

ABA喷施提高菊花抗蚜性及其生理机理

张瓚, 王萃铂, 房伟民, 陈发棣, 蒋甲福, 管志勇, 陈素梅*

南京农业大学园艺学院, 南京210095

摘要: 为了检测ABA对菊花抗蚜性的影响, 以切花菊‘神马’为材料, 叶面喷施浓度为0 (对照)、0.06和0.1 mmol·L⁻¹脱落酸(abscisic acid, ABA), 24 h后接种蚜虫。接种7 d开始统计蚜虫数目, 每2 d统计一次, 连续统计2周, 发现0.06 mmol·L⁻¹ ABA处理下, 蚜虫数目明显少于对照和0.1 mmol·L⁻¹ ABA处理, 即0.06 mmol·L⁻¹ ABA可以提高菊花的抗蚜性。同时研究了外源ABA以及蚜虫接种后菊花叶片的抗氧化酶SOD、POD、CAT活性、H₂O₂含量和超氧阴离子产生速率。结果表明: 未接种蚜虫时, 0.06 mmol·L⁻¹ ABA处理下各生理指标均有升高, 而0.1 mmol·L⁻¹ ABA处理与对照无显著差异($P < 0.05$)。0.06 mmol·L⁻¹ ABA预处理后接种蚜虫植株中, SOD、POD和CAT活性表现为先上升后下降再上升的趋势, 峰值分别为对照的1.6、2.3和1.9倍, H₂O₂含量和超氧阴离子产生速率具有类似的变化趋势, 峰值时均为对照的2.3倍, 与对照相比均差异显著。表明ABA可以通过调节活性氧水平来提高菊花的抗蚜性。

关键词: 脱落酸(ABA); 菊花; 蚜虫; 抗性

ABA Spraying Enhanced Aphids Resistance in Chrysanthemum and Corresponding Physiological Mechanisms

ZHANG Zan, WANG Cui-Bo, FANG Wei-Min, CHEN Fa-Di, JIANG Jia-Fu, GUAN Zhi-Yong, CHEN Su-Mei*

College of Horticulture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China

Abstract: In order to testify the effects of ABA on the aphid resistance, ABA (0, 0.06 and 0.1 mmol·L⁻¹) was applied to the chrysanthemum ‘Jinba’ by foliar spray, followed by aphid inoculation. The number of aphids were counted 7 days after inoculation. The results showed that 0.06 mmol·L⁻¹ ABA could improve aphids resistance in chrysanthemum compared with 0.1 mmol·L⁻¹ ABA and control (0 mmol·L⁻¹ ABA). We investigated the activities of the antioxidant enzyme (SOD, POD and CAT), content of the hydrogen peroxide (H₂O₂) and superoxide anion (O₂⁻) producing rate. Under 0.06 mmol·L⁻¹ ABA treatment the indicators rose compared with the control. In contrast, there were no differences in changes of the investigated indicator compared with the control under 0.1 mmol·L⁻¹ ABA ($P < 0.05$). The results demonstrated that the activities of SOD, POD and CAT rose in the early stage, then decreased and followed by an increase at the late phase of the treatment, and peaked to 1.6, 2.3 and 1.9 times, respectively, that of the control. Meanwhile, similar trends in changes were observed in the content of H₂O₂ and O₂⁻ producing rate. It was illustrated that there were a concentration effect on improving aphids resistance in chrysanthemum with ABA.

Key words: abscisic acid (ABA); chrysanthemum; aphid; resistance

菊花是我国十大传统名花和世界四大切花, 其花色丰富, 花型多样, 除广泛用于观赏、切花、地被、园林造景外, 菊花还可食用、茶饮、入药等, 其商业产值位居群花之首。近年来, 随着菊花生产规模的不断扩大、集约化生产程度的不断提高, 病虫害危害也日趋严重, 给菊花产量和品质造成严重影响。

蚜虫是为害菊花的主要害虫之一(王杰等2002), 从幼苗至成苗期时有发生, 多危害芽心嫩尖, 抑制植株生长发育, 并可通过刺吸汁液传播病害进而造成受害植株矮小, 叶片黄化、卷缩, 产量

和品质大幅下降(孙娅2011)。花期蚜虫还会群集在花蕾、花茎等部位, 造成花蕾败坏, 严重影响菊花的观赏性。蚜虫不仅会对植物产生直接伤害, 其分泌的蜜露还会诱发菊花煤污病的发生, 另外

收稿 2014-10-22 修定 2014-11-26

资助 国家自然科学基金面上项目(31471900)、国家高技术研究发展计划(863计划)(2011AA100208)、江苏省农业科技创新资金项目[CX(12)2020]和江苏省科技支撑计划(BE2012350和BE2011325)。

* 通讯作者(E-mail: chensm@njau.edu.cn; Tel: 025-84399670)。

作为病毒的载体,蚜虫还能传播多种病毒病。目前生产上蚜虫的防治多采用化学方法,不仅浪费人力物力,造成环境污染,而且导致农药残留,使蚜虫群体产生抗药性。

脱落酸(abscisic acid, ABA)是一种以异戊二烯为基本单位的倍半萜羧酸,早在上世纪六十年代就被科学家发现,被认为是五大类植物激素之一(李唯等2012)。通过外源ABA来提高植物抗性以及提升作物产值的研究已有报道,但大多以水稻、小麦、白菜等蔬菜作物的研究为主(汤日圣等2012;刘丽杰等2013a,b;徐文玲等2012;董明辉等2013),而单一外源ABA对提高植物抗蚜性及其生理机理的研究鲜见报道。因此,本研究通过叶面喷施ABA处理初步探索了外源ABA对菊花抗蚜性的影响及其调节菊花抗蚜性的生理机理。

材料与方法

1 材料

菊花(*Chrysanthemum morifolium* Ramat)品种‘神马’取自南京农业大学中国菊花种质资源保存中心。选取生长健壮、长势一致的插穗进行扦插繁殖,待其生根后移栽至塑料杯中,每杯种植一株,常规管理,选取生长一致的6~8叶龄幼苗作为实验材料。

脱落酸粉剂(纯度95%)购自阿拉丁公司。

2 试验处理

2.1 虫源准备

供试蚜虫品种为菊姬长管蚜(*Macrosiphonia lanborni*),从中国菊花种质资源保存中心的菊花植株上采集蚜虫,在23~28℃、相对湿度(relative humidity) 80%条件下饲养,选取两龄若虫作为待接种蚜虫。

2.2 ABA预处理及蚜虫接种

笔者通过抗蚜虫最适ABA浓度预实验得到最适抗虫浓度为0.06 mmol·L⁻¹(试验浓度分别为0、0.04、0.06、0.08、0.1和0.15 mmol·L⁻¹,将菊花分为6组,每组30株重复,如下方法接种蚜虫并统计蚜虫数目)。根据结果设计后续试验,菊花植株分别喷施0(对照)、0.06和0.1 mmol·L⁻¹的ABA溶液,预处理24 h后接种蚜虫。蚜虫饥饿处理4 h后接种在植株自顶部向下第2~3片完全展开叶上,每株接

种5头,每组30株植株,重复3次,每个重复10株,接种后用透明塑料膜罩住塑料杯,并用纱布封口,防止蚜虫逃逸,用于统计蚜虫数目。取样点为0、3、6、12、24、48、72和168 h(接种蚜虫后2 h记为取样0 h),取样完毕用液氮速冻,用于后续试验。

3 测定指标与方法

统计蚜虫数目,于蚜虫接种后7 d开始统计,之后每两天统计一次,连续统计2周。按照袁正强等(2001)的方法以菊花对蚜虫的种群抑制率作为指标,来评价ABA对菊花抗蚜虫性的影响:蚜虫抑制率(%)=(对照株蚜虫数-处理株蚜虫数)/对照株蚜虫数×100%;超氧阴离子产生速率的测定参照陈建勋和王晓峰(2006)方法,取正丁醇相测定530 nm处的OD值并根据NaNO₂的标准曲线计算O₂的产生速率,结果以nmol·min⁻¹·mg⁻¹(蛋白)计算;过氧化氢含量的测定参照刘俊等(2000)的方法,根据ΔA₅₀₈值计算H₂O₂的含量,结果以mmol·g⁻¹(蛋白)计算;根据李合生(2000)的方法提取酶液,用于抗氧化酶SOD、POD和CAT的活性测定。取冻存的叶片样品0.25 g,加入5 mL含1%聚乙烯吡咯烷酮(PVP)的50 mmol·L⁻¹磷酸缓冲液(pH 7.0),冰浴研磨成匀浆,4℃下15 000×g离心15 min,上清液即为酶提取液。SOD活性测定参照李合生(2000)的氮蓝四唑(NBT)光化还原法,以抑制NBT光还原反应50%的酶量为1个酶活力单位,结果以U·mg⁻¹(蛋白)计算;POD活性测定参照李合生(2000)的愈创木酚显色法,以1 min内A₄₇₀变化0.01为1个酶活力单位,结果以U·mg⁻¹(蛋白)·min⁻¹计算;CAT活性测定参照Zhang等(2005)的方法,以1 min内A₂₄₀减少0.1为1个酶活力单位,结果以U·mg⁻¹(蛋白)计算。

4 数据处理与分析

采用Excel 2007和SPSS 20.0进行数据处理和方差分析。

实验结果

1 不同浓度ABA处理对菊花蚜虫增殖的影响

如图1所示,接种蚜虫7 d后,0.06 mmol·L⁻¹ ABA处理的植株上蚜虫数目就与对照(0 mmol·L⁻¹ ABA)和0.1 mmol·L⁻¹ ABA处理有显著差异,分别为5.9、23.3和19.1头。从9 d开始,对照组蚜虫开始迅

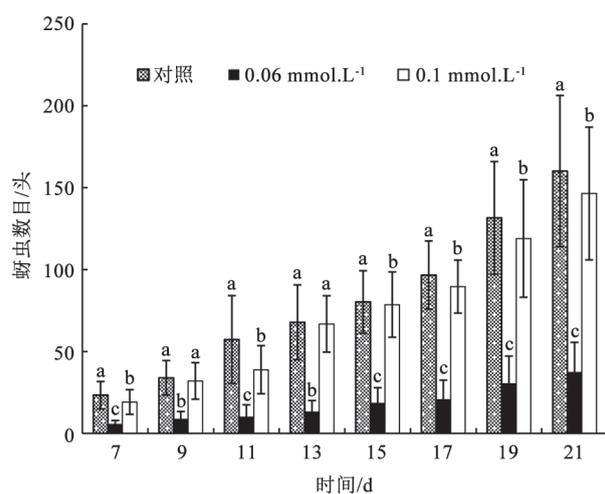


图1 不同浓度ABA处理对蚜虫繁殖量的影响

Fig.1 Effects on aphids propagating under different concentrations of ABA treatments

图例0.06和0.1 mmol·L⁻¹分别表示ABA处理浓度, 图中不同的小写字母表示同一处理时间的差异显著($P < 0.05$)。下图同此。

速繁殖, 至21 d时, 蚜虫数目为初始接种时(5头)的32倍。0.06 mmol·L⁻¹ ABA蚜虫繁殖速度明显较对照慢, 7、9和11 d分别只有8.3、10.5和26.8头, 至21 d统计结束时为37.5头, 仅为初始接种时的7.5倍, 蚜虫抑制率达76.6%; 而0.1 mmol·L⁻¹ ABA从13 d开始至17 d, 蚜虫数目与0 mmol·L⁻¹ ABA处理无明显差异, 甚至在13和15 d时与对照持平, 至21 d时, 蚜虫数目为146.5头, 为初始接种时的29倍, 蚜虫抑制率仅为8.5%。

2 不同浓度外源ABA处理对菊花响应蚜虫取食的生理影响

2.1 超氧阴离子产生速率

如图2, 外源喷施ABA后, 超氧阴离子产生速率开始升高。0.06 mmol·L⁻¹ ABA处理0 h (与0.06 mmol·L⁻¹ ABA+蚜虫组平行时间取样, 即接种蚜虫后2 h平行取样单独喷施ABA组, 下同)时超氧阴离子产生速率便迅速升高, 在3 h达到小峰值为对照的2.3倍, 随后至12 h基本维持稳定, 12 h后略有下降, 24 h后又开始上升, 至168 h为对照的1.9倍。而0.1 mmol·L⁻¹ ABA处理在整个取样时间的前24 h其超氧阴离子产生速率要明显低于0.06 mmol·L⁻¹ ABA, 24 h后略低于0.06 mmol·L⁻¹ ABA, 至168 h为对照的1.6倍。接种蚜虫后, 各处理超氧阴离子产生速率变化显著。0.06 mmol·L⁻¹ ABA处理在6 h达

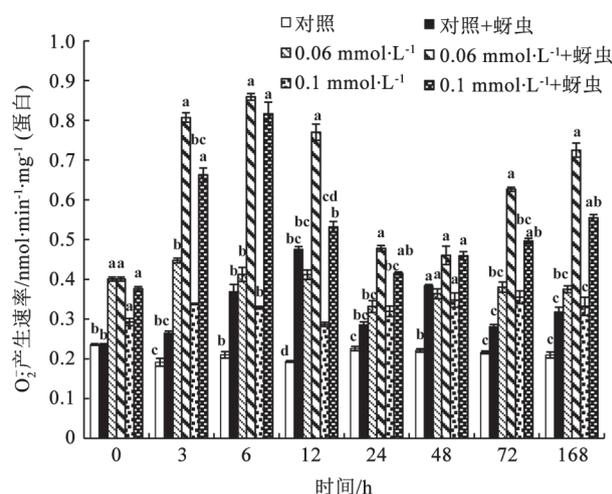


图2 不同浓度ABA对蚜虫胁迫下‘神马’叶片超氧阴离子产生速率的影响

Fig.2 Effects of different ABA concentrations on O₂⁻ producing rate in leaves of ‘Jinba’ under aphids stress

峰值, 为对照组的2.3倍, 随后虽快速下降至48 h, 48 h后又出现新的急剧上升, 至168 h时仍为对照的2.2倍。0.1 mmol·L⁻¹ ABA处理与0.06 mmol·L⁻¹ ABA有类似变化趋势, 但相对0.06 mmol·L⁻¹ ABA处理起伏更加明显。同样在6 h出现峰值, 为对照的2.2倍, 随后迅速下降至24 h, 之后虽有上升, 但上升幅度较为平缓, 至168 h时对照的1.7倍。

2.2 过氧化氢含量

如图3, 外源喷施ABA后, 过氧化氢含量有不同程度升高。0.06 mmol·L⁻¹ ABA处理0 h时过氧化氢含量开始升高, 至3 h达到峰值为对照的1.5倍, 随后开始缓慢下降, 24 h后出现小峰值, 为对照的1.3倍, 随后又下降至72 h, 此后过氧化氢含量开始上升, 至168 h为对照的1.7倍。而0.1 mmol·L⁻¹ ABA处理下, 过氧化氢含量与0.06 mmol·L⁻¹ ABA处理相比略低, 与对照基本一致。接种蚜虫后, 过氧化氢含量均有不同程度升高。0.06 mmol·L⁻¹ ABA处理过氧化氢含量在0 h后开始升高, 至3 h出现峰值为对照组的2.3倍, 之后缓慢下降, 48 h后开始上升, 至168 h时为对照组的4.1倍, 0.1 mmol·L⁻¹ ABA处理在12 h出现峰值, 为对照组的1.4倍, 之后急剧下降24 h达到谷底, 此时比接种蚜虫对照组和0.06 mmol·L⁻¹ ABA处理的过氧化氢含量都要低, 随后一直保持上升趋势, 至168 h时为对照组的2.2倍。

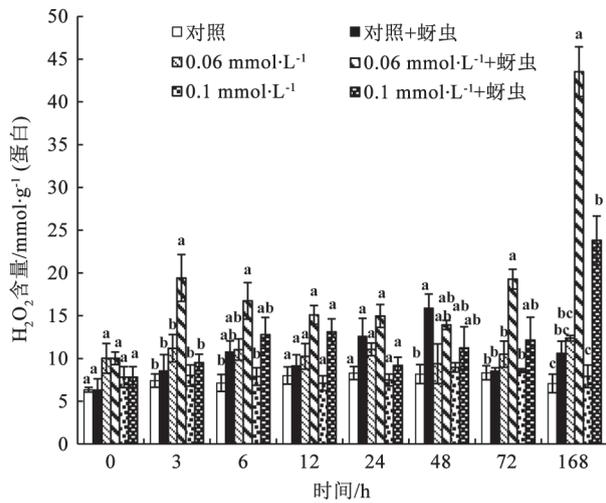


图3 不同浓度ABA对蚜虫胁迫下‘神马’叶片过氧化氢含量的影响

Fig.3 Effects of different ABA concentrations on H₂O₂ content in leaves of ‘Jinba’ under aphids stress

2.3 抗氧化酶活性

外源ABA处理下, ‘神马’叶片中的抗氧化酶SOD、POD和CAT的活性均较未喷施ABA时有不同程度的升高, 不同浓度处理下其活性不同。0.06 mmol·L⁻¹ ABA处理下, SOD活性从6 h开始时升高(图4-A), 在12 h时达到峰值, 为对照的2.1倍, 至168 h时又逐渐升高为对照的2.0倍。而0.1 mmol·L⁻¹ ABA处理SOD活性在3 h时表现为下降, 之后明显上升, 12 h达到峰值时, 为对照的1.9倍, 之后迅速下降, 至24 h达到最低值, 随后又开始上升, 至168 h维持在对照的1.6倍不变。在接种蚜虫后, 三个处理SOD活性均大幅升高。蚜虫接种试验发现, 0.06 mmol·L⁻¹ ABA预处理下, 蚜虫接种3 h后, SOD活性达到峰值, 为单独0.06 mmol·L⁻¹ ABA处理对照组(下同)的1.6倍; 6 h略有下降, 6 h至48 h, SOD活性一直维持在对照的1.5倍以上, 48 h后开始上升, 至168 h上升为对照的1.3倍。而0.1 mmol·L⁻¹ ABA预处理与蚜虫接种复合处理, 与对照(单独0.1 mmol·L⁻¹ ABA处理, 下同)相比SOD活性也有升高, 但其上升幅度没有0.06 mmol·L⁻¹ ABA大。从3 h开始上升, 至24 h出现峰值。之后略有下降, 从48 h至168 h, SOD活性维持在对照的1.3倍不变。

单独外源ABA处理下, 0.06 mmol·L⁻¹ ABA处理POD活性从6 h开始升高(图4-B), 在24 h达到峰

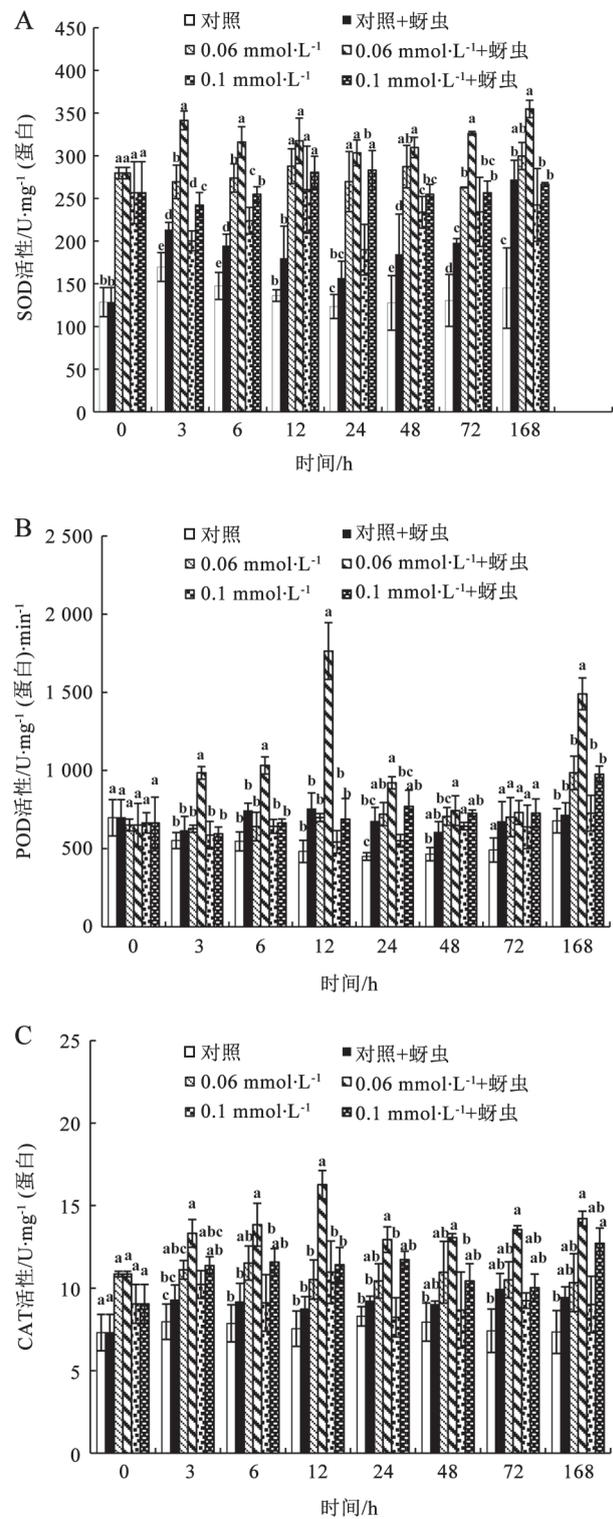


图4 不同浓度ABA对蚜虫胁迫下‘神马’叶片SOD (A)、POD (B)和CAT (C)活性的影响

Fig.4 Effects of different ABA concentration on enzymatic activities of SOD (A), POD (B) and CAT (C) in leaves of ‘Jinba’ under aphids stress

值, 活性为对照的1.6倍, 48 h至72 h其活性基本不变, 至168 h活性显著升高, 为对照的1.5倍。而0.1 mmol·L⁻¹ ABA处理后12 h内, POD活性与对照基本持平, 但在处理的48 h至72 h与对照差异较大, 维持在对照的1.3倍, 然而168 h时其POD活性与对照基本相同。接种蚜虫后, 0.06 mmol·L⁻¹ ABA预处理下POD活性大幅升高, 较接种前变化显著。3 h后POD活性开始迅速上升, 12 h时达到峰值, 为对照组的2.3倍, 之后活性迅速下降, 72 h后迅速上升, 至168 h时其活性为对照组的2.1倍。0.1 mmol·L⁻¹ ABA与0.06 mmol·L⁻¹ ABA预处理相比, 其POD活性要低很多, 在12 h之前略低于对照, 24 h开始升高, 至168 h升为对照的1.4倍。

CAT的活性在外源喷施ABA后同样升高(图4-C)。0.06 mmol·L⁻¹ ABA处理, CAT活性始终高于对照, 维持在对照活性的1.5倍。而0.1 mmol·L⁻¹ ABA处理, CAT活性总体上均低于0.06 mmol·L⁻¹ ABA处理。接种蚜虫后, CAT活性大幅升高, 0.06 mmol·L⁻¹ ABA处理最为明显, 蚜虫接种6 h, CAT活性开始明显上升, 至12 h时达到峰值, 为对照组的1.9倍。相比而言, 0.1 mmol·L⁻¹ ABA组, CAT活性在蚜虫接种后整体与0.06 mmol·L⁻¹ ABA未接种蚜虫前相比无显著差异, 但从72 h开始有较显著上升, 至168 h为对照的1.3倍。

讨 论

植物体内存在着一套负责清除活性氧产生的抗氧化系统。在植物正常生长情况下, 植物体内抗氧化系统使得活性氧的产生和清除处于动态平衡状态(尹永强等2007), 但由蚜虫侵害等逆境引起的活性氧增强会导致植物体生理代谢失调。所以, 对植物细胞来说如何维持抗氧化酶活性, 维持活性氧产生与清除之间的平衡, 从而避免对植物器官造成伤害是其抵御逆境伤害的重要途径。

前人研究发现, 蚜虫刺吸植物叶片后, 叶片细胞壁产生糖醛酸, 从而与果胶酶和蚜虫唾液酶激活亚麻酸的降解, 然后共同与系统素、寡聚半乳糖醛酸、壳聚糖等引发H₂O₂和O₂⁻的合成(Orozco-Cardenas和Ryan 1999)。本研究也发现, 在外源喷施ABA后, 叶片内H₂O₂和O₂⁻产生速率较对照组迅速升高, 与苗雨晨等(2000)的研究结果一致。并

且O₂⁻产生速率的峰值在H₂O₂含量峰值之前, 说明O₂⁻的产生更为快速。接种蚜虫后, 蚜虫的刺吸促使了叶片中H₂O₂和O₂⁻的合成。活性氧(ROS)是防御信号的激发子。H₂O₂作为第二信使作用于ABA信号的早期阶段, 有研究表明多种中间信号分子受H₂O₂激活或依赖于H₂O₂起作用, H₂O₂激活质膜Ca²⁺通道, 诱导[Ca²⁺]_{cyt}升高是ABA诱导气孔关闭所必需的(Lu等2013)。苗雨晨等(2000)证实了ABA可以诱导H₂O₂的产生。有研究表明植物在受到蚜虫侵害时, 其中蚜虫取食植物后, 植物内部产生防御信号, 体内ABA含量升高, ABA的升高促进了第二信使ROS(超氧阴离子, 过氧化氢等)等的产生(Orozco-Cardenas和Ryan 1999), 对蚜虫体内消化酶(乙酰胆碱酯酶等)具有强烈的抑制作用, 可阻断蚜虫的神经传导, 破坏蚜虫整个生理生化过程, 并最终导致蚜虫死亡(郭惠明和程红梅2008)。此外, ROS可以作用于蚜虫等节肢动物的肠组织中, 从而对其造成不利影响(de Ilarduya等2003; Divol等2005; Smith和Boyko 2006)。

另一方面, 由于过氧化氢和超氧阴离子具有毒害作用, 通常植物体内活性氧和抗氧化酶系统相互作用维持在一一定的水平, 从而减缓活性氧对植株的伤害。植物在长期的进化过程中, 形成了一套抗氧化系统来清除ROS带来的氧化损伤, SOD作为植物抗氧化系统的第一道防线(孙维敏等2013), 催化2分子O₂发生歧化反应, 形成H₂O₂和O₂, 生成的H₂O₂进一步被CAT和POD等分解。本研究发现, ROS浓度的增加诱使植物体内SOD、POD和CAT等抗氧化酶活性增加, 以维持正常的氧化代谢平衡, 可能是植物对蚜虫侵害的一种适应机制。从本实验看, 外源喷施ABA后, 叶片中SOD、POD和CAT的活性比对照有显著提高, 且发现0.06 mmol·L⁻¹ ABA处理中三种抗氧化酶的活性上升最快, 活性最高, 高活性维持时间也最长。POD、CAT与SOD活性变化有类似的变化趋势, 与小麦(李汝佳和李雪梅2007)、冬枣(李红卫等2005)等植物的研究结果一致。在接种蚜虫后, SOD、POD和CAT活性均较对照有大幅上升。0.06 mmol·L⁻¹ ABA处理, 在接种蚜虫后SOD活性一直维持在对照的1.5倍以上; 而0.1 mmol·L⁻¹ ABA处理接种蚜虫后, 其活性与0.06 mmol·L⁻¹ ABA处理接种蚜虫后相

比要低,甚至低于其未接种蚜虫时的SOD活性;POD、CAT活性也呈现类似的变化趋势。类似的抗氧化酶活性变化在棉花中也有发现,棉花对蚜虫取食胁迫产生诱导抗性(李彩霞等1998),从而导致后期蚜虫的为害程度相对较轻。有研究指出棉苗能因棉蚜刺吸为害而产生较多的包括抗氧化酶在内的抗蚜物质,诱导棉花产生抗蚜性从而降低蚜群密度(刘旭明和杨奇华1993)。本实验结果表明,蚜虫刺吸导致菊花抗氧化酶活性变化,抗氧化酶活性可作为诱导抗性反应的一种指示信号。

综上所述,喷施ABA后,两种ROS的含量维持在较高水平,其诱导产生的ROS可能作为早期信号,从而诱导抗氧化酶活性的升高。ABA预处理后蚜虫取食下抗氧化酶活性的快速升高,对于清除蚜虫取食诱发的活性氧迸发具有十分重要的作用,从而将活性氧的水平维持在植物可忍耐的范围。即产生的活性氧一方面作用信号物质诱导植物防卫反应,另一方面可以起到毒杀蚜虫的作用。本研究推测 $0.06 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ABA可以较好地抑制蚜虫的增殖,可能与其能够维持体内活性氧与抗氧化酶水平的平衡有关。

参考文献

- 陈建勋,王晓峰(2006). 植物生理学实验指导. 广州: 华南理工大学出版社, 72~73
- 董明辉, 顾俊荣, 陈培峰, 刘腾飞, 赵步洪(2013). 水稻不同粒位籽粒脱落酸含量差异及其与籽粒灌浆的关系. 植物生理学报, 8: 729~737
- 郭惠明, 程红梅(2008). 外来入侵植物紫茎泽兰化感作用研究进展. 中国农业科技导报, 10 (S1): 30~34
- 李彩霞, 高丽峰, 毛雪, 李润植(1998). 棉花抗氧化酶系对棉蚜刺吸为害的应激反应. 山西农业大学学报, 18 (3): 207~210
- 李合生(2000). 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社
- 李汝佳, 李雪梅(2007). 水杨酸、脱落酸和过氧化氢对镉胁迫小麦幼苗光合及抗氧化酶活性的影响. 生态学杂志, 26 (12): 2096~2099
- 李唯, 毕玉蓉, 刘伟, 刘延吉(2012). 植物生理学. 北京: 高等教育出版社
- 李红卫, 韩涛, 李丽萍, 冯双庆, 赵玉梅(2005). ABA、 GA_3 处理对冬枣采后果肉活性氧代谢的影响. 园艺学报, 32 (5): 793~797
- 刘俊, 吕波, 徐朗莱(2000). 植物叶片中过氧化氢含量测定方法的改进. 生物化学与生物物理进展, 5: 548~551
- 刘丽杰, 苍晶, 李怀伟, 于晶, 王兴, 王健飞, 黄儒, 徐琛(2013a). 外源ABA对冬小麦越冬期呼吸代谢关键酶与糖代谢的影响. 麦类作物学报, 33 (1): 65~72
- 刘丽杰, 苍晶, 于晶, 王健飞, 黄儒, 徐琛, 张成亮(2013b). 外源ABA对冬小麦越冬期蔗糖代谢的影响. 植物生理学报, 49 (11): 1173~1180
- 刘旭明, 杨奇华(1993). 棉花抗蚜的生理生化机制及其与棉蚜种群数量消长关系的研究. 植物保护学报, 20 (1): 25~29
- 苗雨晨, 宋纯鹏, 董发才, 王学臣(2000). ABA诱导蚕豆气孔保卫细胞的产生 H_2O_2 的产生. 植物生理学报, 26 (1): 53~58
- 孙维敏, 施子晗, 张根发(2013). 超氧化物歧化酶研究进展. 当代农业, 2 (1): 1~12
- 孙娅(2011). 菊花近缘种属植物苗期抗蚜虫性鉴定与抗蚜机理研究. 南京: 南京农业大学[硕士论文]
- 汤日圣, 童红玉, 唐现洪, 钟雨, 余永柱(2012). 脱落酸提高水稻秧苗耐盐性的效果. 江苏农业学报, 28 (4): 910~911
- 王杰, 胡惠露, 张成林, 胡易冰, 刘明芳(2002). 菊花病虫害综合防治研究. 应用生态学报, 13 (4): 444~448
- 徐文玲, 王翠花, 牟晋华, 寇洪超, 刘贤娟(2012). 不同浓度脱落酸对大白菜抗冷特性的影响. 山东农业科学, 44 (1): 47~50
- 尹永强, 胡建斌, 邓明军(2007). 植物叶片抗氧化系统及其对逆境胁迫的响应研究进展. 中国农学通报, 23 (1): 105~110
- 袁正强, 赵存友, 周岩, 田颖川(2001). 雪花莲凝集素基因(*gna*)的改造及其抗蚜性. 植物学报, 43 (6): 592~597
- de Ilarduya OM, Xie QG, Kaloshian I (2003). Aphid-induced defense responses in *Mi-1*-mediated compatible and incompatible tomato interactions. Mol Plant Microbe In, 16 (8): 699~708
- Divol F, Vilaine F, Thibivilliers S, Amselem J, Palauqui JC, Kusiak C, Dinant S (2005). Systemic response to aphid infestation by *Myzus persicae* in the phloem of *Apium graveolens*. Plant Mol Biol, 57: 517~540
- Lu D, Wang W, Miao C (2013). ATHK1 acts downstream of hydrogen peroxide to mediate ABA signaling through regulation of calcium channel activity in *Arabidopsis* guard cells. Chin Sci Bull, 3: 336~343
- Orozco-Cardenas M, Ryan CA (1999). Hydrogen peroxide is generated systemically in plant leaves by wounding and systemin via the octadecanoid pathway. Proc Natl Acad Sci USA, 96: 6553~6557
- Smith CM, Boyko EV (2006). The molecular bases of plant resistance and defense responses to aphid feeding: current status. Entomol Exp Appl, 122: 1~16
- Zhang JH, Huang WD, Liu YP, Pan QH (2005). Effect of temperature acclimation pretreatment on ultrastructure of mesophyll cell in young grape plants (*Vitis vinifera* L. cv. Jingxiu) under cross-temperature stresses. J Integ Plant Biol, 47 (8): 959~970