

烟草诱导抗病性及其应用

李巧玲,魏运民,李 晶,谢成建*,杨星勇
(重庆师范大学 生命科学学院,重庆 401331)

摘要:烟草诱导抗病性是通过诱导因子诱导烟草自身的抗病潜力,是烟草重要的抗病机制之一。概述了烟草诱导抗病性的诱导因子、机制及其应用,为烟草诱导抗病性的进一步研究提供理论基础。
关键词:烟草;诱导抗病性;诱抗剂;诱导机制;应用
中图分类号: S432.2 **文献标志码:** A **文章编号:** 1004-3268(2015)06-0001-06

Induced Disease Resistance of Tobacco and Its Application

LI Qiaoling, WEI Yunmin, LI Jing, XIE Chengjian*, YANG Xingyong
(College of Life Sciences, Chongqing Normal University, Chongqing 401331, China)

Abstract: Induced disease resistance of tobacco is to activate tobacco own resistance potential by the treatment of elicitors, which is one of the important resistant mechanisms of tobacco. This review summarized some research advances in induced disease resistance of tobacco such as elicitors, induced mechanism and application, establishing the theoretical basis for further research.
Key words: tobacco; induced resistance; elicitors; induced mechanism; application

如同人的免疫系统一样,植物体内也存在一套特有的免疫机制。植物诱导抗病性如同人注射疫苗,诱导因子是疫苗,激活植物潜在的抗病能力。经诱导因子处理后,植物受病原体侵染就会快速地产生产防御反应,从而达到防治病害的效果。但植物诱导抗病性是一个需要能量的过程,可能会对植物的产量造成影响。

根据信号转导机制,植物诱导抗病性分为2种类型:由病原菌诱导产生的系统获得抗性(systemic acquired resistance, SAR)和由非病原菌介导产生的诱导系统抗性(induced systemic resistance, ISR)^[1]。其中SAR途径的信号物质是水杨酸(salicylic acid, SA),SA的受体是NPR3(nonexpressor of pathogenesis-related genes)和NPR4^[2],通过细胞核内NPR1的降解促进防御反应基因的有效表达^[3];ISR受茉莉酸(jasmonic acid, JA)和乙烯(ethylene, ET)调节,

不依赖SA,但是需要NPR1,能在植株上诱导广谱抗病性。SAR和ISR均能增强植物防御侵害的能力,但激活SA介导的SAR可能影响JA/ET介导的ISR。

烟草是茄科1年生草本植物,是一种重要的经济作物。烟草为叶用经济作物,人们对其外观和内在质量具有特殊的要求。烟草病害是烟草产量与品质的重要制约因素,其中较为严重的病害有赤星病、花叶病、黑胫病、青枯病等。由于化学农药防治会引起环境污染、农药残留、烟叶安全性降低等问题,寻找一种高效无害的病害防治手段是烟草病害防治研究和发展的方向。烟草诱导抗病性是诱导烟草自身的抗病潜力,对环境毒副作用小,有望成为今后烟草病害防治的重要手段。为此,对烟草诱导抗病性的

收稿日期:2014-12-24
基金项目:重庆市自然科学基金项目(cstc2012jjA80021);重庆市教委项目(KJ120604);重庆师范大学重点项目(2011XLZ09);重庆师范大学博士启动基金项目(12XLB002)
作者简介:李巧玲(1988-),女,河南焦作人,在读硕士研究生,研究方向:植物抗病性。E-mail:907981840@qq.com
*通讯作者:谢成建(1982-),男,四川绵阳人,副教授,博士,主要从事植物病理学研究。E-mail:xcj614@163.com
网络出版时间:2015-05-20 15:57:10
网络出版地址: <http://www.cnki.net/kcms/detail/41.1092.S.20150520.1557.003.html>

诱导因子、机制及其应用进行介绍,以期为烟草诱导抗病性的进一步研究提供理论基础。

1 常见的烟草抗性诱导因子

目前,研究最多的烟草抗性诱导因子可分为生物诱导因子和非生物诱导因子。

1.1 生物诱导因子

1.1.1 微生物类 微生物类诱导因子包括病毒类、真菌类及细菌类。病毒类诱导因子主要是低毒性和无毒性的病毒及病毒辅助因子。如烟草花叶病毒(tobacco mosaic virus, TMV)诱导的烟草 SAR 对病原真菌、细菌、病毒产生广谱性抗性。真菌类作为诱导因子时,主要通过其代谢物质及不同结构中的一些生物活性物质发生作用。如木霉菌(*Trichoderma longbrachitum*)和链霉菌(*Streptomyces jingyangensis*)及它们的代谢物质能增加超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶(peroxidase, POD)、苯丙氨酸酶(phenylalanine ammonia lyase, PAL)的活性,提高烟草幼苗对烟草黑胥病的抗病能力^[4]。细菌类诱导因子研究最多的是植物内生细菌及根际细菌。根际细菌能改善各种非生物压力,增加烟草对养分的吸收,并且有些还能提高光合作用效率及呼吸系统的活动;在病原体 and 昆虫攻击时,植物能够选择性吸收根际细菌,增强细菌的活性以抑制病原菌的侵袭。如苍白杆菌(*Ochrobactrum lupini*) KUDC1013 及其产生的苯乙酸、鲸蜡烯、亚油酸均能使烟草产生系统诱导抗性,减轻烟草软腐病(*Pectobacterium carotovorum* subsp.)的症状^[5];荧光假单胞菌(*Pseudomonas fluorescens*) CZ 能够促进烟草生长,有效抑制烟草花叶病^[6]。

1.1.2 植物类 植物类诱导因子主要是植物提取物。如紫茎泽兰的叶提取液具有抗 TMV 的活性,用其处理烟草植株能显著升高 SOD、POD 和多酚氧化酶(polyphenol oxidase, PPO)的活性^[7];葡萄提取物能引发烟草 BY-2 细胞外介质快速碱化,激活抗性相关蛋白 PR3、PAL 和甲基转移酶的表达,最终导致细胞死亡^[7];用红葡萄提取液处理烟草叶片,能诱导烟草细胞死亡和目标蛋白 PR1、PR2 的表达上调^[8]。此外,香紫苏醇和冷杉醇是从烟草中分离的二萜类化合物,能识别许多应答基因,这些基因编码 ATP 结合转运蛋白、生物合成相关蛋白、防御信号传导分子及促分裂原活化蛋白激酶代谢途径分子,从而能够有效地抑制烟草青枯病^[9]。

1.2 非生物诱导因子

1.2.1 蛋白质类 蛋白质类诱导因子是一类能诱

导烟草产生过敏反应与防御基因表达的特殊信号蛋白。如由隐地疫霉(*Phytophthora cryptogea*)分泌产生的隐地蛋白在极低浓度下就能诱导烟草产生过敏反应,并诱导烟草活性氧的形成和抗性相关基因的表达,使植株获得广谱抗病性^[10];从寡雄腐霉(*Pythium oligandrum*)中分离的寡雄蛋白 Oli-D1 和 Oli-D2 能诱导烟草产生活性氧积累及过敏反应^[11];从雷尔氏菌(*Ralstonia solanacearum*) ZJ3721 中分离的超敏蛋白 PopW 能使烟草产生系统获得抗性,有效防止烟草花叶病发生^[12]。另外,近几年从真菌中分离的诱导烟草抗性的蛋白激发子(表 1)通过 SAR 途径诱导烟草产生系统抗性,包括发生活性氧积累、细胞外介质碱化及酚类化合物积累等一系列变化。

表 1 从真菌中分离的诱导烟草抗性的蛋白激发子

蛋白激发子	来源	参考文献
MoHrip2	稻瘟病菌	[13]
PevD1	大丽轮枝菌	[14]
OPEL	黑胥病菌	[15]
Hrip1	赤星病菌	[16]
PeaT1	赤星病菌	[17]
BcSpl1	葡萄孢菌	[18]

1.2.2 多糖类 多糖类诱导因子是一种具有生物调节功能的复杂碳水化合物。如香菇多糖可通过与 TMV 外壳蛋白作用或激活一些防御基因使烟草抵抗烟草花叶病^[19]。寡聚糖能绑定细胞膜上的受体,引起细胞氧化迸发,增加细胞内 NO、H₂O₂ 的含量及抗性相关酶的活性,诱导抗性相关基因的表达及植物保卫素的产生^[20]。寡聚糖中的壳寡糖在烟草悬浮细胞中通过调节细胞色素 C 的释放导致细胞程序性死亡^[21],诱导烟草 SOD、POD、PAL 活性升高及抗性标志基因 *PR-1a* 高表达。壳寡糖还能诱导 NO 的生成,通过蛋白激酶激活途径或者其他途径增强烟草防御相关酶的活性^[22]。用壳聚糖溶液处理烟草幼苗,能诱导烟草产生系统抗性,提高葡聚糖酶的活性;用壳聚糖溶液处理烟草种子,能使烟草获得部分对黑胥病的抗性^[23]。

1.2.3 脂类 脂类诱导因子主要是指油菜素内酯。如被认为是最重要的油菜素内酯的芸苔甾内酯能通过不同于 SAR 的途径诱导烟草对病原菌及烟草花叶病毒的抗性^[24]。另外,最近发现了一种非油菜素内酯的脂类诱导因子,即溶血卵磷脂。溶血卵磷脂是卵磷脂被磷脂酶 A 水解生成的一种具有生物活性的油脂分子,能随着病原体的侵袭而快速增加。用溶血卵磷脂处理烟草叶片,能促进活性氧和乙烯

的产生,导致叶绿素降解和细胞死亡,诱导抗性相关基因的表达^[25]。

1.2.4 维生素类 维生素是植物代谢所必需的一类有机化合物,有些维生素能诱导植物产生对病害的系统抗性。其中核黄素作用烟草引起氧化迸发及 4 个相关的防卫基因不同程度表达,导致东莨菪亭和木质素积累,诱导烟草产生对黑胫病及青枯病的抗性^[26];维生素 B1 处理使发病相关基因更强更快地表达,蛋白激酶 C 的活性上调,导致抗性相关基因表达^[27],并依靠 H₂O₂ 和 NPR1 基因引发易感病植株获得系统诱导抗性,对病原菌侵袭快速做出反击^[28]。

1.2.5 核苷类 核苷类是具有广泛生理活性的一类水溶性成分,其中的一些物质能作为诱导因子诱导植物抗性。如宁南霉素是一种胞嘧啶核苷类物质,能诱导植物产生 PR 蛋白,破坏病毒粒体结构,降低植物体内病毒粒体的浓度^[29],作用烟草时能提高 PAL、POD、SOD 的活性,诱导抗性相关蛋白的积累,使烟草产生对 TMV 的系统抗性^[30]。细胞分裂素是从植物中分离到的一种 N6 - 异戊烯腺嘌呤,其诱导烟草产生抗性与 2 种主要的抗菌植保素(东莨菪亭、椒二醇)有关,通过增加其生物合成和杀菌活性抑制病原菌的侵袭^[31]。

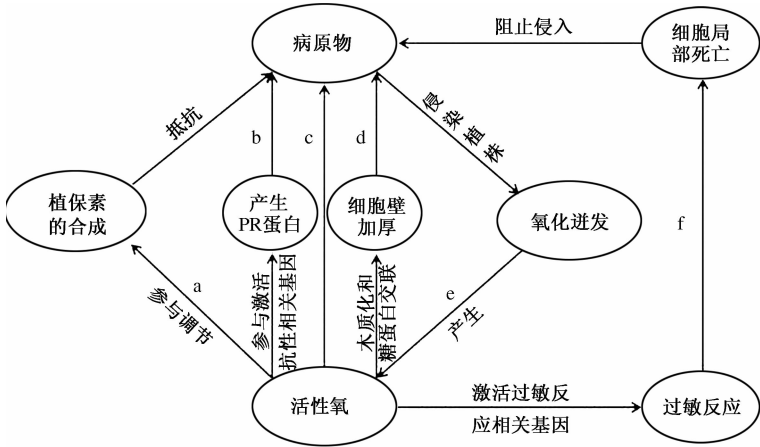
1.2.6 其他小分子物质 SA 是植物自身合成的一种类似植物激素的酚类化合物,能诱导多种植物对病毒、真菌及细菌病害产生抗性。JA 和 ET 作为

ISR 途径中的调节物质,能诱导植物产生植保素,从而使病原体丧失侵染性。此外,硅是一种诱导抗病的启动剂,通过多种信号转导通路增强植物的防御能力^[32]。硫能诱导合成半胱氨酸和谷胱甘肽的基因及抗性标志基因 *PR - Ia* 表达上调,减轻烟草花叶病毒对烟草的伤害^[33]。磷酸盐能改变植物细胞膜的完整性,影响细胞质外酶的活性,使细胞壁释放具有诱导活性的寡聚半乳糖醛酸^[34]。其中 K₂HPO₄ 能够诱导植物产生抗病性已被许多研究所证实,这种诱导抗性在黄瓜等植物上研究较多。赵同贵等^[35]通过 K₂HPO₄ 处理烟草植株,3 d 后接种烟草赤星病菌孢子悬浮液,叶片发病面积明显减少。

2 烟草诱导抗病性的机制

2.1 活性氧的产生和积累

活性氧作为一个信号分子调节植物的许多生物过程,并处于一种动态的平衡状态。植物受病原物侵染时,活性氧的平衡由于氧化迸发而被打破,为了消除过量的活性氧对植物细胞造成的伤害,植物细胞不断地激活相应基因来修复相关的代谢过程(图 1),这是植物抗病最早期的反应之一。活性氧可作为信号传递过程的中间体,在转录水平上激活防御相关基因的表达^[36];也有文献表明,活性氧很可能作为第二信使调控抗病相关基因的表达并启动植保素合成基因的转录。



a. 活性氧能参与植保素的合成; b. 活性氧能作为一种信号分子直接或者与其他信号一起调控抗性相关基因的表达; c. 活性氧具有直接杀死真菌和细菌的作用; d. 活性氧可以促进细胞壁木质化和糖蛋白交联^[37]; e. 活性氧的主要来源,包括诱导因子作用烟草时产生的活性氧; f. 活性氧通过细胞局部死亡,导致病原物不能在烟草植株中扩散

图 1 活性氧的作用机制

2.2 防御酶活性增强

植物抗病过程中,一些相关酶类起着很重要的调控作用,如 POD、SOD、PAL 等。烟草抗病性的产

生通过这些酶的作用而实现,它们的活性与烟草的抗病性呈正相关。生物和非生物诱导因子都能诱导这些酶的活性增强,从而增强烟草的抗病性。其中

抗坏血酸过氧化物酶的巯基亚硝基化是烟草细胞程序性死亡信号传导的一部分,在激发细胞程序性死亡中起关键作用^[38]。

2.3 植保素的产生和积累

植物受到外界刺激后产生的具有抗性的低分子质量的次级代谢物统称植保素,能抵抗病原物的侵染和扩散,在植物抗病过程中起重要作用^[39]。椒二醇通过类异戊二烯途径产生,是烟草应对病原菌侵袭时产生的一种具有抗菌活性的植保素^[40]。东莨菪亭是一种主要的烟草植保素,能通过茉莉酸信号途径抗烟草赤星病^[41],它的积累与烟草花叶病毒诱导的局部获得抗性强烈相关^[42]。

2.4 病程相关蛋白的表达上调

病程相关蛋白是植物在病理相关的环境下诱导产生的一类蛋白质,是参与抗病性的重要物质^[43],受 NPR1 与 TGA 转录因子相互作用调控^[44]。烟草的病程相关蛋白主要包括几丁质酶和 β -1,3-葡聚糖酶。在对烟草花叶病产生抗性的病程相关蛋白中有 4 种是几丁质酶,它们对于诱导烟草系统抗性、阻止病原物侵袭具有重要作用^[45]。

3 烟草诱导抗病性的应用

3.1 诱导剂在烟草抗病中的应用

烟草诱导抗病性具有广谱性、持久性,尤其是可以使一些化学防治无效的病毒类病害得到较好的控制,但是很少能够完全抑制病害,大多数诱导剂处理后病害可减轻 20%~85%^[46]。如油茶炭疽菌、棉花黄萎病菌、esf-13、esf-3、小麦赤霉病菌、立枯丝核菌、E1、esf-6、xpf-6 等菌株能诱导烟草产生对 TMV 的抗性,其枯斑抑制率均大于 70%^[47]。由于不同的诱导剂所诱导的宿主抗病性表达机制不同,为了提高烟草抗病的效率,针对一种病害,可以采用多种诱导剂同时作用。如芽孢杆菌菌株 Y11 与假单胞菌菌株 Y141 在其比例为 2:1 时,对烟草灰霉病的防效较好,高于单一菌株处理^[48]。

3.2 通过抗性基因改造培育抗性品种

针对一种病害,不同的诱导因子会诱导相同的基因表达上调,这些相同基因可以初步推断为诱导抗病过程中所必需表达的基因^[32]。可以采用基因工程和分子生物学手段把这些基因导入易感病的烟草品种中,用于抵抗病害对烟草的损伤。近几年,转基因抗病的烟草(表 2)被广泛研究,如高表达导入烟草的 *Phylloplanin* 基因能够有效抑制烟草霜霉病^[49];高表达转入烟草的大白菜 *BrERF11* 基因,能引起过敏反应、氧化迸发及抗性相关基因上调,增强

烟草对青枯病的抗性^[50];将葡萄植保素合成基因转入烟草中表达,能够显著增强烟草对病害的抗性^[51]。

表 2 转基因抗病烟草

基因来源	基因名称	防治病害或作用	参考文献
玉米	<i>ZmMPK5</i> 、 <i>ZmMKK1</i> 、 <i>ZmSIMK1</i>	诱导抗性	[52-53]
小麦	<i>TaDIR13</i>	诱导抗性	[54]
大白菜	<i>BrERF11</i>	青枯病	[50]
娥猕猴桃	<i>PMEI58</i>	烟草花叶病	[55]
拟南芥	<i>AtELHYPRP2</i>	赤霉病	[56]
烟草	<i>Phylloplanin</i>	霜霉病	[48]
沙梨	<i>PpTLP</i>	赤星病	[57]
番茄	<i>SpMYB</i>	赤星病	[58]
灰色链霉菌	<i>ChiC + WD</i>	枯萎病	[59]
水稻	<i>OsSAP1</i>	细菌性病害	[60]
岷江百合	14-3-3 protein gene	真菌性病害	[61]
辣椒	<i>CaPGIPs</i>	赤星病、炭疽病	[62]

4 诱导剂的开发和利用

在植物抗病诱导剂的开发和利用上还有很多需要不断完善和研究的方面,包括抗性诱导物质用于植物病害防治的最佳施用时间和剂量的筛选、寻找新的抗病信号分子、开发改造原来的诱导剂、筛选诱导抗性效果更好的替代品等。如最近的研究表明,具有促进睡眠、抗衰老等生理功能的褪黑素能作为信号分子激活烟草的抗性反应抵抗病原体的攻击,是一种新型的植物与病原体相互作用的抗性信号分子^[63]。另外,试验过程中用到的烟草多为实验室条件下栽培植株,有些结果甚至来源于烟草悬浮细胞,应及时将研究结果在大田中进行验证,以确保有效利用烟草的诱导抗病性,保证烟草优质、高效、安全生产。

参考文献:

[1] Walters D, Fountaine J. 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.

[2] Fu Z Q, Yan S, Saleh A, et al. NPR3 and NPR4 are receptors for the immune signal salicylic acid in plants[J]. Nature, 2012, 486: 228-232.

[3] Mukhtar M S, Nishimura M T, Dangl J. NPR1 in plant defense: It's not over 'til it's turned over[J]. Cell, 2009, 137(5): 804-806.

[4] 张良, 刘好宝, 顾金刚, 等. 长柄木霉和泾阳链霉菌复配对烟苗生长及其抗病性的影响[J]. 应用生态学报, 2013, 24(10): 2961-2969.

[5] Sumayo M, Ghim S Y. Determinants of plant growth promoting *Ochrobactrum lupini* KUDC1013 involved in induction of systemic resistance against *Pectobacterium ca-*

- rotovorum* subsp. *carotovorum* in tobacco leaves[J]. The Plant Pathology Journal, 2013, 29(2): 174-181.
- [6] Shen L, Wang F, Yang J, *et al.* Control of tobacco mosaic virus by *Pseudomonas fluorescens* CZ powder in greenhouses and the field[J]. Crop Protection, 2014, 56: 87-90.
- [7] Benouaret R, Goujon E, Goupil P. Grape marc extract causes early perception events, defence reactions and hypersensitive response in cultured tobacco cells[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2014, 77: 84-89.
- [8] Goupil P, Benouaret R, Charrier O, *et al.* Grape marc extract acts as elicitor of plant defence responses[J]. Ecotoxicology, 2012, 21(5): 1541-1549.
- [9] Seo S, Gomi K, Kaku H, *et al.* Identification of natural diterpenes that inhibit bacterial wilt disease in tobacco, tomato and *Arabidopsis* [J]. Plant and Cell Physiology, 2012, 53(8): 1432-1444.
- [10] Doklal L, Obořil M, Stejskal K, *et al.* Physiological and proteomic approaches to evaluate the role of sterol binding in elicitor-induced resistance[J]. Journal of Experimental Botany, 2012, 63(5): 2203-2215.
- [11] Ouyang Z, Li X, Huang L, *et al.* Elicitor-like proteins Oli-D1 and Oli-D2 from *Pythium oligandrum* trigger hypersensitive response in *Nicotiana benthamiana* and induce resistance against *Botrytis cinerea* in tomato [J]. Molecular Plant Pathology, 2014, 16(3): 238-250.
- [12] Li J G, Cao J, Sun F F, *et al.* Control of tobacco mosaic virus by PopW as a result of induced resistance in tobacco under greenhouse and field conditions [J]. Phytopathology, 2011, 101(10): 1202-1208.
- [13] Chen M, Zhang C, Zi Q, *et al.* A novel elicitor identified from *Magnaporthe oryzae* triggers defense responses in tobacco and rice[J]. Plant Cell Reports, 2014, 33(11): 1865-1879.
- [14] Wang B, Yang X, Zeng H, *et al.* The purification and characterization of a novel hypersensitive-like response-inducing elicitor from *Verticillium dahliae* that induces resistance responses in tobacco [J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2012, 93(1): 191-201.
- [15] Chang Y H, Yan H Z, Liou R F. A novel elicitor protein from *Phytophthora parasitica* induces plant basal immunity and systemic acquired resistance [J]. Molecular Plant Pathology, 2015, 16(2): 123-136.
- [16] Kulye M, Liu H, Zhang Y, *et al.* Hrip1, a novel protein elicitor from necrotrophic fungus, *Alternaria tenuissima*, elicits cell death, expression of defence-related genes and systemic acquired resistance in tobacco [J]. Plant, Cell & Environment, 2012, 35(12): 2104-2120.
- [17] Zhang W, Yang X, Qiu D, *et al.* PeaT1-induced systemic acquired resistance in tobacco follows salicylic acid-dependent pathway [J]. Molecular Biology Reports, 2011, 38(4): 2549-2556.
- [18] Frías M, Brito N, González C. The *Botrytis cinerea* ceratoplatenin BcSpl1 is a potent inducer of systemic acquired resistance (SAR) in tobacco and generates a wave of salicylic acid expanding from the site of application [J]. Molecular Plant Pathology, 2013, 14(2): 191-196.
- [19] Wang J, Wang H Y, Xia X M, *et al.* Inhibitory effect of sulfated lentinan and lentinan against tobacco mosaic virus (TMV) in tobacco seedlings [J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2013, 61: 264-269.
- [20] 赵小明, 杜昱光. 寡糖激发子及其诱导植物抗病性机理研究进展 [J]. 中国农业科技导报, 2006, 8(6): 26-32.
- [21] Zhang H, Wang W, Yin H, *et al.* Oligochitosan induces programmed cell death in tobacco suspension cells [J]. Carbohydrate Polymers, 2012, 87(3): 2270-2278.
- [22] Zhang H, Zhao X, Yang J, *et al.* Nitric oxide production and its functional link with OIPK in tobacco defense response elicited by chitooligosaccharide [J]. Plant Cell Reports, 2011, 30(6): 1153-1162.
- [23] Falcón A B, Cabrera J C, Costales D, *et al.* The effect of size and acetylation degree of chitosan derivatives on tobacco plant protection against *Phytophthora parasitica nicotianae* [J]. World Journal of Microbiology and Biotechnology, 2008, 24(1): 103-112.
- [24] Nakashita H, Yasuda M, Nitta T, *et al.* Brassinosteroid functions in a broad range of disease resistance in tobacco and rice [J]. The Plant Journal, 2003, 33(5): 887-898.
- [25] Wi S J, Cho K, Nam M H, *et al.* Lysophosphatidylcholine enhances susceptibility in signaling pathway against pathogen infection through biphasic production of reactive oxygen species and ethylene in tobacco plants [J]. Phytochemistry, 2014, 104: 48-59.
- [26] Liu F, Wei F, Wang L, *et al.* Riboflavin activates defense responses in tobacco and induces resistance against *Phytophthora parasitica* and *Ralstonia solanacearum* [J]. Physiological and Molecular Plant Pathology, 2010, 74(5/6): 330-336.
- [27] Ahn I P, Kim S, Lee Y H. Vitamin B1 functions as an activator of plant disease resistance [J]. Plant Physiology, 2005, 138(3): 1505-1515.
- [28] Ahn I P, Kim S, Lee Y H, *et al.* Vitamin B1-induced priming is dependent on hydrogen peroxide and the NPR1 gene in *Arabidopsis* [J]. Plant Physiology, 2007, 143(2): 838-848.
- [29] Houzhi H. Ningnanmycin, new pesticide for prevention and cure virus disease of crops [J]. Fine and Specialty Chemicals, 2003, 1: 14-16.
- [30] Han Y, Luo Y, Qin S, *et al.* Induction of systemic resistance against tobacco mosaic virus by Ningnanmycin in tobacco [J]. Pesticide Biochemistry and Physiology, 2014, 111: 14-18.
- [31] Großkinsky D K, Naseem M, Abdelmohsen U R, *et al.* Cytokinins mediate resistance against *Pseudomonas syringae* in tobacco through increased antimicrobial phytoalexin synthesis independent of salicylic acid signaling [J]. Plant Physiology, 2011, 157(2): 815-830.
- [32] Kiirika L M, Stahl F, Wydra K. Phenotypic and molecular characterization of resistance induction by single and combined application of chitosan and silicon in tomato against *Ralstonia solanacearum* [J]. Physiological and Molecular Plant Pathology, 2013, 81: 1-12.
- [33] Höller K, Király L, Künstler A, *et al.* Enhanced glutathione metabolism is correlated with sulfur-induced resistance in tobacco mosaic virus-infected genetically susceptible *Nicotiana tabacum* plants [J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2010, 23(11): 1448-1459.

- [34] Walters D, Walsh D, Newton A, *et al.* Induced resistance for plant disease control: Maximizing the efficacy of resistance elicitors [J]. *Phytopathology*, 2005, 95 (12): 1368-1373.
- [35] 赵同贵, 莫熙礼, 邓伟, 等. K_2HPO_4 对烟草抗赤星病的诱导作用 [J]. *安徽农业科学*, 2010, 38 (20): 10753-10754.
- [36] Mehdy M C. Active oxygen species in plant defense against pathogens [J]. *Plant Physiology*, 1994, 105 (2): 467.
- [37] 刘志文, 沙爱华, 王英. 活性氧物质在植物抗病中的作用 [J]. *安徽农业科学*, 2005, 33 (9): 1705-1707.
- [38] O'Brien J A, Daudi A, Butt V S, *et al.* Reactive oxygen species and their role in plant defence and cell wall metabolism [J]. *Planta*, 2012, 236 (3): 765-779.
- [39] Ahuja I, Kissen R, Bones A M. Phytoalexins in defense against pathogens [J]. *Trends in Plant Science*, 2012, 17 (2): 73-90.
- [40] Literakova P, Lochman J, Zdrahal Z, *et al.* Determination of capsidiol in tobacco cells culture by HPLC [J]. *Journal of Chromatographic Science*, 2010, 48 (6): 436-440.
- [41] Sun H, Wang L, Zhang B, *et al.* Scopoletin is a phytoalexin against *Alternaria alternata* in wild tobacco dependent on jasmonate signalling [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65 (15): 4305-4315.
- [42] Costet L, Fritig B, Kauffmann S. Scopoletin expression in elicitor-treated and tobacco mosaic virus-infected tobacco plants [J]. *Physiologia Plantarum*, 2002, 115 (2): 228-235.
- [43] Van Loon L. Induced resistance in plants and the role of pathogenesis-related proteins [J]. *European Journal of Plant Pathology*, 1997, 103 (9): 753-765.
- [44] Spoel S H, Mou Z, Tada Y, *et al.* Proteasome-mediated turnover of the transcription co-activator NPR1 plays dual roles in regulating plant immunity [J]. *Cell*, 2009, 137 (5): 860-872.
- [45] Legrand M, Kauffmann S, Geoffroy P, *et al.* Biological function of pathogenesis-related proteins: Four tobacco pathogenesis-related proteins are chitinases [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1987, 84 (19): 6750-6754.
- [46] Walters D R, Ratsep J, Havis N D. Controlling crop diseases using induced resistance: Challenges for the future [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64 (5): 1263-1280.
- [47] 赵秀云, 李娜, 李锡宏, 等. 筛选诱导烟草对烟草花叶病毒产生系统抗性的真菌 [J]. *中国烟草科学*, 2014, 35 (4): 79-84.
- [48] 袁高庆, 周荣金, 陈永珍, 等. 烟草灰霉病复合生防细菌的筛选 [J]. *中国烟草学报*, 2015, 20 (6): 107-112.
- [49] Sahoo D K, Raha S, Hall J T, *et al.* Overexpression of the synthetic chimeric native-T-phylloplanin-GFP genes optimized for monocot and dicot plants renders enhanced resistance to blue mold disease in tobacco (*N. tabacum* L.) [J]. *The Scientific World Journal*, 2014, 2014: 1-12.
- [50] Lai Y, Dang F, Lin J, *et al.* Overexpression of a Chinese cabbage *BrERF11* transcription factor enhances disease resistance to *Ralstonia solanacearum* in tobacco [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2013, 62: 70-78.
- [51] Jeandet P, Clément C, Courout E, *et al.* Modulation of phytoalexin biosynthesis in engineered plants for disease resistance [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2013, 14 (7): 14136-14170.
- [52] Zhang D, Jiang S, Pan J, *et al.* The overexpression of a maize mitogen-activated protein kinase gene (*ZmMPK5*) confers salt stress tolerance and induces defence responses in tobacco [J]. *Plant Biology*, 2014, 16 (3): 558-570.
- [53] Wang L, Liu Y, Cai G, *et al.* Ectopic expression of *Zm-SIMK1* leads to improved drought tolerance and activation of systematic acquired resistance in transgenic tobacco [J]. *Journal of Biotechnology*, 2014, 172: 18-29.
- [54] Ma Q H, Liu Y C. TaDIR13, a dirigent protein from wheat, promotes lignan biosynthesis and enhances pathogen resistance [J]. *Plant Molecular Biology Reporter*, 2015, 33 (1): 143-152.
- [55] Lionetti V, Raiola A, Cervone F, *et al.* Transgenic expression of pectin methylesterase inhibitors limits tobamovirus spread in tobacco and *Arabidopsis* [J]. *Molecular Plant Pathology*, 2014, 15 (3): 265-274.
- [56] 柴秋霞, 李本昌, 徐子勤. 利用转基因烟草确定 AtEL-HYPRP2 蛋白对赤霉菌的抗性及其亚细胞定位特征 [J]. *生物工程学报*, 2014, 30 (3): 472-484.
- [57] Liu D, He X, Li W, *et al.* Molecular cloning of a thaumatin-like protein gene from *Pyrus pyrifolia* and overexpression of this gene in tobacco increased resistance to pathogenic fungi [J]. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 2012, 111 (1): 29-39.
- [58] Li J B, Luan Y S, Yin Y L. *SpMYB* overexpression in tobacco plants leads to altered abiotic and biotic stress responses [J]. *Gene*, 2014, 547 (1): 145-151.
- [59] Khan R S, Darwish N A, Khattak B, *et al.* Retransformation of marker-free potato for enhanced resistance against fungal pathogens by pyramiding chitinase and wasabi defensin genes [J]. *Molecular Biotechnology*, 2014, 56 (9): 814-823.
- [60] Tyagi H, Jha S, Sharma M, *et al.* Rice SAPs are responsive to multiple biotic stresses and overexpression of Os-SAP1, an A20/AN1 zinc-finger protein, enhances the basal resistance against pathogen infection in tobacco [J]. *Plant Science*, 2014, 225: 68-76.
- [61] Li H, Liu D, He H, *et al.* Molecular cloning of a 14-3-3 protein gene from *Lilium regale* Wilson and overexpression of this gene in tobacco increased resistance to pathogenic fungi [J]. *Scientia Horticulturae*, 2014, 168: 9-16.
- [62] Wang X, Zhu X, Tooley P, *et al.* Cloning and functional analysis of three genes encoding polygalacturonase-inhibiting proteins from *Capsicum annuum* and transgenic *CaPGIP1* in tobacco in relation to increased resistance to two fungal pathogens [J]. *Plant Molecular Biology*, 2013, 81 (4/5): 379-400.
- [63] Lee H Y, Byeon Y, Back K. Melatonin as a signal molecule triggering defense responses against pathogen attack in *Arabidopsis* and tobacco [J]. *Journal of Pineal Research*, 2014, 57 (3): 262-268.