

植物激活剂苯丙噻重氮 (ASM) 的作用和机理研究进展

冯皓, 单体江, 王军* (华南农业大学林学院, 广东 广州 510642)

摘要: 苯丙噻重氮 (ASM) 对病原物没有直接的杀菌作用, 但能够诱导植物产生免疫活性, 起到抗病、防病的作用。对 ASM 的功能、作用范围、施用方法以及诱导抗病的机理等进行了概括总结, 分析了目前 ASM 在实际应用中应注意的主要问题, 并探讨了其进一步应用发展的前景。

关键词: 植物激活剂; 苯丙噻重氮; 诱导抗性机制

中图分类号: S482.99 **文献标识码:** A **文章编号:** 1008-1631 (2014) 06-0052-05

Research Progresses on the Functions and Mechanisms of Plant Activator Acibenzolar-S-methyl

FENG Hao, SHAN Ti-jiang, WANG Jun*

(College of Forestry, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

Abstract: Acibenzolar-S-methyl (ASM) has no direct toxic activity against plant pathogens, but it can induce immune activity in vivo and play important roles in disease resistance and disease prevention. The function, scope, application method and mechanism of induced resistance, etc. of ASM are summarized in this paper. The practical application problems of ASM are analyzed, and its further development prospect is discussed.

Key words: Plant activator; Acibenzolar-S-methyl; Mechanism of induced resistance

病原物 (细菌、真菌、线虫、病毒等) 局部侵染可引起植物对后续侵染产生系统、广谱的抗性, 但是由于生物诱导子受环境因素影响较大, 使得植物自身产生的系统获得抗性 (SAR) 在表达时间和表达程度上均无法人为控制, 而化学物质诱发植物产生的这种抗性却可以人为利用^[1-4], 这类化学物质称为植物激活剂^[4]。植物激活剂是指能够诱导植物产生系统获得抗性并使自身免受外来生物侵染的物质, 其具有以下 5 个特点: (1) 本身没有显著的抑菌或杀菌作用, 但能诱发植物产生 SAR 抵御外来生物的侵袭; (2) 与传统的杀菌剂作用机制完全不同; (3) 与生物诱导获得的抗菌谱一致; (4) 诱导产生的生理生化过程与植物自身产生的生理生化过程相同; (5) 植物防御机制产生效果与药剂施用之间存在时间滞后现象^[5-7]。

苯丙噻重氮 (Acibenzolar-S-methyl, ASM), 化

学名称为 S-甲基苯并 [1, 2, 3] 噻二唑-7-硫代羧酸酯, 是通过特殊的筛选程序发现的一种可以激活植物防御反应的化学物质^[8], 其性质稳定, 对烟草、甜瓜、番茄、小麦和黄瓜等作物的病害均有较好的诱导抗病效果。ASM 完全符合植物激活剂的特性和标准, 是植物抗病激活剂的典型代表之一^[9]。作者对 ASM 的功能、诱导抗病机理等进行了概述, 对目前 ASM 在实际应用中应注意的问题进行了分析, 并对其发展前景进行了探讨。

1 ASM 的功能

ASM, 商业名称为 BION, 属于苯丙噻二唑 (BTH) 类植物激活剂, 其没有直接的抑菌活性, 但是可以诱导植物病程相关蛋白的表达。其最初的销售是在欧洲用来控制小麦白粉病和大麦白粉病, 用 ASM 对小麦生长的 2 个关键节点进行叶片喷雾, 在整个生长季都能有效防止小麦白粉病的发生^[10]。Cole 等^[11]用 ASM (有效成分用量 0.05 ~ 0.10 g/m²) 对烟草叶片进行喷雾, 喷施 7 d 后发现叶片上完全没有病斑出现; 用 ASM (有效成分用量 25.0 g/hm² 和 37.5 g/hm²) 间隔 10 d 对烟草叶片进行喷雾, 能够有效减少青霉菌病斑的数量并且抑制孢子的萌发。Mondal 等^[12]在种植前 3 ~ 5 h 用 25 ~ 50 μg/mL 的 ASM 对棉花种子进行浸种, 能够有效抑制棉花主根

收稿日期: 2014-02-21

基金项目: “十二五”农村领域国家科技计划课题 (2012BAD19B0802); 广东省林业科技创新专项 (2010KJCX015-01)

作者简介: 冯皓 (1990-), 男, 甘肃天水人, 硕士研究生在读, 研究方向为林木病理学。E-mail: erjian1128@163.com。

通讯作者: 王军 (1962-), 男, 四川都江堰人, 教授, 博士, 主要从事森林病理学研究。E-mail: wangjun@scau.edu.cn。

黑腐病的发生。此外, Huang 等^[13]利用 ASM 和铜制剂进行了番茄细菌性斑枯病诱导抗性试验, 结果表明, 用浓度 129 $\mu\text{mol/L}$ 的 ASM 间隔 14 d 进行喷雾处理可以较铜制剂更有效地防治番茄细菌性斑枯病; 与空白对照相比, 防效达到了 50.8%。还有许多研究表明, ASM 诱导的系统获得抗性能够防治番木瓜疫

霉病^[14]、花椰菜幼苗霜霉病^[15]、黄瓜白粉病^[16]、番茄斑萎病毒病^[17]和苹果树火疫病^[18]等, 对多种植物具有保护作用。可以看出, ASM 作为一种诱导激活剂, 其作用范围非常广泛, 可以防治由真菌、细菌、病毒和线虫等引起的多种农作物病害(表1)。

表1 ASM 诱导一些重要作物抵御不同病原物侵害的活性
Table 1 ASM activity in important crop plants against various classes of pathogens

作物	细菌	病毒	真菌	线虫	昆虫	作物	细菌	病毒	真菌	线虫	昆虫	作物	细菌	病毒	真菌	线虫	昆虫
谷类植物	-	-	+	-	-	番茄	+	+	+	-	+	葡萄	-	-	+	+	-
水稻	+	-	+	-	-	蔬菜	+	+	+	-	+	香蕉	-	-	+	+	-
马铃薯	+	+	-	-	+	芒果	+	-	+	-	-	核果	+	-	-	-	-
烟草	+	+	+	-	-	柑橘	+	+	+	-	-	梨果	+	-	+	-	-

* “+”代表对病原物的有效性^[19]。

ASM 是一种良好的植物激活剂, 能够激活植物对一系列病原物的抗性, 但是, 必须在适当浓度和一定频率下使用才会对植物病害起到抑制作用, 过量使用反而有害。如 ASM 施用量 $> 100 \mu\text{g/mL}$ 时, 会对樱草科的植物产生毒害作用^[18]。ASM 对不同植物的病害抗性效果不同, 在某些植物中能够表现出高抗效果, 但在某些植物中则表现抗性水平很低甚至没有抗性。

田间试验表明, ASM 对大麦黄矮病和拟南芥上的大豆疫霉菌不会表现出任何诱导抗性^[20]。Oostendorp 等^[19]发现, ASM 在单子叶植物上的诱导抗性要比在双子叶上持续的时间更长。

2 ASM 的施用方法

应用 ASM 诱导植物产生抗病性的方法有 2 种。

2.1 喷雾法

主要适用于为害植物叶片和茎秆的病原物。该方法具有目标性强、穿透性强、覆盖性好等优点, 但是会受到雨水、风力等环境因素的影响。

2.2 浸泡法

即将植物的种子或根部浸泡在一定浓度的 ASM 溶液中一段时间^[21]。该方法主要适用于为害植物种子或根部的病原物, 其诱导效果与 ASM 浓度、浸泡温度和浸泡时间关系密切。

3 ASM 诱导抗病的机理

3.1 ASM 诱导植物组织结构的改变

ASM 能够诱导植物发生细胞壁木质化、木栓化和钙离子沉积等多种防卫反应。细胞壁木质化是寄主受到病原菌侵染时抵抗侵染的一种反应特性。木质素的积累可以构成致密、不可穿透的屏障, 使细胞壁加

固, 抵御病原物的侵入, 从而保护寄主细胞免受侵害^[22-25]。

此外, ASM 还能够诱导木栓质在细胞壁微原纤维间积累。木栓化组织的细胞壁和细胞间隙充满木栓质, 构成了抵抗病原物侵入的物理和化学屏障^[26]。

3.2 ASM 诱导植物生理生化的改变

3.2.1 诱导植物保卫素的产生和积累 ASM 能够诱导植物迅速合成多种酚类化合物。而酚类物质是合成植保素和木质素的前体, 本身及其氧化产物(醌)均对病原物有很强的毒性, 不仅可以钝化病原菌的蛋白质和酶的生化活性, 使感染组织发黑, 形成病斑, 还可以作为病原物的拮抗剂来抑制孢子萌发和菌丝生长^[27]。

此外, ASM 还能够诱导参与植物防御机制的一些次生代谢产物的产生, 如白藜芦醇和花色苷的积累^[28]。

3.2.2 诱导活性氧的产生和积累 活性氧(reactive oxygen species, ROS)的大量产生是植物与病原物相互作用过程中的早期反应之一^[29], ROS 既可直接杀死病原物, 又可作为细胞信号传导和调控的重要因子, 调控生物体的生长发育, 从而通过促进植物细胞细胞壁的强化来提高抵御病原物侵染的能力^[30]。ASM 诱导处理可使果实体内积累大量的 ROS, 其积累与细胞膜的完整性密切相关^[31,32], 含量受植物体内抗氧化酶活性和抗氧化剂水平的调控^[33-36]。

3.2.3 诱导植物产生防御酶活性的变化 ASM 产生的诱导抗性与过氧化物酶(POD)、超氧化物歧化酶(SOD)和多酚氧化酶(PPO)等多种防御酶的活性增强有关^[37]。ASM 通过抑制过氧化氢酶(CAT)和抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性来调节 H_2O_2 水

平以及细胞内氧化还原状态,从而参与某些防御反应^[38]。如ASM处理可以促进梨果实H₂O₂产生和SOD活性升高,同时也可以引起过CAT和APX活性降低^[39]。ASM诱导的H₂O₂积累主要发生在处理后的早期,H₂O₂的积累是通过NADPH催化分子氧还原为O₂⁻,O₂⁻进一步发生歧化反应生成H₂O₂所形成^[40]。

此外,活化苯丙烷代谢在植物抗病过程中也发挥着十分重要的作用。ASM可以诱导甜瓜中4-香豆酰-CoA连接酶(4CL)活性的升高^[41],该酶是苯丙烷代谢分支途径的限速酶,在代谢物合成途径中位于代谢支路的分叉处,是酚类次生代谢物的合成前体^[42]。ASM处理还可以激活果实中苯丙烷代谢关键酶苯丙氨酸解氨酶(PAL)的活性,其具有促进类黄酮及木质素积累的作用^[43]。由此表明,ASM处理可诱导果蔬苯丙烷代谢关键酶活性的升高,促进总酚、黄酮类和木质素等抗性物质的积累,增强组织结构,从而提高果蔬抵抗病原物侵染的能力^[44]。

3.2.4 诱导植物病程相关蛋白的积累 病程相关蛋白(pathogenesis-related proteins, PR)是植物在病理或病理相关环境下产生的一类可以直接攻击病原菌的蛋白,受病原体或其他外界因子的胁迫而诱导表达,并在植物抗病以及适应其他环境胁迫中具有重要作用^[45,46]。ASM通过增加 β -1,3-葡聚糖酶(GLU)活性而有效抑制马铃薯早疫病和白粉病^[47]。ASM也能诱导果实中多种PR蛋白的积累^[48]。在果蔬采前和采后进行ASM处理,可以提高梨和甜瓜果实中几丁质酶(Chitinase, CHT)和 β -1,3-葡聚糖酶(GLU)的活性^[49],而CHT和GLU具有分解真菌细胞壁的功能^[50]。在用ASM处理2~7d后的苹果幼苗中,PR-1、PR-2和PR-8 cDNA含量较清水对照增加了10~100倍^[51]。同样,在用ASM处理2d后的烟草叶片中,也检测到了PR-1、PR-3和PR-5等多种病程相关蛋白的表达。

3.2.5 诱导抗病性的分子机制 为了明确ASM的作用,研究人员从烟草中分离纯化出一种BTH结合蛋白激酶(BBPK)^[52],这种底物选择性分离的酶被证实可以调控水杨酸下游的NPR-1/NIMI基因表达。测量不同作用的SAR诱导剂对BBPK蛋白的抑制性,结果表明,ASM可以抑制BBPK蛋白的活动并将其控制在一个较低水平。因此,BBPK不是ASM的酶作用底物。ASM对NADPH具有直接的浓度依赖性的抑制作用。在烟草细胞中,复合体I线粒体传递链中泛醌氧化还原酶的活性受到ASM抑制,而且ASM的抑制作用较SA表现得更高。这种抑制作用可以增加

植物细胞内活性氧的种类^[53]。最新研究结果表明,SA结合蛋白(SABP2)可以使ASM转化为其酸式形态(acibenzolar)。而这种酸式形态的ASM可以与水杨酸共同作用来调控植物细胞内的氧化还原电势。氧化还原电势的改变能够进一步激发NPR-1基因,从而调控病程相关蛋白的表达^[54]。

4 讨论

诱导抗病性是一种宿主应答性反应,其诱导效果会受到非生物环境、寄主、基因型等多种因素的影响。因此,明确各种因素对ASM诱导效果的影响,如何进一步扩大ASM的使用范围,筛选适宜的处理浓度与方法,明确诱导次数与间隔时间对诱导效果的影响,通过与助剂(生防菌,低浓度的杀菌剂)等结合使用来提高ASM的诱导效果,将是今后研究的方向。此外,目前对于ASM诱导抗性的分子机制研究还不够系统和深入,因此从分子角度深入探讨ASM处理后的信号传导方式与抗性基因表达和抗性产物形成的关系,对于揭示ASM对植物诱导机理具有重要意义。

植物诱导抗病一直是国际上研究的热点,为植物病害防治提供了一条新的有效途径。ASM作为一种有效的植物激活剂,其对病原菌没有直接的杀菌作用,但能够通过诱导植物产生对病原菌广谱且相对持久的抗性。与其他植物激活剂相比,ASM具有安全、广谱、稳定的特点。相信今后通过不断的研究,将会开拓其更加广泛的应用前景。

参考文献:

- [1] SiluéD, Pajot E, Cohen Y. Induction of resistance to downy mildew (*Peronospora parasitica*) in cauliflower by DL- β -amino-n-butanoic acid (BABA) [J]. *Plant Pathology*, 2002, 51 (1): 97-102.
- [2] Hansong Dong, Terrence P Delaney, David W Bauer, Steven V Beer. Harpin induces disease resistance in *Arabidopsis* through the systemic acquired resistance pathway mediated by salicylic acid and the NIMI gene [J]. *The Plant Journal*, 1999, 20 (2): 207-215.
- [3] Perez L, Rodriguez M E, Rodriguez F, Roson C. Efficacy of acibenzolar-S-methyl, an inducer of systemic acquired resistance against tobacco blue mould caused by *Peronospora hyoscyami* f. sp. *tabacina* [J]. *Crop Protection*, 2003, 22 (2): 405-413.
- [4] 王学利, 崔新仪, 范文静. 化学植物激活剂的研究进展 [C] // 《粮食安全与植保科技创新》编辑委员会. 粮食

- 安全与植保科技创新. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2009: 639 - 641.
- [5] 范志金, 刘秀峰, 艾应伟, 刘凤丽, 张永刚, 陈俊鹏. 植物激活剂苯并噻二唑(BTH) [J]. 四川师范大学学报: 自然科学版, 2004, 27 (4): 410 - 413.
- [6] Kessmann H, Staub T, Hofmann C, Maetzke T, Herzog J, Ward E, Uknes S, Ryals J. Induction of systemic acquired disease resistance in plants by chemicals [J]. Annual Review of Phytopathology, 1994, 32 (1): 439 - 459.
- [7] 范志金, 刘秀峰, 刘凤丽, 陈俊鹏, 刘斌. 植物诱导抗病激活剂 [J]. 天津化工, 2005, (1): 1 - 5.
- [8] Kessmann H, Staub T, Ligon J, Oostendorp M, Ryals J. Activation of systemic acquired disease resistance in plants [J]. European Journal of Plant Pathology, 1994, 100 (6): 359 - 369.
- [9] Lyon G D, Newton A C. Do resistance elicitors offer new opportunities in integrated disease control strategies [J]. Plant Pathology, 1997, 46 (5): 636 - 641.
- [10] Glach J, Volrath S, Knauf-Beiter G, Hengy G, Beckhove U, Kogel K H, Oostendorp M, Staub T, Ward E, Kessmann H, Ryals J. Benzothiadiazole, a novel class of inducers of systemic acquired resistance, activates gene expression and disease resistance in wheat [J]. Plant Cell, 1996, 8 (4): 629 - 643.
- [11] Desirée L Cole. The efficacy of acibenzolar-S-methyl, an inducer of systemic acquired resistance, against bacterial and fungal diseases of tobacco [J]. Crop Protection, 1999, 18 (4): 267 - 273.
- [12] Mondal A H, Nehl D B, Allen S J. Acibenzolar-S-methyl induces systemic resistance in cotton against black root rot caused by *Thielaviopsis basicola* [J]. Australasian Plant Pathology, 2005, 34 (4): 499 - 507.
- [13] Cheng-Hua Huang, Gary E Vallad, Shouan Zhang, Amin Wen, Botond Balogh, Jose Francisco L Figueiredo, Franklin Behlau, Jeffrey B Jones, M Timur Momol, Steve M Olson. Effect of application frequency and reduced rates of Acibenzolar-S-Methyl on the field efficacy of induced resistance against bacterial spot on tomato [J]. Plant Disease, 2012, 96 (2): 221 - 227.
- [14] Yun J Zhu, Xiaohui Qiu, Paul H Moore, Wayne Borth, John Hu, Stephen Ferreira, Henrik H Albert. Systemic acquired resistance induced by BTH in papaya [J]. Physiological and Molecular Plant Pathology, 2004, 63 (5): 237 - 248.
- [15] Jean-Francois Godard, Smail Ziadi, Claudie Monot, Daniel Le Corre, Drissa Silué. Benzothiadiazole (BTH) induces resistance in cauliflower (*Brassica oleracea* var *botrytis*) to downy mildew of crucifers caused by *Peronospora parasitica* [J]. Crop Protection, 1999, 18 (6): 397 - 405.
- [16] Bokshi A I, Morris S C, Deverall B J. Effects of benzothiadiazole and acetylsalicylic acid on β -1,3-glucanase activity and disease resistance in potato [J]. Plant Pathology, 2003, 52 (1): 22 - 27.
- [17] Mandal B, Mandal S, Csinos AS, Martinez N, Culbreath AK, Pappu HR. Biological and molecular analyses of the acibenzolar-S-methyl-induced systemic acquired resistance in flue-cured tobacco against Tomato spotted wilt virus [J]. Phytopathology, 2008, 98 (2): 196 - 204.
- [18] Maxson-Stein K, He SY, Hammerschmidt R, Jones AL. Effect of treating apple trees with acibenzolar-S-methyl on fire blight and expression of pathogenesis-related protein genes [J]. Plant Disease, 2002, 86 (7): 785 - 790.
- [19] Oostendorp M, Kunz W, Dietrich B, Staub T. Induced disease resistance in plants by chemicals [J]. European Journal of Plant Pathology, 2001, 107 (1): 19 - 28.
- [20] Wade H Elmer. Effects of acibenzolar-S-methyl on the suppression of fusarium wilt of cyclamen [J]. Crop Protection, 2006, 25 (7): 671 - 676.
- [21] Faessel L, Nassr N, Lebeau T, Walter B. Chemically-induced resistance on soybean inhibits nodulation and mycorrhization [J]. Plant and Soil, 2010, 329 (1 - 2): 259 - 268.
- [22] 李振歧. 植物免疫学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 1995: 1 - 89.
- [23] 李洪连, 王守正. 黄瓜对炭疽病诱导抗性的初步研究 II 诱导抗病性机制的研究 [J]. 植物病理学报, 1993, 23 (4): 327 - 330.
- [24] 宋凤鸣. 氟乐灵诱发棉苗对枯萎病的诱导抗性机制 [J]. 植物病理学报, 1993, 23 (2): 114 - 117.
- [25] 冯杰. 棉株体内几种生化物质与抗枯萎病之间的关系初步研究 [J]. 植物病理学报, 1991, 21 (4): 291 - 297.
- [26] 许志刚. 普通植物病理学 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2009: 301 - 302.
- [27] 范文静, 崔新仪, 王学利. 植物激活剂苯并噻二唑(BTH)的研究进展 [J]. 天津农学院学报, 2009, 16 (3): 52 - 55.
- [28] Iriti M, Mapelli S, Faoro F. Chemical-induced resistance against post-harvest infection enhances tomato nutritional traits [J]. Food Chemistry, 2007, 105 (3): 1040 - 1046.
- [29] Baker C J, Orlandi E W. Active oxygen in plant pathogenesis [J]. Annual Review of Phytopathology, 1995, 33: 299 - 321.
- [30] Nandini P Shetty, Hans J Lyngs Jrgensen, Jens Due Jensen, David B Collinge, H Shekar Shetty. Roles of reactive oxygen species in interactions between plants and pathogens [J]. European Journal of Plant Pathology, 2008,

- 121 (3): 267 - 280.
- [31] 弓德强, 谷会, 张鲁斌, 王松标, 詹儒林, 朱世江. 苯并噻重氮对采后芒果抗病性及相关酶活性的影响 [J]. 果树学报, 2010, 27 (4): 585 - 590.
- [32] Cao J, Jiang W, He H. Induced resistance in Yali pear (*Pyrus bretschneideri* Rehd.) fruit against infection by *Penicillium expansum* by postharvest infiltration of acibenzolar-S-methyl [J]. Journal of Phytopathology, 2005, 153 (11 - 12): 640 - 646.
- [33] Liu HX, Jiang WB, Bi Y, Luo YB. Postharvest BHT treatment induces resistance of peach (*Prunus persica* L. cv. Jiubao) fruit to infection by *Penicillium expansum* and enhances activity of fruit defense mechanisms [J]. Postharvest Biology and Technology, 2005, 35 (3): 263 - 269.
- [34] Zhu X, Cao J, Wang Q, Jiang W. Postharvest infiltration of ASM reduces infection of mango fruits (*Mangifera indica* L. cv. Tainong) by *Colletotrichum gloeosporioides* and enhances resistance inducing compounds [J]. Journal of Phytopathology, 2008, 156 (2): 68 - 74.
- [35] Cao SF, Hu ZC, Zheng YH, Yang ZF, Lu B H. Effect of BTH on antioxidant enzymes, radical-scavenging activity and decay in strawberry fruit [J]. Food Chemistry, 2011, 125 (1): 145 - 149.
- [36] Ren Y L, Wang Y F, Bi Y, Ge Y H, Wang Y, Fan C F, Li D Q, Deng H W. Postharvest BTH treatment induced disease resistance and enhanced reactive oxygen species metabolism in muskmelon (*Cucumis melo* L.) fruit [J]. European Food Research and Technology, 2012, 234 (6): 963 - 971.
- [37] Sudhamoy Mandal, Itishree Kar, Arup K Mukherjee, Priyambada Acharya. Elicitor-Induced Defense Responses in *Solanum lycopersicum* against *Ralstonia solanacearum* [J/OL]. The Scientific World Journal, (2013). <http://dx.doi.org/10.1155/2013/561056>.
- [38] Durner J, Wendehenne D, Klessig DF. Defense gene induction in tobacco by nitric oxide, cyclic GMP, and cyclic ADP-ribose [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 1998, 95 (17): 10328 - 10333.
- [39] Cao JK, Jiang WB. Induction of resistance in Yali pear (*Pyrus bretschneideri* Rehd.) fruit against postharvest diseases by acibenzolar-S-methyl sprays on trees during fruit growth [J]. Scientia Horticulturae, 2006, 110 (2): 181 - 186.
- [40] 李红玉, 何晨阳, 王金生. 活性氧对植物防卫信号传导的作用探讨 [J]. 农业生物技术学报, 1996, 4 (2): 191 - 196.
- [41] 张正科. 采前 BTH 处理对厚皮甜瓜的抗病性诱导 [D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2006.
- [42] 马杰, 胡文忠, 毕阳, 姜爱丽. 鲜切果蔬苯丙烷代谢的研究进展 [J]. 食品工业科技, 2012, 33 (15): 391 - 393.
- [43] Leon A Terry, Daryl C Joyce. Elicitors of induced disease resistance in postharvest horticultural crops: a brief review [J]. Postharvest Biology and Technology, 2004, 32 (1): 1 - 13.
- [44] 葛永红, 毕阳, 李永才, 王毅. 苯丙噻重氮 (ASM) 对果蔬采后抗病性的诱导及机理 [J]. 中国农业科学, 2012, 45 (16): 3357 - 3362.
- [45] van Loon LC, Rep M, Pieterse CM. Significance of inducible defense-related proteins in infected plants [J]. Annual Review of Phytopathology, 2006, 44: 135 - 162.
- [46] 李金, 臧威, 孙剑秋, 李铁. 植物诱导抗病性研究进展 [J]. 安徽农业科学, 2008, 36 (18): 7745 - 7746, 7755.
- [47] Bokshi A I, Morris S C, Deverall B J. Effects of benzothiadiazole and acetylsalicylic acid on β -1,3-glucanase activity and disease resistance in potato [J]. Plant Pathology, 2003, 52 (1): 22 - 27.
- [48] Yang Bi, Yongcai Li, Yonghong Ge. Induced resistance in postharvest fruits and vegetables by chemicals and its mechanism [J]. Stewart Postharvest Review, 2007, 3 (6): 1 - 7.
- [49] Mandal B, Mandal S, Csinos AS, Martinez N, Culbreath AK, Pappu HR. Biological and molecular analyses of the acibenzolar-S-methyl-induced systemic acquired resistance in flue-cured tobacco against tomato spotted wilt virus [J]. Phytopathology, 2008, 98 (2): 196 - 204.
- [50] Yuying Suo, David W M Leung. Elevation of extracellular β -1,3-glucanase and chitinase activities in rose in response to treatment with acibenzolar-S-methyl and infection by *D. rosae* [J]. Journal of Plant Physiology, 2001, 158 (8): 971 - 976.
- [51] Yi WANG, Xuan LI, Yang BI, Yong-hong GE, Yong-cai LI, Fang XIE. Postharvest ASM or harpin treatment induce resistance of muskmelons against *Trichothecium roseum* [J]. Agricultural Sciences in China, 2008, 7 (2): 217 - 223.
- [52] Christian Pillonel. Identification of a 2,6-dichloroisonicotinic-acid-sensitive protein kinase from tobacco by affinity chromatography on benzothiadiazole-sepharose and NIM-metal chelate adsorbent [J]. Pest Management Science, 2001, 57 (8): 676 - 682.
- [53] Johannes A van der Merwe, Ian A Dubery. Benzothiadiazole inhibits mitochondrial NADH: ubiquinone oxidoreductase in tobacco [J]. Journal of Plant Physiology, 2006, 163 (8): 877 - 882.
- [54] Tripathi D. Role of SABP2 in systemic acquired resistance induced by acibenzolar-S-methyl in plants [J]. Electronic Theses and Dissertations, 2010, (8): 1720.