

外源物质在植物抗逆中的应用研究进展

安晓霞, 曾粮斌, 薛召东, 余永廷, 杨瑞林* (中国农业科学院麻类研究所, 湖南长沙 410205)

摘要 从应用外源物质来提高植物抗逆性入手, 综述了国内外应用外源物质来提高植物抵抗非生物逆境、生物逆境的能力, 并总结分析了诱导抗性产生的生理生化机理。

关键词 外源物质; 抗逆; 生理生化机理; 诱导抗性

中图分类号 S432.2 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2014)19-06241-04

Research Advance of Application of Exogenous Substances in Plant Resistance

AN Xiao-xia, YANG Rui-lin et al (Institute of Bast Fiber Crops, Chinese Academy of Agricultural Science, Changsha, Hunan 410205)

Abstract In the standpoint of improving plants stress resistance by applying exogenous substances, applied exogenous substances to improve plant abilities to resist abiotic stress and biotic stress at home and abroad were reviewed, the physiological and biochemical mechanism for the induced resistance was analyzed.

Key words Exogenous substances; Stress resistance; Physiological and biochemical mechanism; Induced resistance

自然环境中生长的植物, 其生长过程中难免会遭受各种各样的逆境。逆境可使细胞膜系统破坏、细胞脱水、光合速率下降、呼吸速率发生变化, 是影响农林业产量的最直接、最重要的因素^[1]。人们一直在寻求增强植物抵抗逆境的简单、高效的方法, 外源物质符合这一要求。外源物质包括营养元素、渗透调节物质、植物生长调节剂、信号分子等, 具有抗逆性广、用量小、见效快、效益高等特点, 同时又能促进植物的生长发育, 是发展可持续农业的一项重要技术。笔者综述了外源物质在植物抵抗生物逆境和非生物逆境中的应用, 并以对生物逆境——病虫害的抗性为重点, 分析了抗性产生的生理生化机制, 旨在为利用外源物质改善逆境中植物的生长发育及其在生产中的应用提供参考。

1 植物抗逆性

植物在其生长发育过程中都承受着不良环境条件的影响, 这些不良环境条件统称为逆境。逆境包括生物逆境和非生物逆境, 前者有病害、虫害、杂草; 后者包括寒冷、高温、干旱、涝害、盐渍、矿质元素缺乏、离子(如重金属)毒害、杀虫剂、除草剂、有毒气体、辐射等。植物对这些不良环境的适应性和抵抗力称为植物的抗逆性^[1]。不论生物逆境还是非生物逆境都会阻碍植物的生长发育, 植物抗逆性的存在可减轻逆境带来的损害, 维持正常生长。

2 外源物质在抗非生物逆境中的应用

目前, 对于寒冷、高温、盐渍等非生物胁迫几乎没有有效的措施, 通过农艺栽培措施来改善植物生长环境、采用抗性育种手段来培育抗逆品种以及外源物质等措施来保护植物, 在一定程度上可改善逆境条件下植物的生长发育。但农艺栽培措施费时、费工且效果有限, 抗性育种周期长, 且植物遗传抗性很难和高产、优质等农艺性状有机结合。目前比较简单有效的抗逆栽培方式是施用外源物质来提高作物对逆境

的耐受力, 改善作物逆境条件下的生长发育状况。

外源物质在缓解旱涝、盐渍、寒冷、高温、重金属等非生物逆境对植物造成的毒害方面具有重要的应用价值。外源物质种类繁多, 涉及到的植物种类也纷繁复杂, 已有研究表明, 施用外源脱落酸(ABA)可显著提高银中杨、白榆苗木、白桦树、大叶楠及茶树对于干旱及冷害的抵抗力^[2]。外源物质除了应用于林木之外还在农作物上有广泛应用, “抗旱剂一号”-黄腐酸可显著提高小麦及玉米的抗旱性^[1]。水杨酸(SA)是一种在植物中广泛存在的重要的生长调节剂, 外源喷施水杨酸可显著提高多种农作物的抗逆性能, 例如可提高水稻幼苗的抗冷性, 提高抗氧化能力, 减缓低温下叶绿素含量的减少^[3]; 缓解涝害^[4]、盐渍^[5]及重金属 Hg^{2+} 、 Pb^{2+} ^[6]对玉米幼苗造成的损伤; 改善黄瓜在盐渍^[5]、高温^[7]条件下的生长状况; 增强干旱条件下高粱种子萌发率、萌发指数、幼苗干重等指标, 降低缺水对叶片细胞膜造成的损伤, 提高抗旱性能^[8]。另一种常用的外源物质硅酸钠在提高小麦在盐渍^[9]、水稻在高温^[10]及白菜在镉胁迫^[11]下的耐受力发挥重要作用。

3 外源物质在抗生物逆境中的应用

应用外源物质可有效降低非生物逆境对植物造成的各种损害。类似地, 应用外源物质处理植物可使其增强对生物逆境——病虫害侵袭的抵抗力。该种现象在病虫害防控上专称为“诱导抗性”。

3.1 诱导抗性的定义 植物的诱导抗性(IR)又称获得性免疫, 是指植物在一定的生物或非生物因子的刺激作用下, 通过信号传导激活植物的天然防御机制, 产生一种后天免疫功能, 使植物免受或减轻病虫害危害。诱导抗性现象有不同的描述方式: 系统获得抗性和诱导系统抗性。系统这个术语强调保护不局限于处理部位, 而是扩展到非处理部位, 甚至扩展到植物新生部位。诱导状态是持续的、广泛的, 是对多种类型病虫害的抗性, 但几乎不能阻止病虫害发生, 通常只可降低其危害严重程度^[12]。

3.2 诱抗剂 植物防御基因需要合适的刺激或信号来激活, 这种诱导植物产生抗性的外界因子称为激发子, 又称诱抗剂。诱导因子因来源不同可分为生物因子和非生物因子。

基金项目 国家麻类产业技术体系建设专项(GARS-19)。
作者简介 安晓霞(1986-), 女, 河北赞皇人, 在读硕士, 研究方向: 作物栽培。*通讯作者, 研究员, 硕士生导师, 从事麻类栽培研究。
收稿日期 2014-06-05

生物因子包括病原弱毒株、非寄主专一性病原和来源于病原、植物或其他生物的诱导因子(寡糖类、蛋白类、糖蛋白类);非生物因子包括物理因子(紫外线辐射、机械损伤等)和化学因子(水杨酸、茉莉酸、亚精胺等)。在一定浓度阈值之下,诱导抗性的强弱与诱导因子的浓度有关,并且在一定范围内诱导抗性的强度与诱导因子的浓度呈正相关,但到达一定浓度后,诱导抗性的强度趋于恒定^[13]。以下介绍目前广泛应用的水杨酸、苯并噻二唑(BTH)、茉莉酸甲酯(MeJA)及壳寡糖(COS)4种诱导因子在植物诱导抗性中的实际应用。

3.2.1 水杨酸。水杨酸是广泛存在于植物中的一种简单酚类物质,是植物源激素物质。研究表明,水杨酸是激活植物防御反应的自然信号物质,可通过韧皮部运输,从而诱导系统获得抗性的产生。外源应用水杨酸及其类似物可诱导病程相关蛋白基因表达,增强植物的抗性。

水杨酸诱导抗性的相关研究主要集中在抗病及抗病毒上,抗虫方面的研究鲜见报道。病害相关研究涉及多种植物-病害系统,寄主植物涉及粮食作物、蔬菜及多年生树木等。研究表明,水杨酸可诱导水稻对白叶枯病^[14]、四季豆对立枯病^[15]、番茄对根结线虫病^[16]、尾叶桉对青枯病^[17]、土豆对土豆Y病毒病^[18]、黄瓜对西花蓟马^[19]的抗性,然而所用的水杨酸浓度却各不相同,0.5 mmol/L水杨酸即可使尾叶桉产生对青枯病的抗性、黄瓜产生对西花蓟马的抗性,而使水稻产生对白叶枯病的抗性则需要2.0 mmol/L水杨酸,更高浓度的水杨酸(5.0 mmol/L)才可显著降低瓜哇根结线虫感染番茄后产生的根瘿直径及根瘿数。由此可见,不同的植物-病虫害系统诱导抗性所需要的水杨酸的浓度大小不同,这可能与植物本身所含水杨酸浓度有关,也可能与诱导时植物所处的生长发育时期及环境条件有关。此外,水杨酸对许多植物的最适宜浓度较低且范围窄,易形成药害,因此实际应用中应当针对特定的植物-病虫害系统选用合适的浓度。

3.2.2 茉莉酸甲酯。MeJA是一类广泛存在于植物体内的具有环烷酮结构的新型天然植物激素,无毒无害。MeJA在植物抗逆中起信号传递作用,不但可诱导植物对植食昆虫产生系统性抗性,而且可以挥发到空气中,通过气孔进入到相邻植物中,诱导相邻植物产生相应的抗性反应^[20]。外源应用MeJA能激发植物防卫基因的表达,产生防御相关酶和次生代谢产物,降低植物的适口性或对植食害虫生理活动产生不利影响^[21]。

目前应用外源MeJA诱导植物抗虫性的研究涉及到多种植物-虫害系统。寄主植物包括模式植物烟草、番茄、水稻等,还有各种树木。用外源MeJA预处理烟草植株,可诱导烟草对烟草天蛾幼虫的抗性,与对照相比处理组的幼虫生长发育缓慢,死亡率升高,且取食量显著降低^[22]。Thaler等^[23]用0.5、1.5 mmol/L 2个浓度的MeJA去处理番茄幼苗,发现5种害虫的存活率、蛹重均降低,而且倾向于取食未经诱导的番茄植株。MeJA在林木上的应用也很广泛,邢家华等^[24]用外源MeJA预处理青杨使诱导苗木上舞毒蛾的生存适合度降低。

3.2.3 苯基(1,2,3)噻二唑-7-硫代羧酸硫甲酯。BTH又名

ASM,目前已商品化,由先正达公司研发,诺华公司用美国商标Actigard或欧洲商标BION生产。BTH可参与防卫信号传导,通过激活防卫基因的表达,诱导抗性相关物质的合成来提高植物抗性。作为第1个商品化的化学诱抗剂,它的一个明显优势是对作物安全,在植物体内可以很快降解为无杀菌活性的苯并(1,2,3)噻二唑-7-甲酸,诱抗效果好,具有较好的发展前景^[24]。

BTH作为一个诱导抗性的激发子,它的有效性已在多种作物上的多种病原菌都有研究,而且已在很多作物生产上应用,并给农民带来很好的收益。

许多研究表明,BTH对斑点病、白粉病、灰霉病、菌核病等均有很好的防治效果。Buonauro等^[25]用BTH处理辣椒,发现BTH诱导处理可有效诱导辣椒产生对斑点病的系统获得性抗性,使病斑数及病斑直径降低,显示出很好的防治效果。Azami-Sardooei等^[26]研究表明1~50 mg/L BTH可显著诱导番茄对灰霉病的抗性。BTH诱导抗虫的研究并不多见,Hammerschmidt等^[12]研究表明BTH可诱导番茄产生对烟粉虱的抗性,降低病情指数,同时获得更好的产量。BTH也可诱导辣椒对辣椒金色花叶病(Pep GMV)的抗性^[27]。

3.2.4 壳寡糖。壳寡糖也称几丁寡糖、甲壳低聚糖,学名为 β -1,4-寡聚-葡萄糖胺。普通壳寡糖的分子量是5 000以下,是天然聚合物,由2~15个氨基葡萄糖通过 β -1,4-糖苷键连接而成的低聚糖。壳寡糖是最初从节肢动物外壳提取的、在海洋生物界广泛存在的动物源激素物质。中国科学院大连化学物理研究所通过酶解法降解而制备的壳寡糖制剂中科6号(好普)已获准登记上市,主要用于防治真菌和细菌病害。壳寡糖具有良好的抗病虫害功能,且具安全、微量、高效、成本低等优势。在土壤中经微生物分解后的最终产物又可被植物吸收利用,属于真正意义上的环保型生物源化学诱抗物质。与壳聚糖相比,壳寡糖不仅有很好的水溶性,而且能更有效地激发复杂的抗性反应。

壳寡糖可使水果、蔬菜、粮食增产10%~30%。壳寡糖用于诱导抗性方面的研究主要集中在抗病方面,抗病毒方面也有一些报道,但是抗虫方面的研究却未见报道。

盆栽试验表明壳寡糖可诱导黄瓜对黑星病的抗性^[28]。也有壳寡糖在田间应用的相关研究,赵小明等^[29]在田间和室内用50~100 mg/L壳寡糖处理棉花幼苗,均可显著诱导其对黄萎病的抗性,其中100 mg/L壳寡糖处理的效果最显著,防效达63.00%。在木本植物山茶上应用50 mg/L壳寡糖喷施叶面可有效诱导其对炭疽病的抗性,诱导效果达25.40%,而且经抑菌试验发现该浓度对炭疽菌生长无抑制作用,只有当壳寡糖浓度达到100~400 mg/L时才会抑制菌丝生长^[30]。壳寡糖对病毒的诱导抗性研究多见于烟草上,用50 mg/L壳寡糖处理烟草可诱导其对烟草花叶病毒(TMV)的抗性,使病斑数减少,对枯斑的扩展也有很好的抑制作用,防效可达85.45%^[31]。

4 抗性产生的生理生化机理

植物诱导抗性的机理是复杂的、多层次的,涉及到组

织、细胞、分子结构与功能的一系列变化。当植物受到外界(激发子)诱导时首先会快速积累活性氧,引发局部的过敏性坏死反应。同时胼胝质及植保素在受感染部位积累来增强细胞壁强度、抵御病虫害侵袭。另外,局部感染后产生防御反应信号,传导到未受感染部位,紧接着防御基因表达,继而产生防御相关酶、次生代谢产物及病程相关蛋白等抗性相关物质,上述因素综合作用来减轻病虫害对植物造成的损害。

4.1 防御相关酶在植物抗性中的作用 植物抗性是基于一系列生理生化代谢的,而这些生理生化代谢首先是以防御相关酶的催化活动来实现的。寄主植物防御酶可催化一些诱导型抗病物质的合成,从而使寄主完成防卫反应,因此对防御相关酶的研究显得尤为重要。在生物和非生物胁迫下细胞会产生高浓度的活性氧,可造成细胞水平的氧伤害。抗氧化酶通过分解活性氧而对植物的器官起到保护作用,维持逆境下活性氧代谢的平衡,防止活性氧伤害,保证生命活动的顺利进行。

4.1.1 多酚氧化酶(PPO)。PPO 是植物体内广泛存在的一种抗营养酶类,也是反映植物抗性的重要生化指标之一^[32]。其主要是将昆虫食物中的酚类物质氧化为影响昆虫生长发育的高毒性醌,经酚类氧化而成的醌类物质和氨基酸亲核侧链相互作用,导致蛋白质交联,降低昆虫中肠蛋白酶的水解能力,减慢昆虫的生长发育或致死;氧化成的醌也可将食物中的氨基酸烷基化,使昆虫不能加以利用,从而降低植物组织的营养价值。PPO 也可催化形成预苯酸(木质素合成的前体),使木质素大量生成并沉积在细胞周围,以抵抗病原菌的侵入和扩展^[33]。

4.1.2 超氧化物歧化酶(SOD)。SOD 是活性氧清除反应过程中第 1 个发挥作用的抗氧化酶,能将具有高毒性、不稳定的自由基转化为毒性较低、相对稳定的 H_2O_2 。它催化的反应为: $O_2^{\cdot-} + 2H^+ \rightarrow H_2O_2 + O_2$ 。SOD 对于清除活性氧自由基,防止氧自由基破坏细胞的组成、结构和功能,保护细胞免受氧化损伤具有十分重要的作用。植物受到病虫害侵袭时会产生大量活性氧,通过提高 SOD 活性来及时清除植物组织中的活性氧,使植物保持正常代谢,提高防御能力。

4.1.3 过氧化物酶(POD)。POD 是普遍存在于植物体内的一种复杂的防御相关酶,属于病程相关蛋白 PR-9 家族,可以由很多生物及非生物的激发子诱导产生,并且该酶活性升高是一个与系统获得抗性表达有关的生物化学标志^[34]。POD 作为重要的活性氧清除剂可以将 SOD 产生的 H_2O_2 分解为无毒性的 H_2O 和 O_2 ,该反应在细胞壁物质的交联、木质素的合成与沉积中起重要作用^[14]。细胞壁蛋白与多糖分子之间的交联以及木质素的合成会降低植物的营养价值,阻止昆虫的取食和生长发育。在脱氢酶的参与下,POD 可催化许多化合物如脂肪酸、芳香胺和酚类物质等的氧化,可产生半醌自由基,进而生成对昆虫具有高毒性的醌类化合物。

4.1.4 过氧化氢酶(CAT)。CAT 又称触酶,是一类广泛存在于动植物和微生物体内抗氧化酶,CAT 与 SOD、POD 等保

护酶系在植物体内协同作用消除积累的活性氧类(ROS)。与 POD 类似,CAT 也可将 SOD 产生的 H_2O_2 分解为无毒性的 H_2O 和 O_2 。它受到抑制后会使其底物 H_2O_2 含量升高,而 H_2O_2 是植物防御昆虫侵袭的一个稳定的活性氧类,可作为局部信号诱导防御基因的表达。目前 CAT 与植物抗性关系尚未取得一致性结论。

4.1.5 苯丙氨酸解氨酶(PAL)。PAL 是一类可把苯丙氨酸用于酚类化合物合成的酶。当病菌入侵时,细胞受到刺激后启动 PAL 系统产生木质素并沉积在细胞壁周围,将病原物限制在一定的细胞范围之内阻止其进一步扩散为害。大多数研究表明 PAL 活性与品种抗病性呈较高的正相关性,并将 PAL 活性作为植物抗病的一个生理指标^[35]。另外,PAL 还介导植保素的合成。

4.2 病程相关蛋白(PRs)在抗性中的作用 病程相关蛋白最早在 1970 年从烟草中发现,是植物被病原菌感染或一些特定化合物处理后新产生(或累积)的 1 种或多种蛋白。PR 蛋白在健康植物中不存在或表现微弱,而当植物被病原菌感染或诱导后,则迅速产生并累积^[36]。已将不同植物来源 PRs 按氨基酸序列、血清关系和酶学或生物学活性归为 17 个家族^[37],其中 PR-2 是内源 β -1,3-葡聚糖酶,PR-3,4,8,11 均为内源几丁质酶,该 2 类酶不仅可降解真菌细胞壁的主要成分 β -1,3-葡聚糖及几丁质,而且其作用的产物(低聚糖)可作为诱导物诱导与抗病反应有关的酶类如 PAL 活性的升高。PR-12 防御素及 PR-13 硫素均有抗细菌及真菌活性;PR-6 为蛋白酶抑制剂,暗示能防御昆虫和其他食草类、微生物类和线虫。胰凝乳蛋白酶抑制剂就属于一种蛋白酶抑制剂^[35]。

4.3 次生代谢产物在防御中的作用 次生代谢产物是代谢的终产物,是植物抗病虫的主要生化基础。次生代谢产物一般不作为昆虫的营养成分,但却影响昆虫对食物的选择、摄食和利用,从而影响昆虫的生长发育。次生代谢产物种类很多,依据合成途径的不同,植物体内被诱导产生的次生化合物可分为酚类、生物碱和萜类。酚类化合物包括单宁、酚酸、异类黄酮等。

酚类次生物质可加强植物细胞壁强度,抵抗病原物的侵入,也可作为病虫害等逆境信号防御系统启动,有些用于合成植保素、有毒物质或本身即具有一定的毒性,可对害虫机体造成一定的损伤。单宁可沉淀食物中蛋白质或与消化酶结合成复合体干扰肠道对蛋白质的消化,降低对食物中蛋白质等营养物质的利用进而阻碍它们的生长发育,降低它们的繁殖率^[38]。木质素含量的增加为阻止病原对寄主的进一步感染提供了有效的保护屏障,增强了细胞壁抗酶溶的作用,因为病原菌不能分泌分解木质素的酶类,同时韧性提高使植食者不宜取食;植保素是植物受感染而局部产生的一种低分子量的脂溶性化合物,具有抗菌性,多数为异黄酮和类萜化合物,可大大提高天敌对害虫寄主的搜寻行为和搜寻效率;植物凝集素在植物未受诱导时以存储蛋白形式存在,一旦受到诱导凝集素便从受侵袭的细胞中释放至捕食者的消化道,通过糖结合活性引发毒性效应来完成其外源性功能,

而且对病原真菌具有抑制作用^[39]。

5 讨论

综上所述,已有的研究表明运用生理生化相关知识,通过施用外源物质来提高植株的抗逆性是有效可行的,脱落酸、水杨酸、硅酸钠等外源物质在保护水稻、小麦、玉米、高粱等粮食作物以及黄瓜、白菜等蔬菜作物免受或减轻非生物逆境(旱涝、盐渍、寒冷、高温、重金属)等危害发挥重要作用;水杨酸、苯并噁二唑可诱导粮食作物及蔬菜作物对各种病虫害的抗性。茉莉酸甲酯主要诱导粮食作物及蔬菜作物对害虫的抗性,壳寡糖则主要侧重于诱导对病害的抗性。

在揭示其机制等方面均取得了一定进展,诱导抗性的产生首先是信号的传导,然后是防御基因的表达,进而产生了一系列防御相关酶、次生代谢产物及病程相关蛋白,其中SOD主要负责细胞解毒,清除植物体内过剩的活性氧,POD也介导活性氧的清除,另外和PPO、PAL一起参与木质素、醌类、酚类物质的合成,从而使病原菌扩展受到抑制,影响昆虫取食,降低昆虫生存适合度。作为水杨酸信号途径的受体蛋白,CAT活性受到抑制,从而积累较多H₂O₂,而H₂O₂作为第二信使可将防御信号传递到未受诱导的部位,从而产生系统防御反应,在非水杨酸信号途径的诱导抗性中,CAT可能扮演不同的角色,其活性有可能升高,用于清除过多的活性氧H₂O₂。在上述保护酶的作用下,植物细胞膜脂完整性受到较好保护,因此膜脂过氧化产物MDA含量显著降低。诱导抗性机制是复杂的,病虫害的抗性往往是这些复杂机制的综合。

然而目前开展的研究还存在不足,如对不同农作物外源物质的最佳施用时期、施用浓度等不明确,且大部分抗逆性试验都是在室内盆栽的情况下完成的,大田试验应用结果还有待深入研究。另外,抗性的生理生化机制相关研究也未取得一致结论,应进一步对其研究的环境条件进行控制,以免诱抗剂以外的其他因素对试验造成干扰,而且应结合分子机制及细胞水平的相关研究来综合剖析抗性产生的机制,为更好地服务于生产实践奠定良好的基础。外源物质作为一种成本较低的缓解逆境胁迫的方式,有利于新型生物农药的开发,在提高植物抗逆性中具有广阔的应用前景。

参考文献

- [1] 潘瑞炽. 植物生理学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2008: 284.
- [2] 师晨娟, 刘勇, 荆涛. 植物激素抗逆性研究进展[J]. 世界林业研究, 2007, 19(5): 21-26.
- [3] POURAMIR-DASHTMIAN F, KHAJEH-HOSSEINI M, ESFAHANI M. Improving chilling tolerance of rice seedling by seed priming with salicylic acid[J]. Archives of Agronomy and Soil Science, 2014(Inpress).
- [4] SARUHAN N, SAGLAM A, KADIOGLU A. Salicylic acid pretreatment induces drought tolerance and delays leaf rolling by inducing antioxidant systems in maize genotypes[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2012, 34(1): 97-106.
- [5] 余小平, 张健. 水杨酸对盐胁迫下黄瓜幼苗生长抑制的缓解效应[J]. 西北植物学报, 2002, 22(2): 401-405.
- [6] SONG W Y, PENG S P, SHAO C Y, et al. Ethylene glycol tetra-acetic acid and Salicylic acid improve anti-oxidative ability of maize seedling leaves under heavy-metal and polyethylene glycol 6000-simulated drought stress[J]. Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology, 2014(Inpress).
- [7] 孙艳, 王鹏. 水杨酸对黄瓜幼苗抗高温胁迫能力的影响[J]. 西北植物

- 学报, 2004, 23(11): 2011-2013.
- [8] SHEYKHBAGLOU R, RAHIMZADEH S, ANSARI O, et al. The effect of Salicylic acid and gibberellin on seed reserve utilization, germination and enzymic activity of sorghum (*Sorghum bicolor* L.) seeds under drought stress[J]. Journal of Stress Physiology & Biochemistry, 2014, 10(1): 5-13.
- [9] SAQIB M, ZÖRB C, SCHUBERT S. Silicon-mediated improvement in the salt resistance of wheat (*Triticum aestivum*) results from increased sodium exclusion and resistance to oxidative stress[J]. Functional Plant Biology, 2008, 35(7): 633-639.
- [10] 吴晨阳, 姚仪敏, 邵平, 等. 外源硅减轻高温引起的杂交水稻结实降低[J]. 中国水稻科学, 2014, 28(1): 71-77.
- [11] 陈翠芳, 钟继洪, 李淑仪. 施硅对白菜地上部吸收重金属镉的抑制效应[J]. 中国农学通报, 2007, 23(1): 144-147.
- [12] HAMMERSCHMIDT R, MÉTRAUX J P, VAN LOON L C. Inducing resistance: a summary of papers presented at the First International Symposium on Induced Resistance to Plant Diseases, Corfu, May 2000[J]. European Journal of Plant Pathology, 2001, 107(1): 1-6.
- [13] 王万能, 全学军, 肖崇刚. 植物诱导抗性的机理和应用研究进展[J]. 湖北农业科学, 2010(1): 204-206.
- [14] 王海华, 曹赐生, 康健, 等. 水杨酸诱导的水稻对白叶枯病的系统抗性在未处理叶酶活性的变化[J]. 中国水稻科学, 2002, 16(3): 252-256.
- [15] AYOUBI N, SOLEIMANI M J. Possible effects of pathogen inoculation and Salicylic acid pre-treatment on the biochemical changes and proline accumulation in green bean[J]. Archives of Phytopathology and Plant Protection, 2014 (ahead-of-print): 1-11.
- [16] MOSTAFANEZHAD H, SAHEBANI N, NOURINEJHAD ZARGHANI S. Control of root-knot nematode (*Meloidogyne javanica*) with combination of *Arthrobotrys oligospora* and Salicylic acid and study of some plant defense responses[J]. Biocontrol Science and Technology, 2014, 24(2): 203-215.
- [17] 向妙莲, 冉隆贤, 周斌. 水杨酸处理对桉树抗青枯病诱导作用研究[J]. 江西农业大学学报, 2007, 28(6): 868-871.
- [18] BAEBLER Š, WITEK K, PETEK M, et al. Salicylic acid is an indispensable component of the Ny-1 resistance-gene-mediated response against *Potato virus Y* infection in potato[J]. Journal of Experimental Botany, 2014, 65(4): 1095-1099.
- [19] 杨帆. 水杨酸、茉莉酸甲酯诱导黄瓜对西花蓟马(缨翅目: 蓟马科)的抗性[D]. 武汉: 华中农业大学, 2009.
- [20] 朱宏涛, 李江, 李元, 等. 激素类农药茉莉酸及其甲酯的植物生物活性及其在农业生产中的应用[J]. 农药, 2013, 52(8): 552-557.
- [21] 桂连友, 刘树生, 陈宗懋. 外源茉莉酸和茉莉酸甲酯诱导植物抗虫作用及其机理[J]. 昆虫学报, 2004, 47(4): 507-514.
- [22] VAN DAM N M, HADWICH K, BALDWIN I T. Induced responses in *Nicotiana attenuata* affect behavior and growth of the specialist herbivore *Manduca sexta*[J]. Oecologia, 2000, 122(3): 371-379.
- [23] THALER J S, STOUT M J, KARBAN R, et al. Jasmonate-mediated induced plant resistance affects a community of herbivores[J]. Ecological Entomology, 2001, 26(3): 312-324.
- [24] 邢家华, 陈定花, 朱卫刚. 植物化学诱抗剂[J]. 浙江化工, 2002, 33(3): 51-52.
- [25] BUONAURO R, SCARPONI L, FERRARA M, et al. Induction of systemic acquired resistance in pepper plants by acibenzolar-S-methyl against bacterial spot disease[J]. European Journal of Plant Pathology, 2002, 108(1): 41-49.
- [26] AZAMI-SARDOOEI Z, SEIFI H S, DE VLEESCHAUWER D, et al. Benzothiadiazole (BTH)-induced resistance against *Botrytis cinerea* is inversely correlated with vegetative and generative growth in bean and cucumber, but not in tomato[J]. Australasian Plant Pathology, 2013, 42(4): 485-490.
- [27] TREJO-SAAVEDRA D L, GARCÍA-NERIA M A, RIVERA-BUSTAMANTE R F. Benzothiadiazole (BTH) induces resistance to *Pepper golden mosaic virus* (PepGMV) in pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. Biol Res, 2013, 46: 333-340.
- [28] 解婷婷, 吕淑霞, 马楠, 等. 壳寡糖诱导黄瓜抗黄瓜黑星病的初步研究[J]. 天然产物研究与开发, 2011, 23(3): 508-511.
- [29] 赵小明, 杜登光, 白雪芳, 等. 中科3号防治棉花黄萎病田间药效试验[J]. 中国棉花, 2001, 28(12): 26-27.

果穗腐烂面积占总面积 $\leq 50\%$;3级,50% < 果穗腐烂面积占总面积 $\leq 75\%$;4级,75% < 果穗腐烂面积占总面积 $\leq 100\%$;5级,果穗全腐烂。

1.3 数据处理 根据调查结果,计算病穗率和病情指数。调查数据用 DPS 系统进行处理,用邓肯氏新复极差法进行差异显著性分析。

病穗率(%) = 发病穗数/调查总穗数 $\times 100$

病情指数 = 受害级别 \times 该级病穗数 / (总穗数 \times 最高受害级别) $\times 100$

防治效果(%) = (对照病情指数 - 处理病情指数) / 对照病情指数 $\times 100$

2 结果与分析

2.1 白粉病防治效果 由表 1 可知,不喷施任何药剂区白粉病大面积发生,发病率达到 98.00%,病情指数为 46.50。在白粉病发生后,喷施药剂进行防治,12.5% 氰菌唑可湿性粉剂 1 500 倍液对葡萄白粉病的防效较差,仅为 45.05%,而 20% 三唑酮乳油 2 000 倍液的防效相对较好,达到 60.34%。

表 1 药剂对葡萄白粉病的防治效果

| 处理 | 发病率 % | 病情指数 | 防效 % |
|-------------------------|----------|-------|---------|
| 12.5% 氰菌唑可湿性粉剂 1 500 倍液 | 46.67 | 25.55 | 45.05 |
| 20% 三唑酮乳油 2 000 倍液 | 32.67 | 18.44 | 60.34 |
| CK | 98.00 | 46.50 | - |

表 2 药剂对葡萄酸腐病的防治效果

| 处理 | 发病率 % | 病情指数 | 防效 % |
|------------|----------|-------|---------|
| 必备 + 吡虫啉 | 1.99 | 2.44 | 94.31 |
| 必备 + 除虫菊 | 4.00 | 7.78 | 81.86 |
| 必备 + 苦参碱 | 6.45 | 13.34 | 68.90 |
| 寡雄腐霉 + 吡虫啉 | 6.22 | 13.97 | 67.43 |
| 寡雄腐霉 + 除虫菊 | 8.89 | 20.01 | 53.35 |
| 寡雄腐霉 + 苦参碱 | 11.11 | 26.44 | 38.35 |
| CK | 14.67 | 42.89 | - |

2.2 酸腐病防治效果 由表 2 可知,发病率和病情指数最

低的是喷施 80% 必备混配 10% 吡虫啉处理,发病率只有 1.99%,病情指数是 2.44。各混配药剂对无核白酸腐病的防效从高到低依次为必备 + 吡虫啉、必备 + 除虫菊、必备 + 苦参碱、寡雄腐霉 + 吡虫啉、寡雄腐霉 + 除虫菊、寡雄腐霉 + 苦参碱,其防效分别为 94.31%、81.86%、68.90%、67.43%、53.35% 和 38.35%。

3 结论与讨论

通过白粉病防治试验可知,在白粉病发生期进行药剂防治只能达到一定的效果,12.5% 氰菌唑可湿性粉剂 1 500 倍液的防效不到 50%,虽然 20% 三唑酮乳油 2 000 倍液的防效稍高,达到 60.34%,但其会在果粒表面留有药斑,影响果实外观。因此,防治葡萄白粉病应结合“预防为主、综合防治”方针,在发病前杀死病原菌,降低白粉病发生率。

由于葡萄酸腐病是细菌、果蝇双重危害,所以在防治上要病虫兼治。选择有效的杀菌剂和杀虫剂是防治酸腐病的关键,从试验结果可知,80% 必备 800 倍液与 10% 吡虫啉 2 000 倍液混配(1:1, V/V)可有效杀死细菌和果蝇,起到高效防治效果。另外,在葡萄成熟季节,雨水多,以及果农一味追求高产,使得果穗过紧,也会加重酸腐病的发生程度。因此,在防治上除了使用药剂外,还需采取及时疏穗、避雨等栽培措施。

参考文献

- [1] KARBALAEI KHIAMI, HAJI SHIKHLINSKI, BABAEI, et al. Study on the biology and epidemiology of *uncinula necator*—the causal agent of grape powdery mildew disease[J]. Journal of Environmental Science and Engineering, 2012, 1(4): 574–579.
- [2] RUMBOLZ J, GUBLER W D. Susceptibility of grapevine buds to infection by powdery mildew *Erysiphe necator*[J]. Plant Pathology, 2005, 4(5): 535–548.
- [3] 刘会宁, 朱建强. 葡萄白粉病与霜霉病抗性机理分析与探讨[J]. 东北农业大学学报, 2001, 3(3): 303–309.
- [4] 刘会宁, 郑琦. 葡萄对白粉病的抗性[J]. 果树学报, 2002, 19(6): 430–432.
- [5] 曹若斌. 果树病理学[M]. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 1994.
- [6] 王忠跃, 刘崇怀, 潘兴. 葡萄酸腐病及其防治[J]. 果农之友, 2004(3): 32–33.
- [7] 宋来庆, 赵玲玲, 赵华渊. 葡萄酸腐病发病原因及防治对策分析[J]. 烟台果树, 2008, 103(3): 38–39.
- [8] spones in *Arabidopsis thaliana*? A manipulative approach[J]. Oecologia, 2002, 131(4): 514–520.
- [9] 范志金, 刘秀峰, 刘凤丽, 等. 植物抗病激活剂诱导植物抗病性的研究进展[J]. 植物保护学报, 2005, 32(1): 87–92.
- [10] 杜良成, 王钧. 病原相关蛋白及其在植物抗病中的作用[J]. 植物生理学通讯, 1990, 4(1): 6.
- [11] VAN LOON L C, REP M, PIETERSE C M J. Significance of inducible defense-related proteins in infected plants[J]. Annu Rev Phytopathol, 2006, 44: 135–162.
- [12] 尹皎, 陈巨莲, 曹雅忠, 等. 外源化合物诱导后小麦对麦长管蚜和粘虫的抗性研究[J]. 昆虫学报, 2005, 48(5): 718–724.
- [13] 林丽, 张春宇, 李楠, 等. 植物抗病诱导剂的研究进展[J]. 安徽农业科学, 2006, 34(22): 5912–5914.

(上接第 6244 页)

- [30] LI S, ZHU T. Biochemical response and induced resistance against anthracnose (*Colletotrichum camelliae*) of camellia (*Camellia pitardii*) by chitosan oligosaccharide application[J]. Forest Pathology, 2013, 43(1): 67–76.
- [31] ZHAO X, SHE X, DU Y, et al. Induction of antiviral resistance and stimulatory effect by oligochitosan in tobacco[J]. Pesticide Biochemistry and Physiology, 2007, 87(1): 78–84.
- [32] CONSTABEL C P, RYAN C A. A survey of wound-and methyl jasmonate-induced leaf polyphenol oxidase in crop plants[J]. Phytochemistry, 1998, 47(4): 507–511.
- [33] 王曼玲, 胡中立, 周明全, 等. 植物多酚氧化酶的研究进展[J]. 植物学通报, 2005, 22(2): 215–222.
- [34] CIPOLLINI D F. Does competition magnify the fitness costs of induced re-