

主编按：植物免疫诱抗剂是通过激活植物自身免疫系统实现抗病防虫的生物农药，有广阔的应用前景。本期特约在该领域有非常深入研究的两个研究团队专题论述蛋白类和寡糖类植物免疫诱抗剂的研究进展，以期为中国农药绿色发展贡献力量。

◆ 专论：免疫诱抗农药(特约稿) ◆

植物免疫诱抗蛋白应用研究进展

任 杰¹, 麻志欣², 袁京京¹, 李广悦¹, 曾洪梅¹, 杨秀芬^{1*}

(1. 中国农业科学院植物保护研究所 植物病虫害综合治理全国重点实验室, 北京 100193; 2. 河北科技大学食品与生物学院, 石家庄 050018)

摘要：植物免疫诱抗蛋白作为一类特殊的信号分子，能够激活植物自身的免疫防御机制，增强植物对有害生物和生长逆境的抵抗力，成为现代植物保护领域的研究热点。与传统化学农药相比，植物免疫诱抗蛋白产品具有环保、安全、不易产生抗药性等优势，是推动农业可持续发展的重要产品。近年来，植物免疫诱抗蛋白在挖掘发现、表征鉴定和作用机制等方面取得了长足的进展，但在产品开发与应用，如蛋白活性与稳定性、规模化制备和田间应用技术等方面尚待深入研究。本文综述了植物免疫诱抗蛋白产品创制及应用的研究进展、面临的问题以及未来发展趋势，以期为推动该类产品的大规模应用提供参考。

关键词：植物免疫诱抗蛋白；生物农药；应用研究

中图分类号：TQ 450 文献标志码：A doi:10.3969/j.issn.1671-5284.2025.06.001

Research progress on the application of plant immune-induced protein

REN Jie¹, MA Zhixin², YUAN Jingjing¹, LI Guangyue¹, ZENG Hongmei¹, YANG Xiufen^{1*}

(1. State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China; 2. College of Food Science and Biology, Hebei University of Science and Technology, Shijiazhuang 050018, China)

Abstract: Plant immune-induced proteins, as a special class of signalling molecules, can activate the plant's own immune defence mechanisms, enhancing their resistance to harmful organisms and growth adversities, and have become a research focus in the field of modern plant protection. Compared to traditional chemical pesticides, plant immune-induced proteins offer advantages such as environmental friendliness, safety, and reduced likelihood of resistance development, thereby promoting sustainable agricultural development. In recent years, substantial progress has been made in the discovery, characterisation, and mechanism of action of plant immune-induced proteins. However, further research is required in their application, including aspects such as activity and stability, scaled-up production, and field application techniques. This paper reviewed the characteristics of plant immune-induced proteins, research progress in their applications, existing challenges, and future development trends. As applied research continues to deepen and mature, plant immune-induced resistance proteins were poised to become a cornerstone of biological pesticides.

Key words: plant immune-induced protein; biopesticide; applied research

收稿日期：2025-11-08

基金项目：“十四五”国家重点研发计划项目“生物农药微生物细胞工厂的设计构建”(2023YFA0914700)

作者简介：任杰(1986—)男，河北保定人，副研究员，主要从事植物病害生物防治、蛋白质工程研究工作。E-mail: renjie02@caas.cn

通信作者：杨秀芬(1963—)女，河北唐山人，研究员，主要从事植物病害生物防治、植物免疫诱抗剂开发工作。E-mail: yangxiufen@caas.cn

长期以来,植物保护措施主要依赖于各类农药对有害生物的杀灭或抑制效果,而忽视了植物自身健康状态的关键作用。事实上,与动物类似,植物在长期进化过程中形成了完善的天然免疫系统,植物免疫力可以保持植物健康生长状态,有效减轻病虫害发生程度,从而降低由此造成的经济损失,以及农药防治带来的农产品安全性问题和环境风险等。增强植物免疫功能为植物保护提供了新的思路,通过培育健康植株或者增强植株免疫力来构建“第一道防线”,是植物保护的根本途径,比单纯依赖农药防控更为持久和环保^[1]。因此,在植物免疫学理论指导下,近年来植物免疫诱导剂的研发与应用越来越受到重视,许多产品在农作物病虫害绿色防控和农产品安全生产中发挥了重要作用,成为植物保护体系的核心技术之一。

植物免疫诱抗蛋白是一类能够诱导植物自身免疫系统启动、增强植物抗性的蛋白质,虽然植物免疫诱抗蛋白产品归类为生物农药,但与一般概念的生物农药不同。生物农药是利用生物活体或其代谢产物以及植物提取物等靶向农业有害生物进行杀灭或抑制的生物制剂,植物免疫诱抗蛋白产品一般不直接杀死有害生物,而是通过激发植物先天免疫系统并调节植物新陈代谢,从而增强植物抗性,保障植物健康生长,减轻有害生物危害而达到抗病增产的效果^[2]。植物免疫诱抗蛋白产品能诱导植物系统获得性抗性,不直接作用于有害生物,有效降低有害生物产生抗药性/耐药性的风险,并且具有广谱性、易降解、无残留,对人畜和环境安全等优点,是农业可持续发展的重要植保措施。

1 植物免疫诱抗蛋白的来源与作用特点

1992年,美国康奈尔大学在《Science》杂志报道了从引发梨火疫病的欧文氏杆菌(*Erwinia amylovora*)中分离获得过敏蛋白Harpin,该蛋白能够在植物的叶片上引起过敏反应,并诱导植物获得系统抗性,开启了植物免疫诱抗蛋白的研发热潮^[3]。随着植物-微生物互作机制、基因组测序、分子生物学、结构生物学以及生物信息学的蓬勃发展,越来越多不同来源的植物免疫诱抗蛋白被挖掘、分离以及鉴定出来。目前,已经从不同来源的生物中分离鉴定出上百种植物免疫诱抗蛋白,涵盖植物病原细菌、卵菌、真菌和昆虫,甚至在植物和非致病菌中也发现了能诱导植物产生免疫抗性的蛋白,相关研究已有较为详尽的综述介绍^[4-6]。一些经典研究和近期

发现的植物免疫诱抗蛋白有:来源于植物病原细菌的Harpin蛋白^[7-10]、鞭毛结构蛋白Flagellin^[11]、来源于卵菌的隐地蛋白Elicitin^[12-13]、大豆疫霉(*Phytophthora sojae*)的XEG1蛋白^[14-15]等;来源于植物病原真菌极细链格孢(*Alternaria tenuissima*)的PeaT1蛋白^[16-18]和Hrip1蛋白^[19-20]、大丽轮枝菌(*Verticillium dahliae*)的Avel蛋白^[21]、PevD1蛋白^[22-24]、VdAL蛋白^[25-26]、VP2蛋白^[27]、非苜蓿轮枝菌(*Verticillium nonalfalfae*)的PeVn1蛋白^[28-29]、稻瘟病菌(*Magnaporthe oryzae*)的MoHrip1蛋白^[30-31]、MoHrip2蛋白^[32-33]、稻曲病菌(*Ustilaginoidea virens*)的UvScd1蛋白^[34]、金黄壳囊孢菌(*Cytospora chrysosperma*)的CcHE1蛋白^[35]、灰葡萄孢(*Botrytis cinerea*)的BcGs1蛋白^[36]、核盘菌(*Sclerotinia sclerotiorum*)的SsGP1蛋白^[37-38]等;来源于褐飞虱(*Nilaparvata lugens*)的蛋白质二硫键异构酶NIPDI1^[39]、来源于灰飞虱(*Laodelphax striatellus*)唾液中的鞘蛋白Lsactin^[40]。这些蛋白往往是病原菌或昆虫侵染植物的“先锋军”,在长期的进化互动中被植物免疫系统识别,成为激活植物免疫系统的“警报器”。此外,植物本身、非致病菌乃至有益菌中也存在免疫诱抗蛋白,如来源于香蕉的MaPep1和MbPep1蛋白^[41]、来源于棉花的GLP2蛋白^[42]、来源于杨凌糖丝菌(*Saccharothrix yanglingensis*)的HSyp1蛋白、HSyp2蛋白和PeSy1蛋白^[43-44]、来源于枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)的AMEP412蛋白^[45-46]、来源于侧孢短芽孢杆菌的PeBL1蛋白^[47]、来源于解淀粉芽孢杆菌的PeBA1蛋白^[48]、来源于帚枝霉属内生真菌(*Sarocladium brachiariae*)的SbES蛋白^[49]、来源于链霉菌的GP1pro蛋白^[50]、来源于哈茨木霉的TH33疏水蛋白^[51]、以及来源于黏细菌的脂蛋白G200^[52]等。“有害”和“有益”的信号是根据人类的需求定义,而免疫诱抗蛋白与植物互动还应有更广阔的理解。

植物免疫诱抗蛋白通过模拟病原菌或逆境信号,触发植物的“免疫识别机制”,进而启动植物体内的多层防御机制,增强植物自身的基础抗性,最终减轻有害生物造成的危害。其作用特点主要包括以下四方面。

1.1 不直接毒杀有害生物

传统农药直接作用于靶标有害生物(如害虫、病原菌等),通过干扰其生理过程实现防控。植物免疫诱抗蛋白靶向植物自身的免疫系统,模拟病原体侵染信号(激发子等)或逆境信号,如病原相关分子模式(PAMPs)或损伤相关分子模式(DAMPs),激活植物的模式识别受体(PRRs)触发植物的“免疫警

报”进而激活水杨酸(SA)、茉莉酸(JA)、乙烯(ET)等激素防御通路,活性氧(ROS)爆发、钙离子内流、MAPK级联,引起病程相关蛋白(PR蛋白)的表达,促使植保素(如酚类、黄酮类)合成,增强细胞结构抗性,促进细胞壁加厚(木质素、胼胝质沉积),气孔关闭等物理屏障形成。这些多重免疫反应从单个细胞传递到植物所有细胞,形成系统性获得抗性,增强对有害生物和逆境的抵抗/耐受能力^[53]。因此,植物免疫诱抗蛋白对植物的保护作用不是直接杀灭有害生物,而是通过激活植物自身免疫系统,提高抗性而达到保护植物的作用。

1.2 延缓抗药性,提高安全性

长期依赖化学农药易导致有害生物产生抗药性,降低其防控效果,导致用药量不断增加,成本提高等诸多问题。植物免疫诱抗蛋白作用于植物本身而不是有害生物,应用中不会对有害生物产生选择压力,不易产生抗药性,减少抗药性风险,延长了防控措施的有效期。此外,免疫诱抗蛋白由天然氨基酸组成,在自然环境中能够快速降解,很少在农产品和环境残留,且对有益昆虫、鸟类等非靶标生物的影响极小。植物免疫诱抗蛋白与农药协同使用可以减少农药用量(尤其是预防性用药),降低农药残留对环境和农产品的污染,符合绿色农业和可持续发展的需求。

1.3 提高植物基础抗性,具有广谱性

植物免疫诱抗蛋白是通过诱导植物自身免疫力而提高植物基础抗性,并不针对有害生物,因此具有广谱性,可以诱导植物对多种细菌、真菌病害、病毒病以及非生物胁迫的抗性。其对多种作物(如粮食、蔬菜、果树、花卉等)和多种病害(真菌、细菌、病毒病)具有广谱诱导效果,适用性强,且可与肥料、农药等混合使用,减少化学农药使用量,是保障农业可持续发展的理想绿色植保产品。

1.4 滞后性和持久性

由于植物响应免疫诱抗蛋白需要识别-信号转导-产生化学和物理防御的过程,因此发挥作用存在迟滞期。迟滞期的长短因不同植物和诱导蛋白而异,短则几个小时,长则几天。诱导抗性具有持久性,往往可以持续4~6周,甚至更长时间。此外,植物还具有“免疫记忆”的特性,即植物首次受到诱导或刺激后,迅速启动免疫防御系统,并将这种防御状态传递到未受刺激和侵染的部位或整株植物^[54]。植物会保留这种预警记忆,当再次遇到胁迫时能产生迅速的抗性反应来保护自身免受伤害。

总之,植物免疫诱抗蛋白通过诱导植物产生系统性抗性,提高多种植物对多种有害生物和环境胁迫因子(如干旱、低温、盐碱、重金属等)的抵抗能力,减少对植物的伤害,维持作物正常的生理代谢(如光合作用、养分吸收),从而稳定或提高产量。在田间应用中,植物免疫诱抗蛋白可以与化学农药联合使用,协同增效,实现速效性和持久性的互补,不易产生耐药性,减少化学农药用量,有助于提升农产品品质(如风味、营养成分),也可以与腐殖酸、海藻提取物等生物刺激素混用,增强植物对免疫诱抗蛋白的响应,协同提升抗逆和增产效果。

2 植物免疫诱抗蛋白的应用研究

虽然目前已有众多植物免疫诱抗蛋白被发现并鉴定,但相关研究大多集中在上游基础科学研究层面,关于下游的生产与应用研究相对薄弱。下文将重点介绍几种应用研究较多的植物免疫诱抗蛋白。

2.1 Harpin蛋白

Harpin蛋白是由革兰氏阴性植物病原细菌分泌的一类富含甘氨酸的蛋白质,是目前研究最早也是研究最多的一类植物免疫诱抗蛋白。其最初在梨火疫病菌(*Erwinia amylovora*)中发现,即Harpin Ea蛋白,后续在青枯病菌(*Ralstonia solanacearum*)、丁香假单胞菌(*Pseudomonas syringae*)、水稻白叶枯病菌(*Xanthomonas oryzae*)等病原菌中发现相应的Harpin蛋白。这类蛋白能诱导植物产生过敏反应(HR),激活病程相关蛋白(PR蛋白)表达,增强对真菌、细菌、病毒的抗性,同时可促进植物生长。Harpin Ea蛋白最初由康奈尔大学研发,后由美国Eden Bioscience公司通过在大肠杆菌中表达实现规模化生产。其制剂产品Messenger[®]于2000年获得美国登记,2001年荣获“美国总统绿色化学挑战奖”,被誉为植物保护和食品安全的绿色化学革命。之后,美国PHC公司收购了Eden Bioscience公司相关技术,相继推出Ea peptide 91398和Harpin $\alpha\beta$ 等系列改良产品。在我国,Harpin Ea蛋白于2007年获得登记,登记产品为3%超敏蛋白微粒剂(PD20070120),登记用于水稻、番茄、辣椒和烟草。其具有抗病和调节生长的作用,国内市场的商品名为康壮素。

2.2 6%寡糖·链蛋白可湿性粉剂(阿泰灵)

6%寡糖·链蛋白可湿性粉剂(氨基寡糖素3%+极细链格孢激活蛋白3%)由中国农业科学院植物保护研究所和中保绿农科技有限公司联合开发。其中,活性蛋白来源于极细链格孢激活蛋白PeaT1和

Hrip1 具有高效、稳定诱导植物抗病性和促进植物生长的功能,通过培养基和发酵条件的不断优化,蛋白产量比天然菌株提高4倍以上;发酵48 h后的培养液用胶体磨切断菌丝,释放菌体中有效蛋白,向其中添加蛋白高效保护和稳定剂,解决了制剂加工及贮存过程中蛋白不稳定的技术难题,使蛋白制剂的货架期由原来的6个月延长到2年。极细链格孢激活蛋白与氨基寡糖素复配而成的可湿性粉剂,商品名为阿泰灵,2017年获得农业农村部正式登记(PD20171725),是我国首个自主知识产权的植物免疫诱抗蛋白生物农药。2019年,在原登记的番茄病毒病和烟草病毒病基础上,完成了水稻病毒病、马铃薯病毒病、西瓜枯萎病和白菜软腐病的扩展登记,目前正在推进其在大豆根腐病上的登记。6%寡糖·链蛋白可湿性粉剂使用简便,可通过种子处理、叶面喷雾、滴灌和浇灌等多种方式增强植物对真菌、细菌、病毒及害虫侵染的抵御能力。其已在全国28个省、1 500多个县市、2万多个乡镇开展试验示范和推广,累计推广面积在333.3万hm²以上,年销售额超亿元,获得“全国农牧渔业丰收奖”一等奖等多个奖项,产品获得了国内外同行的高度认可。

2.3 免疫诱抗蛋白维大力

维大力由中国农业大学研发,通过将来源于大丽轮枝菌的激活蛋白Allergen Asp f2-like(VdAL)在大肠杆菌工程菌中过表达,创制成新型生物工程蛋白。其可以通过调节植物钙调蛋白(CaM)、脂氧合酶2(LOX2)等激活作物自身免疫反应,提高作物抗病抗逆性。大面积推广示范试验结果显示,维大力对多种作物,如水稻、小麦、玉米、棉花、番茄、樱桃、蓝莓等,均表现出良好的抗病增产效果。此外,中国农业大学还在继续推进禾敏素和威普绿等新型免疫诱抗蛋白产品的研发工作。

2.4 XEG1蛋白

南京农业大学研发的XEG1(xyloglucan-specific endoglucanase 1)蛋白,来源于疫霉菌等微生物中的糖苷水解酶12(GH12)家族蛋白,是一类广泛存在且相对保守的致病因子。其兼具植物免疫诱抗活性,是植物-病原菌互作研究中的关键分子,也是目前作用机制研究最深入的植物免疫诱抗蛋白之一。通过对XEG1以及受体蛋白RXEG1结构和互作机制的解析,研究团队理性设计了XEG1突变体E143D,屏蔽了致病活性,但保留了免疫诱抗活性。基于真核高效发酵系统和缓释工艺,研发出免疫诱抗蛋白制剂康佑系列,目前正同步开展田间示范及登记筹备工作。

3 植物免疫诱抗蛋白面临的问题

植物免疫诱抗蛋白的应用突破了以直接杀灭为目的的传统防治理念,转向以提升植物健康为本的植物保护新模式。通过激活植物自身免疫系统来减轻有害生物危害,具有人畜安全、环境友好的显著特点,在无公害、绿色及有机食品生产领域中展现出巨大的市场潜力。但免疫诱抗蛋白仍存在诸多问题。

3.1 活性问题

目前,植物免疫诱抗蛋白如何触发植物免疫的作用机制尚不完全清晰,已鉴定出的受体蛋白数量还很少,受体蛋白变构与下游抗病信号通路的关联证据还需要深入探讨。只有进一步明确免疫诱抗蛋白和受体蛋白的作用方式及变构机制,才能针对性地进行蛋白的筛选和分子设计,并辅以结构生物学和蛋白质的智能改造,从而进一步提高蛋白活性。

3.2 稳定性问题

植物免疫诱抗蛋白作为生物农药,除了关注其活性外,田间应用的稳定性也需要进一步关注。在自然环境中,蛋白产品在储存运输和使用过程中,易受紫外线、温度、湿度、光照等环境因素的影响,导致其持效期缩短,使用效果降低。此外,蛋白制剂在植物叶片和根际的降解效率不同,致使不同剂型产品的应用效果存在很大差异,缓释制剂和纳米载体技术可能是解决作用时间和稳定性问题的方向。

3.3 递送效率问题

田间施用植物免疫诱抗蛋白产品后,蛋白渗透到细胞膜外的过程仍需要深入研究。与小分子农药相比,植物免疫诱抗蛋白的分子质量多在10 kDa以上,有的甚至在60 k~90 kDa。理论上讲,其穿透和运输可能比小分子农药更加困难。就喷施的蛋白如何穿过叶片表面蜡质层或气孔作用于植物细胞膜、穿过效率等问题需要进行更深入的理论研究,以支持后续的精准施药工作,决定蛋白的施用浓度和剂量。同时,需要开发辅助渗透剂和延展剂来提高免疫诱抗蛋白的利用效率。

3.4 成本控制问题

为有效提升产品竞争力,必须着力解决免疫诱抗蛋白生产成本高的问题。对此,可采用廉价培养基(如糖蜜、淀粉水解液)降低生产原料成本,优化发酵工艺以提高蛋白产量,以及扩大生产规模等多种途径,实现产品成本的显著下降。

3.5 科普及农民认知问题

与化学农药“立竿见影”效果相比,免疫诱抗蛋白防效显现出一定的滞后性,这导致农民初期接受度往往较低。因此,需通过政策引导、长期示范推广、成本核算等逐步提升农民接受度。为降低农事操作成本,还需开发植物免疫诱抗蛋白与其他化学杀菌剂、杀虫剂、生长调节剂等的联合施用技术,以及开发适用于飞防的制剂和用药技术。

4 植物免疫诱抗蛋白未来发展趋势

4.1 性能优化

未来研究将聚焦于改良免疫诱抗蛋白产品的持效性和稳定性。通过对蛋白质结构改造、优化生产工艺或添加稳定剂等方式,延长其在环境中的持效期,使其能更持久地激发植物免疫反应,同时加快起效速度,缩小与化学农药在防效上的差距。

4.2 多元复配

多种激发子联用或与其他药剂联用是未来发展的趋势。将不同作用机制的蛋白质诱抗剂混用,或与化学农药、生物农药、植物生长调节剂等复配,既能增强防治效果,又能扩大防治范围,同时还可减少单一药剂使用量,降低抗药性风险。

4.3 应用拓展

随着对植物免疫机制研究的不断深入,蛋白质诱抗剂的应用范围将不断扩大。除了应用于农作物病虫害防治,还可在园林植物保护、生态修复和植物培育等领域发挥作用。同时,免疫诱抗蛋白也会更多地应用于有机农业、绿色农业生产中,助力实现农产品安全生产与生态环境保护双赢。

4.4 技术创新

借助基因工程、蛋白质工程等高新技术,有望发现和创制更多免疫诱抗蛋白新产品。通过基因编辑技术可改造植物自身基因,使其表达特定的免疫诱抗蛋白,提高植物自身抗性。此外,人工智能技术也将用于快速筛选和设计具有高效诱抗活性的蛋白质,加速研发进程。

4.5 剂型升级

利用微胶囊化、缓释配方及纳米载药系统等前沿技术,开发更高效的剂型。这些新剂型可提高蛋白质诱抗剂的稳定性、靶向传递效率,使药剂更精准地作用于目标植物,减少浪费和对环境的影响,同时方便使用,提升用户体验。

4.6 机制研究深入

未来需进一步明确植物免疫诱抗剂作用靶标、

受体识别及关键激活点,阐明其提高农作物抗病性的激活机制。这将为设计和开发更高效的蛋白质诱抗剂提供坚实的理论基础,有助于创制出更具针对性和高效性的产品。

5 结论

植物免疫诱抗蛋白作为激活植物自身防御机制的新型生物农药,具有广谱、安全、可持续等显著优势,在农业绿色发展扮演着重要角色。尽管当前面临作用机制解析不足、生产成本低、推广认知难等挑战,但其在抗病、抗逆、增产方面的潜力已在多种作物中得到验证。未来,随着结构生物学、合成生物学、纳米技术等领域的突破,以及政策支持和市场需求的双重驱动,植物免疫诱抗蛋白有望在“农药减量增效”和“粮食安全”战略中实现更大突破,成为引领生物农药产业发展的核心力量。通过跨学科协作、技术创新与农艺实践的深度融合,这一领域将为全球农业可持续发展提供更高效、更环保的解决方案。

参考文献

- [1] 邱德文,曾洪梅.植物免疫诱导技术[M].北京:科学出版社,2021.
- [2] QIU D W, DONG Y J, ZHANG Y, et al. Plant immunity inducer development and application[J]. Molecular Plant Microbe Interactions, 2017, 30(5): 355-360.
- [3] WEI Z M, LABY R J, ZUMOFF C H, et al. Harpin, elicitor of the hypersensitive response produced by the plant pathogen *Erwinia amylovora*[J]. Science, 1992, 257(5066): 85-88.
- [4] 刘雪秋,张华茜,杜春梅.蛋白质类植物免疫诱抗剂[J].中国生物化学与分子生物学报,2024,40(11): 1479-1492.
- [5] 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.
- [6] 孙义军,黄乐,何群,等.蛋白激发子研究进展[J].广东化工,2010,37(11): 81-83.
- [7] LAWAJU B R, LAWRENCE K S, LAWRENCE G W, et al. Harpin-inducible defense signaling components impair infection by the ascomycete *Macrophomina phaseolina*[J]. Plant Physiol Biochem, 2018, 129: 331-348.
- [8] MIAO W, WANG X, SONG C, et al. Transcriptome analysis of Hpa1Xoo transformed cotton revealed constitutive expression of genes in multiple signalling pathways related to disease resistance [J]. J Exp Bot, 2010, 61(15): 4263-4275.
- [9] RODRIGO-GARCIA J, NAVARRETE-LABORDE B A, ROSA L, et al. Effect of Harpin protein as an elicitor on the content of phenolic compounds and antioxidant capacity in two hydroponically grown lettuce (*Lactuca sativa* L.) varieties[J]. Food Sci Tech-Brazil, 2019, 39: 72-77.
- [10] SCARIOTTO S, TOMAZELI V N, PALADINI M V, et al. Plant innate immunity in strawberry induced by pathogen-associated

- molecular pattern harpin and acibenzolar-*S*-methyl[J]. Theor Exp Plant Phys, 2021, 33(4): 357-367.
- [11] FELIX G, DURAN J D, VOLKO S, et al. Plants have a sensitive perception system for the most conserved domain of bacterial Flagellin[J]. Plant Journal, 1999, 18(3): 265-276.
- [12] RICCI P, BONNET P, HUET J C, et al. Structure and activity of proteins from pathogenic fungi *Phytophthora* Elicitin necrosis and acquired resistance in tobacco[J]. European Journal of Biochemistry, 1989, 183(3): 555-563.
- [13] 梁元存, 刘爱新, 董汉松. Elicitins与植物的抗病性[J]. 微生物学通报, 2004, 31(2): 134-137.
- [14] MA Z C, SONG T Q, ZHU L, et al. A *Phytophthora sojae* glycoside hydrolase 12 protein is a major virulence factor during soybean infection and is recognized as a PAMP[J]. Plant Cell, 2015, 27(7): 2057-2072.
- [15] MA Z C, ZHU L, SONG T Q, et al. A paralogous decoy protects *Phytophthora sojae* apoplastic effector PsXEG1 from a host inhibitor[J]. Science, 2017, 355(6326): 710-714.
- [16] MENG F, XIAO Y, GUO L, et al. A DREPP protein interacted with PeaT1 from *Alternaria tenuissima* and is involved in elicitor-induced disease resistance in *Nicotiana* plants[J]. J Plant Res, 2018, 131: 827-837.
- [17] 张薇, 杨秀芬, 邱德文, 等. 激活蛋白PeaT1诱导烟草对TMV的系统抗性[J]. 植物病理学报, 2010, 40(3): 290-299.
- [18] LIN T C, LIN C L, CHUNG W C, et al. Pathogenic fungal protein-induced resistance and its effects on vegetable diseases[J]. Journal of Agricultural Science, 2017, 155(7): 1069-1081.
- [19] PENG X C, QIU D W, ZENG H M, et al. Inducible and constitutive expression of an elicitor gene Hrip1 from *Alternaria tenuissima* enhances stress tolerance in *Arabidopsis*[J]. Transgenic Res, 2015, 24(1): 135-145.
- [20] DONG Y, ZHU H, QIU D W. Hrip1 enhances tomato resistance to yellow leaf curl virus by manipulating the phenylpropanoid biosynthesis and plant hormone pathway[J]. 3 Biotech, 2023, 13(1): 11.
- [21] DE JONGE R, VAN ESSE H P, MARUTHACHALAM K, et al. Tomato immune receptor Vel recognizes effector of multiple fungal pathogens uncovered by genome and RNA sequencing[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2012, 109(13): 5110-5115.
- [22] WANG B N, YANG X F, ZENG H M, 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.
- [23] 李泽, 梁颖博, 段佳琪, 等. 蛋白激发子 PevD1 诱导本生烟植素辣椒醇的产生和积累[J]. 植物保护, 2021, 47(1): 31-39.
- [24] ZHANG Y, GAO Y, LIANG Y, et al. *Verticillium dahliae* PevD1, an Alt a 1-like protein, targets cotton PR5-like protein and promotes fungal infection[J]. J Exp Bot, 2019, 70(2): 613-626.
- [25] MA A F, ZHANG D P, WANG G X, et al. *Verticillium dahliae* effector VDAL protects MYB6 from degradation by interacting with PUB25 and PUB26 E3 ligases to enhance *Verticillium wilt* resistance[J]. The Plant Cell, 2021, 33(12): 3675-3699.
- [26] YUAN Y, ZHOU M, NI W, et al. Foliar application of *Verticillium dahliae* AspF2-like protein improved the heat tolerance of creeping bentgrass by regulating photosynthetic and antioxidant capabilities [J]. Crop Science, 2025, 65(1): 21415.
- [27] QIU P, ZHENG B, YUAN H, et al. The elicitor VP2 from *Verticillium dahliae* triggers defence response in cotton[J]. Plant Biotechnology Journal, 2024, 22(2): 497-497.
- [28] ZHANG Z, WANG D, WANG Y, et al. Protein elicitor PeVn1 induces resistance to *Botrytis cinerea* in strawberry and differential transcriptomic analysis[J]. Frontiers in Microbiology, 2025, 16(16): 1541448.
- [29] ZHANG Z, WANG D, DONG B, et al. A protein elicitor PeVn1 from *Verticillium nonalfalfae* HW recognized as a MAMP triggers plant immunity response[J]. Frontiers in Plant Science, 2024, 15: 1468437.
- [30] CHEN M, ZENG H, QIU D W, et al. Purification and characterization of a novel hypersensitive response-inducing elicitor from *Magnaporthe oryzae* that triggers defense response in rice[J]. PLoS One, 2012, 7(5): e37654.
- [31] ZHANG Y, LIANG Y, DONG Y, et al. The *Magnaporthe oryzae* Alt a 1-like protein MoHrip1 binds to the plant plasma membrane [J]. Biochemical & Biophysical Research Communications, 2017, 492(1): 55-60.
- [32] NIE H Z, ZHANG L, ZHUANG H Q, et al. Secreted protein MoHrip2 is required for full virulence of *Magnaporthe oryzae* and modulation of rice immunity[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2019, 103(15): 6153-6167.
- [33] 闫建塔. 稻瘟菌效应蛋白MoHrip2靶向水稻OsOLP1调控寄主免疫的分子机制[D]. 北京: 中国农业科学院, 2021.
- [34] 周鹏. 稻曲病菌效应蛋白UvScd1的作用机理及防治稻瘟病的研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2023.
- [35] LIU X R, TIAN C M, XIONG D G. A putative elicitor CcHE1 from *Cytospora chrysosperma* enhances plant resistance to phytopathogenic fungi[J]. Pest Management Science, 2025, 81(9): 5470-5483.
- [36] ZHANG Y, ZHANG Y H, QIU D W, et al. BcGs1, a glycoprotein from *Botrytis cinerea*, elicits defence response and improves disease resistance in host plants[J]. Biochemical & Biophysical Research Communications, 2015, 457(4): 627-634.
- [37] MIAO G, XIE J, FU Y, et al. A necrotrophic phytopathogen-derived GPI-anchored protein functions as an elicitor to activate plant immunity and enhance resistance[J]. Molecular Plant Pathology, 2025, 26(4): e70072.
- [38] 崔文婧. 核盘菌分泌蛋白SsCTP1的功能分析及其寄主互作蛋白鉴定[D]. 长春: 吉林大学, 2024.
- [39] FU J M, ZHAO Z C, FANG J C, et al. Salivary elicitor disulfide isomerase from *Nilaparvata lugens* targets host rice UDP-glucose epimerase 2 to induce plant defenses[J]. Plant Stress, 2025, 15: 100717.
- [40] QI L, LI J, LI S, et al. An insect salivary sheath protein triggers plant resistance to insects and pathogens as a conserved HAMP[J]. Advanced Science, 2025, 12: 2415474.
- [41] KAWICHA P, RATTANAPOLSAN L, BOONRUANGROD R, et al. MaPep1 and MbPep1, as plant elicitor peptides in banana, (下转第 20 页)

- [12] 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.
- [13] 乔康, 姬小雪, 邱士芬. 氨基寡糖素2%水剂防治番茄病毒病试验[J]. 农药科学与管理, 2012, 33(5): 59-60; 62.
- [14] 杨帅, 徐淑兵, 金岩, 等. 5种生物农药对芦笋茎枯病的防治效果[J]. 中国蔬菜, 2021(7): 83-87.
- [15] 王怡萍, 彭予汐, 徐一仟, 等. 氨基寡糖素对小麦条锈病防控及增产效果评估[J]. 植物保护学报, 2025, 52(1): 222-230.
- [16] 付思蕊, 王胤, 陈雅奇, 等. 不同植物免疫诱抗剂对番茄的诱抗促生作用研究[J]. 蔬菜, 2023(2): 43-48.
- [17] 何立楠, 石金巧, 张荣全, 等. 戊唑醇与氨基寡糖素复配对猕猴桃软腐病的防控效果[J]. 世界农药, 2021, 43(10): 25-29; 34.
- [18] 王佐乾, 吕亮, 杨小林, 等. 五种植物免疫诱抗剂对戊唑醇减量增效的研究[J]. 湖北农业科学, 2024, 63(11): 68-71.
- [19] 李聪聪, 王亚娇, 栗秋生, 等. 防治玉米叶斑病高效药剂筛选及药剂减施增效技术[J]. 植物保护, 2022, 48(3): 342-348.
- [20] 张彤彤, 赵响树, 张武, 等. 氨基寡糖素与啮菌酯和蛇床子素联用在马铃薯黑痣病和晚疫病防治中的应用效果评价[J]. 中南农业科技, 2023, 44(11): 6-11.
- [21] 杜蕙, 蒋晶晶. 生物农药与化学杀菌剂对葡萄霜霉病的联合作用效果[J]. 甘肃农业科技, 2020(1): 25-29.
- [22] 付欣, 张媛媛, 朱发娣, 等. 乙蒜素与氨基寡糖素对甜瓜细菌性果斑病协同杀菌作用研究[J]. 热带农业科学, 2025, 45(1): 76-81.
- [23] 徐作珽, 李林, 李长松, 等. 中生菌素和氨基寡糖素对西瓜枯萎病防治试验[J]. 中国蔬菜, 2003(3): 10-12.
- [24] 张振华, 安娟, 徐希宝. 8%氨基寡糖素·宁南霉素可溶液剂防治番茄病毒病田间药效试验[J]. 黑龙江粮食, 2023(10): 42-44.
- [25] 神兴明, 王娜, 任士伟, 等. 氨基寡糖素对番茄根结线虫病的防效及其促生效果研究[J]. 现代农业科技, 2023(3): 109-112.
- [26] 陈立萍, 杨峻, 王朝斌, 等. 几种药剂防治黄瓜根结线虫效果比较研究[J]. 农药科学与管理, 2018, 39(1): 53-56.
- [27] 郭志刚. 氨基寡糖素(0.5%水剂)对黄瓜根结线虫病的防治试验[J]. 农业科技通讯, 2014(3): 123-124.
- [28] 王泊理, 赵江克, 王孟玺. 氨基寡糖素和噻唑膦防治哈密瓜根结线虫的效果[J]. 植物医生, 2017, 30(1): 64-66.
- [29] 郑获, 曾锦冰, 李次平, 等. 氨基寡糖素复配噻唑膦对柑橘线虫的防治试验[J]. 农业与技术, 2017, 37(11): 29-30; 39.
- [30] 李健明, 何觉勤, 许丽娟, 等. 2%阿维菌素·氨基寡糖素胶囊悬浮剂的制备及药效研究[J]. 广东化工, 2020, 47(23): 37-38; 20.
- [31] 马静, 常虹, 邓素花, 等. 31%氟虫腈·噻虫嗪·氨基寡糖素悬浮种衣剂防治玉米蛴螬的田间药效试验[J]. 河南农业, 2017(26): 12-13.
- [32] 王亚霜. 氨基寡糖素对小麦和玉米的促生作用及其机理的初步研究[D]. 河南新乡: 河南科技学院, 2020.
- [33] 杨晓辉. 3种植物生长调节剂对玉米生长及产量的影响[J]. 特种经济动植物, 2023, 26(1): 33-35.
- [34] 周森. 12%氨基寡糖素·香草硫缩病醚微乳剂对小麦的促生、增产与防病作用研究[D]. 陕西杨凌: 西北农林科技大学, 2021.
- [35] LU Y. Popularization and application of haidasu (5% amino-oligosaccharin) as a plant immunity inducer in main crops cultured by crops[J]. Agricultural Science & Technology, 2015, 16(12): 2733-2735; 2741.
- [36] 吴雁斌, 吕和平, 高彦萍, 等. 植物生长调节剂拌种对马铃薯生长发育、光合特性及产量的影响[J]. 福建农业学报, 2022, 37(5): 578-584.
- [37] 欧利娜. 氨基寡糖素促进茶树生长的作用机制研究[D]. 贵阳: 贵州大学, 2020.

(编辑: 顾林玲)

(上接第6页)

- confer resistance to banana blood disease caused by *Ralstonia solanaceae* subsp. *celesbesensis*[J]. Plant Protection Science, 2025, 61(3): 262.
- [42] PEI Y K, ZHU Y T, JIA Y J, et al. Molecular evidence for the involvement of cotton *GhGLP2* in enhanced resistance to *Verticillium* and *Fusarium* Wilts and oxidative stress[J]. Sci Rep, 2020, 10(1): 12510.
- [43] 于洪佳, 张家阳, 王平平, 等. 杨凌糖丝菌蛋白激发子HSyp1和HSyp2诱导植物抗病功能[J]. 微生物学报, 2025, 65(1): 268-282.
- [44] WANG J, LIU S, REN P, et al. A novel protein elicitor (PeSy1) from *Saccharothrix yanglingensis* induces plant resistance and interacts with a receptor-like cytoplasmic kinase in *Nicotiana benthamiana*[J]. Molecular Plant Pathology, 2023, 24(5): 436-451.
- [45] LIU Q, WANG S, DU Y, et al. Improved drought tolerance in soybean by protein elicitor AMEP412 induced ROS accumulation and scavenging[J]. Biotechnology & Biotechnological Equipment, 2022, 36(12): 1623-1633.
- [46] LIU Q, SHEN Y, YIN K. The antimicrobial activity of protein elicitor AMEP412 against *Streptomyces scabiei*[J]. World Journal of Microbiology and Biotechnology, 2020, 36(1): 18.
- [47] WANG H, YANG X, GUO L, et al. PeBL1, a novel protein elicitor from *Brevibacillus laterosporus* strain A60, activates defense responses and systemic resistance in *Nicotiana benthamiana* [J]. Applied & Environmental Microbiology, 2015, 81(8): 2706-2716.
- [48] WANG N B, LIU M J, GUO L H, et al. A novel protein elicitor (PeBA1) from *Bacillus amyloliquefaciens* NC6 induces systemic resistance in tobacco[J]. International Journal of Biological Sciences, 2016, 12(6): 757-767.
- [49] 王宝. 内生真菌HND5激发子蛋白SbES及挥发性物质生防潜力分析[D]. 武汉: 华中农业大学, 2019.
- [50] SUN Y B, REN X Y, GUO W H, et al. Protein elicitor GP1pro targets aquaporin NbPIP2;4 to activate plant immunity [J]. Plant, Cell & Environment, 2023, 46(8): 2575-2589.
- [51] 黄佩. 哈茨木霉TH33疏水蛋白的异源表达及诱导烟草防御反应[D]. 北京: 中国农业科学院, 2020.
- [52] 赵玉强. 黏细菌来源MAMP鉴定及其诱发植物超敏反应机制研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2022.
- [53] NGOU B P M, DING P T, JONES J D G. Thirty years of resistance: zig-zag through the plant immune system[J]. The Plant Cell, 2022, 34(5): 1447-1478.
- [54] HAKE K, ROMEIS T. Protein kinase-mediated signalling in priming: immune signal initiation, propagation, and establishment of long-term pathogen resistance in plants[J]. Plant, Cell & Environment, 2019, 42(3): 904-917.

(编辑: 顾林玲)