18 ng/g FW,处理组 2 为 184.71 ng/g FW。说明木霉 P3.9 菌株可以促使枇杷叶部游离 SA 含量降低,其与病原菌 P3.1、P3.6 和 P3.5 互作后游离 SA 含量变化不一致,前两者增加,后者不变。处理组 1、2、3、5 结合 SA 含量和对照组 4 差异极显著,分别为 1 214.31、828.88、2 541.27、1 206.62 ng/g FW。说明木霉 P3.9 菌株与枇杷根腐病病菌 P3.1、P3.6 及 P3.5 互作,结合 SA 含量变化不一致,前两者增加,后者降低。综上,木霉 P3.9 菌株对枇杷叶部 JA 和

SA 含量影响较复杂,其中,游离 SA 含量降低,结合 SA 含量升高,JA 含量不变。其分别与病原菌 P3.1、P3.6 和 P3.5 互作,前两者 JA 和 SA 含量均增加,抵抗病原菌攻击;后者结合 SA 含量降低,JA 和游离 SA 含量不变,导致严重落叶。

表 3 木霉 P3.9 菌株及其与枇杷根腐病病菌互作对枇杷叶部 JA 和 SA 含量的影响

处理组	茉莉酸含量 (μg/g FW)	游离水杨酸含量 (ng/g FW)	结合水杨酸含量 (ng/g FW)
1	0.267 1A	396.75B	1 214.31B
2	0.120 5C	184.71C	828.88D
3	0.164 9B	508.61A	2 541.27A
4	0.129 1C	177.18C	1 118.04C
5	0.113 7C	117.16D	1 206.62B

3 讨论

木霉 P3.9 菌株与枇杷互作,枇杷根茎 JA、游离 SA 和结合 SA 含量均增加。说明木霉 P3.9 菌株促使枇杷根茎 SA 和 JA 含量增加,提前激活枇杷植株防御系统,抵御病原菌的攻击,对枇杷根茎有诱导抗性作用。此结论与木霉对水稻^[30]、黄瓜^[31-32]和大豆^[33]具有诱导抗性的研究结果一致。据报道,青霉素灭活菌丝体能使烟草 SA 和 JA 信号转导标志基因表达量上调,获得抗 TMV 病毒的系统获得性抗性^[34],木霉 P3.9 菌株促使枇杷根部过氧化物酶(POD)活性增加(待发表),由此推测木霉 P3.9 菌株诱导的枇杷根部 SA 的积累与 POD 基因的表达呈正相关。外施 SA 可以防治冬瓜枯萎病^[35],枇杷根系可通过添加木霉 P3.9 菌剂诱导 SA 含量增加,最终达到防治枇杷根腐病的目的,与植物诱抗剂达到异曲同工之效。植物自身具有免疫系统,木霉菌作为植物免疫诱导菌^[36]之一,具有重要的开发应用前景。

木霉 P3.9 菌株与枇杷根腐病病菌互作,枇杷根部游离 SA 含量增加,茎部 JA、游离 SA 和结合 SA 含量同时增加。说明枇杷植株被枇杷根腐病病菌攻击时,木霉 P3.9 菌株诱导的枇杷根茎部抗根腐病病菌信号转导通路存在差异,根部主要通过增加游离 SA 含量来启动枇杷防御系统,茎部由 JA 和 SA 共同启动其防御系统。SA 和 JA 分别参与活体营养和死体营养病原菌诱导的抗病过程^[37],而枇杷根部主要通过 SA 信号转导途径实现获得性抗性功能,由此推测枇杷根腐病病菌为活体营养型。木霉

P3.9 菌株与病原菌 P3.5 互作,叶部游离 SA 和 JA 含量均不受影响。木霉 P3.9 菌株分别与病原菌 P3.1 和 P3.6 互作,叶部游离 SA 和 JA 含量均增加,其中,游离 SA 增幅前者小于后者。叶部结合 SA 含量与游离 SA 含量变化一致。木霉 P3.9 菌株分别与枇杷根腐病病菌 P3.1、P3.6 和 P3.5 互作,枇杷根系中游离 SA 含量增幅不一致,其中,与 P3.6 互作增幅最大,与 P3.5 互作增幅最小,与 P3.1 互作增幅居中。游离 SA 含量增幅越大致病性越强,说明 3 株枇杷根腐病病菌致病性存在差异。由此推测枇杷根腐病病菌 P3.6 菌株的致病性最强,P3.5 菌株的致病性最弱,P3.1 菌株居中。木霉 P3.9 菌株分别与枇杷根腐病病菌 P3.1 和 P3.5 互作,枇杷根部游离 SA 含量增加,JA 含量降低。此结果可能与 JA 和 SA 介导的信号转导途径经常发生拮抗^[38]有关。木霉 P3.9 菌株与枇杷根腐病病菌互作,同样促使枇杷根部 POD 和苯丙氨酸解氨酶(PAL)活性增加(待发表),由此推断以上 2 种防御酶活性增加与枇杷根部游离 SA 含量增加相关。此结果与菊花抗白锈病调控机制相似^[39]。

SA 生物合成途径及其受体和转录因子因不同植物各异^[40-41]。WRKY 转录因子参与调控各种激素信号转导。然而 SA 转导最关键的因子是 NPR1^[37]。JAZ 蛋白是 JA 信号负调控因子,其基因家族成员对病原真菌响应模式各不相同^[42]。据文献报道,木豆中存在激素响应基因家族 JAZ^[21],其中,木豆叶片被真菌侵染后,CcJAZ19 基因表达量显著增加。病原真菌侵染诱导植物抗性的分子调控机制研究不断深入,已明确草莓抗白粉菌^[43]、大麦抗赤霉菌^[13]等分子调控机制。枇杷抗根腐病病菌分子调控机制也值得我们去深入研究。

参考文献:

[1] Lu H J, Wang C M, Zheng X, et al. First report of loquat root rot disease caused by *Pestalotiopsis microspora* in China [J]. Plant Disease, 2015, 100(5).

[2] 鲁海菊, 董梅, 崔同敏, 等. 从枇杷内生真菌中筛选抗枇杷根腐病菌的活性菌株[J]. 江苏农业科学, 2014, 42(1): 95-97.

[3] 鲁海菊, 张建春, 纪敬香, 等. 枇杷内生木霉 P3.9 菌株抗菌谱研究[J]. 北方园艺, 2014(24): 103-107.

[4] 洪亮, 胡金碧, 鲁海菊, 等. 枇杷内生木霉 P3.9 菌株液体发酵条件优化筛选[J]. 湖北农业科学, 2017, 56(14): 2670-2674.

[5] 鲁海菊, 王波, 潘柳君, 等. 深绿木霉 P3.9 生防菌株固体发酵条件优化筛选[J]. 北方园艺, 2014(14): 119-123.

[6] 鲁海菊, 谢欣悦, 陶宏征, 等. 内生木霉 P3.9 菌株在枇杷根际土

- 壤中的定殖能力测定[J]. 江苏农业科学, 2020, 48(5): 263 – 267.
- [7] 鲁海菊, 沈云玫, 陶宏征, 等. 内生木霉 P3.9 菌株的多功能性及其枇杷根腐病的盆栽防效[J]. 西北农业学报, 2017, 26(11): 1681 – 1688.
- [8] 鲁海菊, 陈 丹, 谢欣悦, 等. 引入内生木霉菌株 P3.9 对枇杷根际土著真菌数量的影响[J]. 湖南农业科学, 2019(9): 6 – 8.
- [9] 鲁海菊, 李丽莎, 谢欣悦, 等. 木霉 P3.9 菌株对枇杷根际土著细菌数量的影响[J]. 江苏农业科学, 2020, 48(11): 89 – 92.
- [10] 鲁海菊, 张建春, 沈云玫, 等. 枇杷内生真菌对 P3.9 生防木霉菌株的抑菌作用[J]. 湖北农业科学, 2014, 53(11): 2547 – 2550.
- [11] Zhang H Y, Zhang H, Lin J X. Systemin - mediated long - distance systemic defense responses [J]. New Phytologist, 2020, 226(6): 1573 – 1582.
- [12] 陆 雯, 潘璐琪, 王雪艳. 水杨酸及茉莉酸介导植物抗病性的研究进展[J]. 贵州农业科学, 2013, 41(10): 40 – 43.
- [13] 郝群群. 大麦水杨酸合成途径及其应答赤霉菌侵染的机理研究[D]. 泰安: 山东农业大学, 2018.
- [14] 李云洲. 外源水杨酸诱导 RNAi 与 MAPK3 级联信号抗番茄黄化曲叶病毒研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2017.
- [15] 赵 珂, 郑 林, 杜美霞, 等. 柑橘 SAR 及其信号转导基因 *CsSABP2* 在黄龙病菌侵染中的响应特征[J]. 中国农业科学, 2021, 54(8): 1638 – 1652.
- [16] 陈 曦. 水杨酸(SA)诱导黄瓜抗白粉病作用机制初探[D]. 扬州: 扬州大学, 2018.
- [17] 侯 琨, 周增强, 王 丽, 等. 水杨酸诱导苹果抗轮纹病差异表达基因分析[J]. 植物保护, 2020, 46(1): 118 – 124, 133.
- [18] 侯盼盼, 陈安良, 费莉芬, 等. 水杨酸诱导紫楠对炭疽病的抗性[J]. 浙江农林大学学报, 2020, 37(3): 605 – 610.
- [19] 李 倩, 李映龙, 刘子雨, 等. 萌芽前枝蔓喷施 S - 诱抗素、水杨酸和茶乙酸对‘北红’葡萄抗晚霜性的影响[J]. 农业科学研究, 2019, 40(2): 29 – 32, 45.
- [20] 弓德强, 高兆银, 李 敏, 等. 采前水杨酸处理对芒果采后品质及抗病性的影响[J]. 山东农业科学, 2019, 51(8): 91 – 96.
- [21] 李 娜, 宋治华, 范雨欣, 等. 木豆 JAZ 基因家族鉴定及其响应致病真菌 *Ce1 - 1* 侵染的表达分析[J]. 农业生物技术学报, 2021, 29(8): 1495 – 1505.
- [22] Rodriguez H A, Hidalgo W F, Sanchez J D, et al. Differential regulation of jasmonic acid pathways in resistant (Calcutta 4) and susceptible (Williams) banana genotypes during the interaction with *Pseudocercospora fijiensis* [J]. Plant Pathology, 2020, 69(5): 872 – 882.
- [23] Li Y H, Qiu L N, Zhang Q, et al. Exogenous sodium diethyldithiocarbamate, a jasmonic acid biosynthesis inhibitor, induced resistance to powdery mildew in wheat [J]. Plant Direct, 2020, 4(4): e00212.
- [24] 王云锋, 李春琴, 韩光煜, 等. 茉莉酸不同方式处理水稻对稻瘟病的防控效果及对水稻防御体系的影响[J]. 南方农业学报, 2019, 50(3): 562 – 569.
- [25] 王晓静, 李成奇, 张金宝, 等. 黄萎病菌胁迫下棉花根系茉莉酸、水杨酸含量的动态变化[J]. 江苏农业科学, 2016, 44(2): 141 – 143.
- [26] 徐林波, 刘正坪, 王海霞, 等. 茉莉酸对苜蓿抗病性的诱导作用[J]. 中国草地学报, 2013, 35(5): 57 – 61.
- [27] 王 政, 姚银安. 茉莉酸和乙烯信号途径参与了油菜菌核病防卫反应[J]. 生物学杂志, 2013, 30(1): 1 – 4, 13.
- [28] 辛翠花, 郭江波. 接种晚疫病菌对马铃薯茉莉酸合成关键酶基因表达的影响[J]. 广东农业科学, 2012, 39(16): 152 – 153, 157.
- [29] 赵诗阳, 朱 颖, 刘金洋, 等. 茉莉酸介导丛枝菌根形成及其诱导抗病性研究进展[J]. 生物技术, 2015, 25(5): 505 – 510.
- [30] Nzojyibori J B, 徐 同, 宋凤鸣, 等. 哈茨木霉 NF9 菌株对水稻的诱导抗病性[J]. 中国生物防治, 2003, 19(3): 111 – 114.
- [31] 黄亚丽, 王淑霞, 杜晓哲, 等. 一株具有诱导抗性木霉菌株的筛选及其对黄瓜灰霉病诱导抗性的初步研究[J]. 植物保护, 2013, 39(1): 38 – 43.
- [32] 王淑霞, 张丽萍, 黄亚丽, 等. 哈茨木霉 Tr - 92 诱导黄瓜对灰霉病系统抗性的研究[J]. 中国生物防治学报, 2013, 29(2): 242 – 247.
- [33] 孙冬梅, 林志伟, 迟 丽, 等. 黄绿木霉菌及其混剂对大豆菌核病的诱导抗性初探[J]. 大豆科学, 2010, 29(1): 88 – 91.
- [34] 钟 宇. 青霉菌灭活菌丝体诱导植物抗病性的机理研究[D]. 昆明: 云南大学, 2017.
- [35] 李红杰. 外源喷施水杨酸对冬瓜枯萎病的防治效果及机制[J]. 江苏农业科学, 2018, 46(19): 95 – 99.
- [36] 丁 伟, 刘 颖. 植物医学的新概念: 免疫调控[J]. 植物医生, 2019, 32(5): 1 – 8.
- [37] 杨东雷. 人们对水杨酸受体的认知再次深入[J]. 植物生理学报, 2020, 56(11): 2329 – 2331.
- [38] 吕贝贝, 孙伟伟, 李 亮, 等. 植物核质转运与抗病防卫反应信号传导交叉调控[J]. 南京农业大学学报, 2011, 34(6): 129 – 137.
- [39] 毕蒙蒙, 刘 迪, 高 歌, 等. CmWRKY15 - 1 通过水杨酸信号通路调控菊花白色锈病抗性[J]. 中国农业科学, 2021, 54(3): 619 – 628.
- [40] 谷晓勇, 刘 扬, 刘利静, 等. 植物激素水杨酸生物合成和信号转导研究进展[J]. 遗传, 2020, 42(9): 858 – 869.
- [41] 包 颖, 李泽卿, 魏琳燕, 等. 月季盐胁迫响应转录因子基因 RcMYB102 的克隆及表达分析[J]. 江苏农业学报, 2020, 36(6): 1521 – 1528.
- [42] 黄建丽, 邓肃霜, 沈甲诚, 等. 大豆 JAZ 基因家族的鉴定及其对疫霉胁迫的响应[J]. 大豆科学, 2019, 38(6): 868 – 878.
- [43] 冯 军. 水杨酸介导的草莓抗白粉病的分子调控机制[D]. 北京: 北京林业大学, 2020.