

苯并噻重氮和茉莉酸甲酯对采后香蕉果实抗病性及 相关酶活性的影响

麻宝成, 朱世江

(华南农业大学园艺学院/广东省果蔬保鲜重点实验室, 广州 510642)

摘要: 【目的】探讨 BTH(苯并噻重氮)和 MeJA(茉莉酸甲酯)对采后香蕉果实抗病性诱导的效果及其对几种抗病相关酶活性的影响。【方法】分别用 BTH 和 MeJA 溶液对香蕉果实作喷雾处理后, 将香蕉贮藏于 22℃, 观测发病情况和防御酶活性的变化。【结果】与未处理果实相比, 经 BTH 和 MeJA 处理后的香蕉果实自然发病的病情指数显著降低。另外, 处理后的果实接种炭疽菌后, 病斑直径和发病率也显著降低。对过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)、多酚氧化酶(PPO)、苯丙氨酸解氨酶(PAL)、 β -1,3-葡聚糖酶和几丁质酶等抗病相关酶活性的测定表明, 无论对于接种还是未接种炭疽菌的香蕉, BTH 和 MeJA 处理均提高了该 6 种酶的活性。【结论】BTH 和 MeJA 处理提高香蕉果实的抗病性可能是通过激活香蕉的防御系统而发挥作用。BTH 和 MeJA 诱导的两种不同的抗病反应既存在差异又相互联系。

关键词: 香蕉; 苯并噻重氮; 茉莉酸甲酯; 防御酶; 抗病性

Induction of Disease Resistance by Benzothiadiazole and Methyl Jasmonate in Relation to Activities of Defense-Related Enzymes

MA Bao-cheng, ZHU Shi-jiang

(Guangdong Province Key Laboratory of Postharvest Physiology and Technology of Fruits and Vegetables, College of Horticulture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642)

Abstract: 【Objective】The effects of benzothiadiazole (BTH) and methyl jasmonate (MeJA) on induction of disease resistance in harvested bananas in relation to activities of several defense-related enzymes were investigated. 【Method】Harvested banana fruits were sprayed with BTH or MeJA solution before being stored at 22℃. The disease incidence and 6 defense-related enzymes were monitored during the storage. 【Result】Compared with the non-treated fruits, BTH and MeJA treatments significantly reduced the disease indices of non-inoculated bananas and the lesion diameter and disease incidence of bananas inoculated with *Colletotrichum musae*. The determinations of activities of the defense-related enzymes peroxidase (POD), catalase (CAT), polyphenol oxidase (PPO), phenylalanine ammonia lyase (PAL), β -1,3-glucanase and chitinase showed that BTH and MeJA treatments enhanced the activities of these six enzymes in both un-inoculated and inoculated banana fruits. 【Conclusion】The results suggested that the control of decay of postharvest bananas by BTH and MeJA may involve the activation of the disease-related defense system and that the defense response induced by BTH in postharvest banana fruits appeared to be different from and also related to that by MeJA.

Key words: Bananas (*Musa* spp.); Benzothiadiazole; Methyl jasmonate; Defense enzymes; Disease resistance

0 引言

【本研究的重要意义】果蔬采后腐烂是一个全球

性的严重问题^[1]。目前, 化学农药仍是控制果蔬采后病害的主要方法^[2], 但是长期使用化学药剂不但使病原菌产生抗药性^[3,4], 而且对环境 and 人体健康产生诸多

收稿日期: 2005-11-15; 接受日期: 2006-04-21

基金项目: 华南农业大学博士科研启动项目(2002007), 广东省果蔬保鲜重点实验室专项研究基金项目, 广东省自然科学基金项目(5006615)和广东省科技计划项目(2005B20901009)

作者简介: 麻宝成(1981-), 男, 山东安丘人, 硕士研究生, 研究方向为果蔬采后生理与病理。Tel: 020-85280229; Fax: 020-85288280; E-mail: baochengma@tom.com. 通讯作者朱世江(1963-), 男, 四川安岳人, 副教授, 硕士生导师, 研究方向为果蔬采后生理及病理。Tel: 020-85280229; Fax: 020-85288280; E-mail: shijiangzhu@yahoo.com

负面影响^[5]。因此,有必要寻求控制果蔬的采后病害的新方法^[6]。现在,人们越来越关注通过诱导果蔬自身产生抗病性来控制果蔬采后病害^[7,8]。【前人研究进展】SA (salicylic acid, 水杨酸)是在激活植物抗病反应过程中起中心作用(central role)的信号分子^[9]。BTH (benzothiadiazole, 苯并噻重氮)可以模拟 SA 的效应。外源施用 BTH 能够使植物产生系统获得性抗性,而 BTH 本身没有抑制微生物生长的活性^[10]。JA (jasmonate acid, 茉莉酸)和 MeJA (methyl jasmonate, 茉莉酸甲酯)也是与植物抗病相关的信号分子,参与和 SA 介导的系统获得性抗性(SAR)不同的途径^[11]。在复杂的植物抗性反应的相互作用过程中,SA 和 JA 参与的信号转导途径既存在区别又存在互相联系(crosstalk)^[12]。近年来,已经在多种作物上报了 BTH 和 MeJA 提高抗病性的效应。对 BTH 的研究涉及的作物包括番茄和黄瓜^[13]、豇豆^[14]、烟草^[15]、甜菜^[16]、马铃薯^[17]、桃^[18]等。对 JA 和 MeJA 的研究主要集中在模式植物拟南芥和烟草上^[19-21],也有人以桃^[18]和甜樱桃^[22]等为研究对象。【本研究切入点】在作物上的研究大多孤立地考察 BTH 和 MeJA 诱导抗病性的效应及其机制,有必要把它们联系起来进行探讨,以了解它们对防御系统影响的差异和共性。香蕉原产热带亚热带,成熟后腐烂问题十分突出。以采后香蕉果实为试材,探讨 BTH 和 MeJA 控制腐烂的效果及其机制,在理论上和实践上都有一定的意义。【拟解决的关键问题】本文主要探讨 BTH 和 MeJA 处理对香蕉果实抗病性的诱导及其与防御系统相关酶活性的联系,旨在揭示这两种抗病诱导物质控制采后香蕉腐烂的生理机制。

1 材料与方法

1.1 材料

试验于 2003 年 5 月~2005 年 10 月在华南农业大学/广东省果蔬保鲜重点实验室进行。供试香蕉品种为巴西 (*Musa spp.* AAA group cv Brazilian), 采自广州市番禺区万顷沙镇蕉园。采收成熟度为 7~8 成熟。挑选果形端正,无机械伤,无病虫斑的蕉指作试材。用自来水清洗香蕉 2 次,晾干。用 500 mg·L⁻¹ 乙烯利浸泡 2 min 作催熟处理,晾干。

1.2 试验方法

1.2.1 BTH 和 MeJA 控制腐烂的有效浓度预备试验 用 BTH 和 MeJA 溶液以喷雾的方式将香蕉果面均匀喷湿,立即装进塑料袋,密封,置于 22℃ 24 h,略

松开袋口,继续在 22℃ 贮藏。其中 BTH 设 5 个浓度处理: 0.05、0.25、0.5、5、50 mmol·L⁻¹, MeJA 设 4 个处理: 0.001、0.01、0.1、0.5 mmol·L⁻¹。以蒸馏水同样喷雾处理为对照。每处理重复 3 次,每重复 20 个蕉指。发病情况观察及病情指数计算按朱世江等^[6]的方法。病情按轻重分为 5 级: 0 级,不发病; 1 级,病斑面积占果实面积 25% 以下; 2 级,病斑面积占果实面积 25%~50%; 3 级,病斑面积占果实面积 50%~75%; 4 级,病斑面积占果实面积 75%~100%。

病情指数 (disease index, DI) 的计算: $DI = [\sum(Nx \cdot X) \cdot 100] / (4 \sum Nx)$, 式中 X 为 0~4, 即发病的严重程度; Nx 为相应级别病果的个数。根据公式,病情指数的值取 0~100。

1.2.2 BTH 和 MeJA 对接种炭疽菌后香蕉发病的影响 根据预备试验的结果, BTH 浓度范围在 0.05~5 mmol·L⁻¹, MeJA 浓度范围在 0.001~0.1 mmol·L⁻¹, 均有效降低了香蕉的病情指数。因此,在正式试验中,采用浓度为 0.5 mmol·L⁻¹ 的 BTH 和浓度为 0.05 mmol·L⁻¹ 的 MeJA 处理香蕉果实,以蒸馏水为对照,方法同上。每个处理重复 3 次,每次重复 20 个蕉指。处理后的香蕉在 12 h 内用于接种炭疽菌 (*Colletotrichum musae*) 试验。即:从自然发病的香蕉果实上分离炭疽病菌,于 PDA (potato dextrose agar) 培养基上培养,在 25℃ 下培养 7 d 后用蒸馏水洗下分生孢子,制成 2×10⁵ 个孢子/ml 的孢子悬浮液,然后接种经 BTH 和 MeJA 处理的果实。每个果分别于近果柄和近果尾 2 个部位接种。置于 22℃±0.5℃ 的条件下保湿培养。观察发病情况,统计果实完全后熟时的病斑直径 (cm) 和发病率。

1.2.3 香蕉抗病相关酶活性的测定 过氧化物酶 (POD)、过氧化氢酶 (CAT)、多酚氧化酶 (PPO) 酶液的提取参照 Jiang^[23] 的方法。

POD 活性测定参照 Polle 等^[24] 的方法。

CAT 活性测定参照 Aebi^[25] 的方法。

PPO 活性测定参照 Galeazzi^[26] 的方法。

苯丙氨酸解氨酶 (PAL) 活性的测定参照 Lister 等^[27] 和欧阳光察^[28] 的方法加以改进。取果皮组织 1.0 g 加 4 ml 0.05 mol·L⁻¹ 预冷的硼酸缓冲液 (pH 7.0), 冰浴研磨匀浆后, 15 000 r/min 于 4℃ 离心 15 min, 上清液用于测定 PAL 活性。3 ml 反应体系含有 0.4 ml 酶液, 1.6 ml 含 5 mol·L⁻¹ 巯基乙醇的 0.1 mol·L⁻¹ 的硼酸缓冲液 (pH 8.8), 0.02 mol·L⁻¹ L-苯并氨酸溶液 1.0 ml, 混匀后立即测定 OD₂₉₀ 初始值, 38℃ 保温 3 h 再测定

OD₂₉₀, 以每小时 OD 变化 0.01 为一个单位。

几丁质酶活性的测定参照 Irving 和 Kuc^[29]的方法, 略有改进。0.1 mol·L⁻¹ pH 4.8 磷酸缓冲液, 1 : 4 (w/v) 体积冰浴研磨, 15 000 g 离心 15 min (4℃), 所得上清液即为粗酶提取液。取 0.4 ml 酶液, 加 0.04 ml 1% 蜗牛酶溶液, 在 37℃ 下反应 30 min, 测定产生的 N-乙酰葡萄糖胺, 即得总几丁酶活性, 一个酶活性单位定义为每秒释放出 1 nmol N-乙酰葡萄糖胺所需要的酶量。

β-1,3-葡聚糖酶活性的测定参照 Mauch^[30]的方法。

1.3 统计分析

采用邓肯氏多重差异法进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 BTH 和 MeJA 对未接种炭疽菌香蕉的影响

2.1.1 BTH 和 MeJA 控制香蕉自然发病的效果
BTH 对控制香蕉腐烂具有明显的效果。从图 1-a 可以看出, BTH 处理在 0.05~50 mmol·L⁻¹ 范围内, 香蕉病情指数均低于对照, 且随浓度升高, 病情指数越低, 但当浓度达到 50 mmol·L⁻¹ 时, 香蕉虽然果皮腐烂轻, 但果肉严重软化, 说明该浓度 BTH 过高。综合香蕉的整体表现, 以浓度为 5 mmol·L⁻¹ 的 BTH 处理控制腐烂的效果最好, 在香蕉贮藏 10 d 后, 病情指数仅为 3.3, 而对照几乎已经全部腐烂, 病情指数为 95.0。浓度为 0.5 mmol·L⁻¹ 的 BTH 处理与 5 mmol·L⁻¹ 的防腐效果相近, 而且由于浓度低 10 倍, 应是控制香蕉腐烂的最有效浓度。

MeJA 处理也可以显著减轻香蕉腐烂。从图 1-b 可以看出, MeJA 处理在 0.001~0.5 mmol·L⁻¹ 范围内, 均比对照的病情指数显著降低。病情指数有随 MeJA

浓度升高而下降的趋势, 而且经 MeJA 处理后, 香蕉成熟时, 果面光洁; 但当浓度达到 0.5 mmol·L⁻¹ 时, 虽然香蕉果面的腐烂减轻, 但却表现出状似机械伤的黑色斑点, 表明浓度过高。本试验的结果表明, 当 MeJA 的浓度为 0.1 mmol·L⁻¹ 时, 控制香蕉腐烂的效果最好, 贮藏第 10 天, 病情指数为 20.8, 而对照为 95.0。

2.1.2 BTH 和 MeJA 对香蕉成熟期间防御酶活性的影响
由于应用 5 mmol·L⁻¹ 的 BTH 和 0.1 mmol·L⁻¹ 的 MeJA 处理香蕉防腐效果最好, 在贮藏 10 d 时病情指数最低; 因此, 测定这两个处理的香蕉转黄以后防御酶活性, 并与对照进行比较, 将有助于了解其抗病机理 (图 2)。

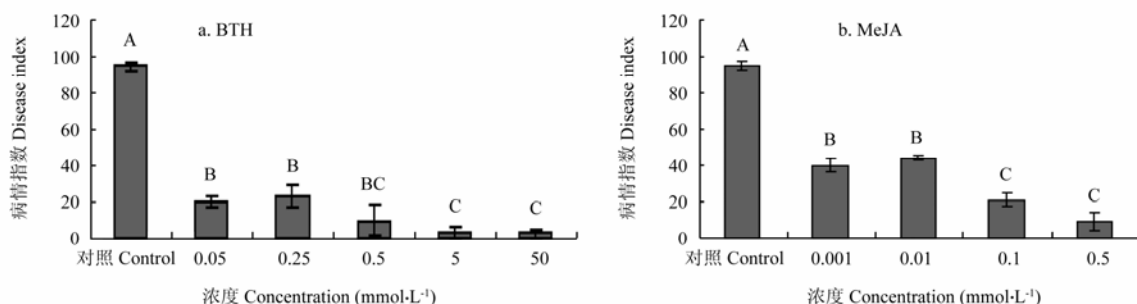
POD 活性: 对照在第 8 天出现一个峰值时与 BTH 和 MeJA 处理的接近, 其它时候 BTH 和 MeJA 处理的均高于对照, 在第 6 和第 12 天与对照的差异特别明显; 但 BTH 和 MeJA 处理之间的 POD 动态变化此消彼长, 表现出相反的趋势。

CAT 活性: 各处理的 CAT 活性在第 8 天均有一低谷, 此后升高, 变化动态表现出相似的趋势。BTH 处理的香蕉在第 6、8、10 天, MeJA 处理的在第 8、10、12 天 CAT 活性均高于对照。BTH 处理和 MeJA 处理的果实的 CAT 活性变化趋势相似。

PPO 活性: 各处理的 PPO 活性趋势相似, 均在第 8 天有一峰值, 但 BTH 和 MeJA 处理的香蕉 PPO 活性一直高于对照。

PAL 活性: 对照的 PAL 活性呈下降趋势, BTH 处理从第 8 天起逐渐升高, 第 10 和 12 天均高于对照。MeJA 处理的香蕉 PAL 活性变化较平稳, 在第 8、10、12 天均高于对照。

β-1,3-葡聚糖酶活性: 对照的活性在贮藏的 6~12



病情观察时间为处理后 10 d。柱形图上方标有不同字母者为差异显著

The observation of the disease incidence was done 10d after treatment. The columns with different letters are significantly different at $P=0.01$

图 1 不同浓度的 BTH 和 MeJA 处理控制香蕉腐烂的效果

Fig. 1 Effects of BTH of various concentrations on control of postharvest banana decay

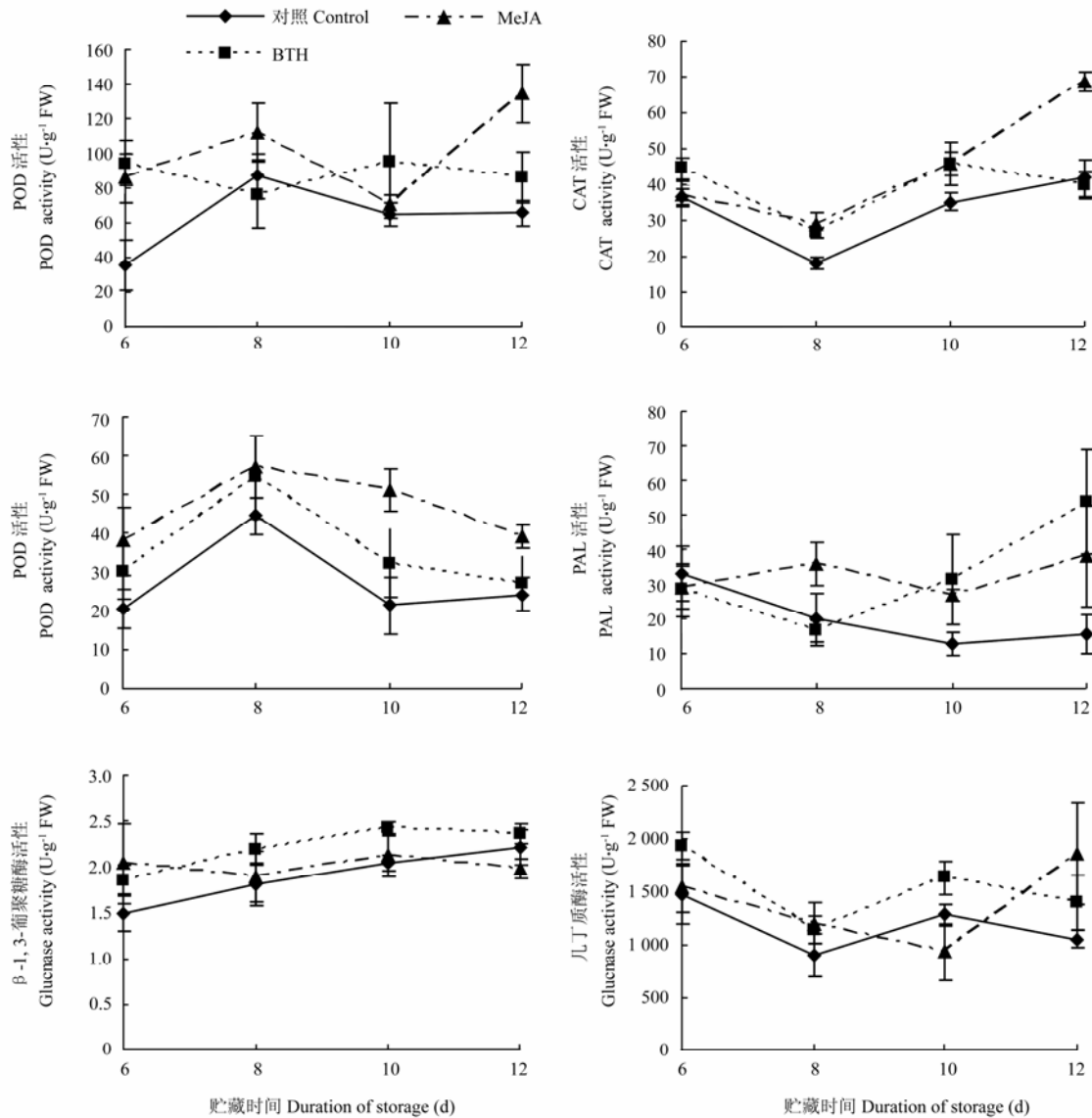


图 2 BTH 和 MeJA 处理对香蕉防御相关酶活性的影响

Fig. 2 Effects of BTH and MeJA on activities of defense-related enzymes

d 略升, BTH 处理的与对照的趋势一致, 但比对照活性高。MeJA 处理的活性变化不大, 只是在第 6 天高于对照。

几丁质酶活性: 对照和 BTH 处理的香蕉几丁质酶活性变化的趋势一致, 都呈波浪状起伏交替变化, 但 BTH 处理的活性高于对照。MeJA 处理的先急降后速升, 于第 12 天高于对照。

2.2 BTH 和 MeJA 对接种炭疽菌后香蕉的影响

2.2.1 BTH 和 MeJA 对病斑直径和接种点发病率的影响

从图 3-A 可以看出, 在接种后的第 14 天, 经 BTH 和 MeJA 处理的香蕉接种炭疽菌后, 病斑直径分别为 0.84 和 0.46 cm, 明显小于对照的 1.79 cm, 差异

达极显著水平 ($P=0.01$)。从发展趋势来看, 接种后直到第 9 天差异不大, 之后处理和对照的差距随着时间的推移越来越大: 无论是 BTH 处理还是 MeJA 处理都增长较为缓慢, 而对照增长很快, 有呈直线上升的趋势。BTH 处理的病斑直径略大于 MeJA 处理。

接种点发病率的情形与病斑直径相似 (图 3-B)。接种后 0~9 d 差异较小, 之后, 对照的发病率急速升高, 而处理的发病率变化较缓慢, 特别是 BTH 处理的香蕉, 从第 10 天以后, 发病率增长很小。BTH 处理从第 11 天起略高于 MeJA 处理, 到第 14 天与 MeJA 表现出较大差异。

2.2.2 BTH 和 MeJA 对接种炭疽菌后香蕉抗病相关

酶活性的影响 总的来看, BTH 和 MeJA 处理不同程度地提高了所测定的 6 种抗病相关酶的活性(图 4)。

POD 活性: 对照在整个贮藏期间变化幅度较小, BTH 和 MeJA 处理明显提高了 POD 酶的活性。

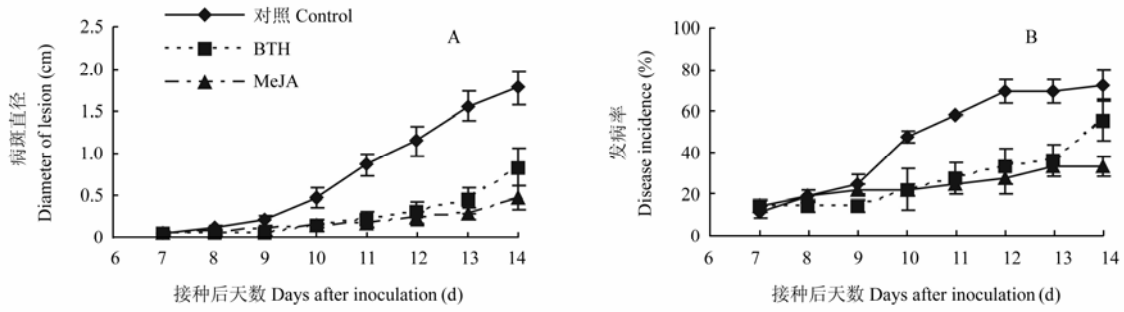


图 3 BTH 和 MeJA 处理对接种炭疽菌的香蕉炭疽病病斑直径和发病率的影响

Fig. 3 Effect of BTH and MeJA on lesion diameter and disease incidence in bananas inoculated with *Colletotrichum musae*

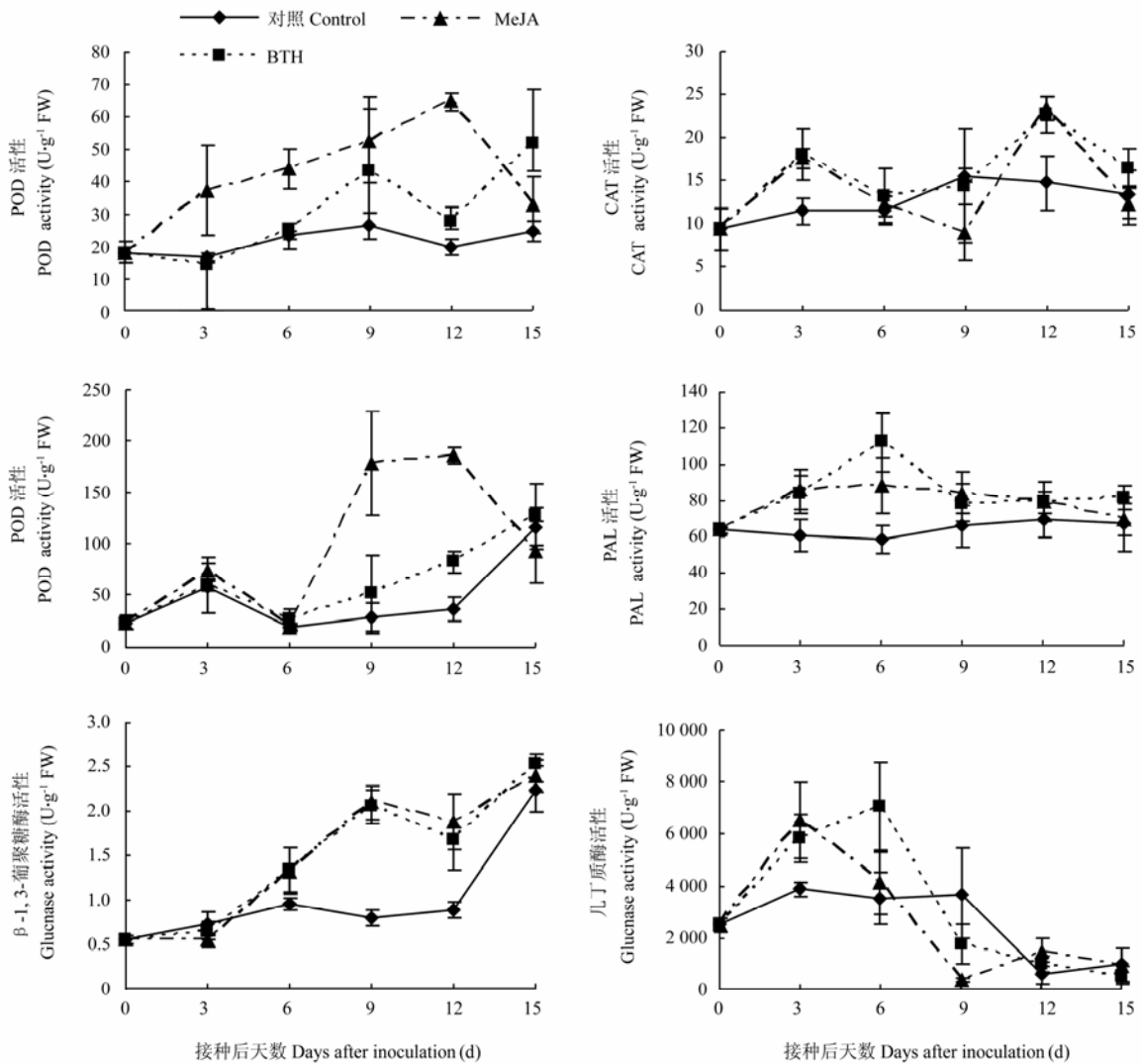


图 4 BTH 和 MeJA 处理对接种炭疽菌的香蕉防御酶活性的影响

Fig. 4 Effects of BTH and MeJA on activities of defense-related enzymes in bananas inoculated with *Colletotrichum musae*

CAT 活性: 对照在整个贮藏期间略有升高, 但变化幅度较小。BTH 和 MeJA 处理导致较大的变幅, 在第 3 天和第 12 天分别出现峰值。BTH 处理的在第 3 天和第 12 天分别为 18.03 和 20.52 $\text{U}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$, MeJA 处理的分别为 17.45 和 23.36 $\text{U}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$, 显著高于对照的 11.47 和 13.42 $\text{U}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$ ($P=0.05$)。

PPO 活性: 处理和对照在接种炭疽菌后期都表现出酶活性升高的趋势, 但 BTH 和 MeJA 处理的升幅均高于对照。

PAL 活性: 对照几乎没有变化, 而 BTH 和 MeJA 处理在贮藏期间均高于对照。

β -1,3-葡聚糖酶活性: 处理和对照均呈上升趋势, 但处理上升幅度更大。因此, 接种后第 6 天起, BTH 和 MeJA 处理均显著高于对照 ($P=0.01$)。

几丁质酶活性: 对照 0~9 d 几无变化, 之后下降。BTH 和 MeJA 处理分别于 6 d 和 3 d 出现峰值, 在第 6 天, BTH 处理和对照的分别为 7 097.3 和 3 536.7 $\text{U}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$, 在第 3 天, MeJA 处理和对照的分别为 6 544.2 和 3 900.1 $\text{U}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$, 处理和对照的差异均达到极显水平 ($P=0.01$)。

3 讨论

在本试验中, 不同浓度的 BTH 和 MeJA 处理采后香蕉均显著控制了腐烂的发生。且在一定范围内, 控制腐烂的效果有随处理浓度的提高而增强的趋势, 这与 Thaler 等^[31]在番茄上的结果相似。不过, Thaler 等探讨了 BTH 在 0~2.5 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 范围内番茄的抗病性反应, 没有报道上限浓度。对 MeJA, 尚未见诱导作物抗病性的浓度范围的报道。在本试验表明, BTH 处理采后香蕉诱导抗病性的上限浓度是 5 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$, 而 MeJA 处理的上限浓度是 0.1 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 。

病程相关蛋白 (pathogenesis-related proteins, PR 蛋白) 包括几丁质酶、 β -1,3-葡聚糖酶和过氧化物酶等^[32,33]。外源施用 SA 及其人工合成的功能类似物 BTH 可激活病程相关蛋白 (PR proteins) 基因的表达, 并由此提高植物抗病性, 抵抗许多不同的病原菌的侵袭^[34]。本研究表明, BTH 处理诱导了未接种炭疽菌的香蕉病程相关蛋白 β -1,3-葡聚糖酶、几丁质酶活性和过氧化物酶活性的提高 (图 2), 诱导了香蕉的系统获得性抗性, 从而控制了腐烂的发生。BTH 处理的香蕉 CAT、PPO、PAL 等防御酶的活性提高 (图 2), 表明这些酶也与香蕉的抗病性有关, 这与前人分别在其它植物上的研究结果一致^[18, 35, 36]。

茉莉酸在植物防御反应中起着重要作用, MeJA 可以诱导拟南芥对 *Alternaria brassicicola* 和 *Botrytis cinerea* 的抗性^[37], 但 JA 诱导的抗病信号转导途径与 SA 诱导的不同。SA 诱导的 SAR 与 PR 蛋白的表达有关^[38], 而 JA 介导的抗病信号途径与植保素的表达有关^[39]。研究表明, SA 和 MeJA 诱导的抗病信号途径既相互拮抗又互有交叉^[40]。本研究中, MeJA 处理未能对未接种炭疽菌的香蕉 β -1,3-葡聚糖酶和几丁质酶产生稳定影响, 而 BTH 处理的香蕉这两个 PR 蛋白活性一直高于对照 (图 2), 而且 MeJA 和 BTH 处理的未接种炭疽菌香蕉过氧化物酶活性动态变化此消彼长, 表现出相反的趋势。这是否反映 MeJA 和 BTH 在香蕉中诱导了不同抗病信号转导途径, 有待进一步研究。从 CAT 和 PPO 两个酶来看, MeJA 和 BTH 处理的香蕉表现了相似的动态变化趋势, 而且 CAT、PPO 和 PAL 活性多数时间高于对照 (图 2)。这进一步表明 MeJA 对香蕉腐烂的控制与这些酶活性的提高有关。

BTH 和 MeJA 处理也提高了接种炭疽菌的香蕉抗病相关酶的活性 (图 4), 这与未接种的香蕉的情形相似。值得注意的是, 香蕉接种炭疽菌后, BTH 和 MeJA 处理的变化趋势比未接种香蕉表现出更多的相似性, 其原因和机理有待进一步研究。

综上所述, MeJA 和 BTH 处理香蕉减轻病害的机理可能在于诱导了香蕉系统获得性抗性, 激活了香蕉的防御系统。在自然发病的香蕉中, MeJA 和 BTH 对 3 种防御酶 (CAT、PPO、PAL) 的影响相似, 但对 3 种病程相关蛋白 (β -1,3-葡聚糖酶、几丁质酶和过氧化物酶) 的效应不同。在接种炭疽菌的香蕉中, MeJA 和 BTH 对所测定的 6 种防御酶的影响均相似。本研究结果初步表明, 在香蕉中与在其它植物中一样, 由 MeJA 和 BTH 诱导的两种不同的抗病反应是既存在差异又相互联系。

4 结论

本研究的结果表明, BTH 和 MeJA 处理可以诱导采后香蕉果实产生抗病性, 从而控制腐烂发生; 其提高抗病性的机理可能在于激活了香蕉的防御系统; MeJA 和 BTH 在香蕉果实上诱导的抗病反应既有差异又有联系。

References

- [1] Wills R, McGlasson B, Graham D, Joyce D. *Postharvest, an*

- Introduction to the Physiology and Handling of Fruit, Vegetables and Ornamentals*. Sydney, Australia: University of New South Wales Press Ltd, 1998: 9.
- [2] Eckert J W, Ogawa J M. The chemical control of postharvest diseases: deciduous fruits, berries, vegetables and root/tuber crops. *Annual Review of Phytopathology*, 1988, 26: 433-469.
- [3] 朱世江. 美国的园艺作物采后技术. 世界农业, 1993, 174(10): 22-23.
Zhu S J. Horticultural postharvest technology in the United States. *The World Agriculture*, 1993, 174(10): 22-23. (in Chinese)
- [4] Holmes G J, Eckert J W. Sensitivity of *Penicillium digitatum* and *P. italicum* to postharvest citrus fungicides in California. *Phytopathology*, 1999, 89: 716-721.
- [5] Karlsson S I. Agricultural pesticides in developing countries. *Environment*, 2004, 46 (4): 22-41.
- [6] 朱世江, 季作梁, 安惠来, 吴韵婷. 青香蕉果皮提取液对采后香蕉果实腐烂病抗性的诱导作用. 中国农业科学, 2004, 37: 406-409.
Zhu S J, Ji Z L, An H L, Wu Y T. Induction of disease tolerance of postharvest bananas by crude extract from peels of green bananas. *Scientia Agricultura Sinica*, 2004, 37: 406-409. (in Chinese)
- [7] Wilson C L, Ghaouth A E, Chalutz E, Droby S, Stevens C, Lu J Y, Khan V, Arul J. Potential of induced resistance to control postharvest diseases of fruits and vegetables. *Plant Disease*, 1994, 78: 837-844.
- [8] 黄雪梅, 张昭其, 季作梁. 果蔬采后诱导抗病性. 植物学通报, 2002, 19: 412-418.
Huang X M, Zhang Z Q, Ji Z L. Induced resistance to postharvest disease of fruits and vegetables. *Chinese Bulletin of Botany*, 2002, 19: 412-418. (in Chinese)
- [9] Jirage D, Zhou N, Cooper B, Clarke J D, Dong X N, Glazebrook J. Constitutive salicylic acid-dependent signaling in *cpr1* and *cpr6* mutants requires PAD4. *The Plant Journal*, 2001, 26: 395-407.
- [10] Görlach 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. *The Plant Cell*, 1996, 8: 629-643.
- [11] Glazebrook J, Chen W Q, Estes B, Chang H-S, Nawrath C, Métraux J-P, Zhu T, Katagiri F. Topology of the network integrating salicylate and jasmonate signal transduction derived from global expression phenotyping. *The Plant Journal*, 2003, 34: 217-228.
- [12] Kunkel B N, Brooks D M. Cross talk between signaling pathways in pathogen defense. *Current Opinion in Plant Biology*, 2002, 5: 325-331.
- [13] Anfoka G H. Benzo-(1,2,3)-thiadiazole-7-carbothioic acid S-methyl ester induces systemic resistance in tomato (*Lycopersicon esculentum*. Mill cv. Vollendung) to cucumber mosaic virus. *Crop Protection*, 2000, 19: 401-405.
- [14] Latunde-Dada A O, Lucas J A. The plant defence activator acibenzolar-S-methyl primes cowpea [*Vigna unguiculata* (L.) Walp.] seedlings for rapid induction of resistance. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 2001, 58: 199-208.
- [15] 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. *Crop Protection*, 2003, 22: 405-413.
- [16] Burketová L, Štillerová K, Feltlová M. Immunohistological localization of chitinase and β -1, 3-glucanase in rhizomania - diseased and benzothiadiazole treated sugar beet roots. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 2003, 63: 47-54.
- [17] Navarre D A, Mayo D. Differential characteristics of salicylic acid-mediated signaling in potato. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 2004, 64: 179-188.
- [18] Liu H X, Jiang W B, Bi Y, Luo Y B. Postharvest BTH treatment induces resistance of peach (*Prunus persica* L. cv. Jiubao) fruit to infection by *Penicillium expansum* and enhances activity of fruit defense mechanisms. *Postharvest Biology and Technology*, 2005, 35: 263-269.
- [19] Dong X N. SA, JA, ethylene, and disease resistance in plants. *Current Opinion in Plant Biology*, 1998, 1: 316-323.
- [20] Clarke J D, Volko S M, Ledford H, Ausubel F M, Dong X N. Roles of salicylic acid, jasmonic acid and ethylene in *cpr*-induced resistance in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 2000, 12: 2175-2190.
- [21] Lorenzo O, Piqueras R, Sanchez-Serrano J J, Solano R. Ethylene response factors integrates signals from ethylene and jasmonate pathways in plant defense. *The Plant Cell*, 2003, 15: 165-178.
- [22] Yao H J, Tian S P. Effects of pre- and post-harvest application of salicylic acid or methyl jasmonate on inducing disease resistance of sweet cherry fruit in storage. *Postharvest Biology and Technology*, 2005, 35: 253-262.
- [23] Jiang M Y, Zhang J H. Effect of abscisic acid on active oxygen species, antioxidative defense system and oxidative damage in leaves of maize seedlings. *Plant and Cell Physiology*, 2001, 42: 1265-1273.
- [24] Polle A, Tilman T, Seifert F. Apoplastic peroxidases and lignification in needles of Norway Spruce (*Picea abies* L.). *Plant Physiology*, 1994, 106: 53-60.
- [25] Aebi H. Catalase in vitro. *Methods Enzymology*, 1984, 105: 121-126.

- [26] Galeazzi M A M, Sgarbieri V N, Constantinides S M. Isolation, purification and physicochemical characterization of polyphenol oxidase (PPO) from dwarf variety of banana (*Musa cavendishii* L). *Journal of Food Science*, 1981, 46: 150-155.
- [27] Lister C E, Lancaster J E, Walker J R L. Developmental changes in enzymes of flavonoid biosynthesis in the skins of red and green apple cultivars. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 1996, 71: 313-320.
- [28] 欧阳光察. 苯丙氨酸解氨酶 (PAL) 活性的测定. 见: 薛应龙. 植物生理学实验手册. 上海: 上海科学技术出版社, 1985: 191-192.
- Ouyang G C. Detection of activity of phenylalanine ammonia lyase. In: Xue Y L. *A Guide to Modern Plant Physiology*. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 1985: 191-192. (in Chinese)
- [29] Irving H R, Kuc J A. Local and systemic induction of peroxidase, chitinase and resistance in cucumber plants by K_2HPO_4 . *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 1990, 37: 355-366.
- [30] Mauch F, Hadwiger L A, Boller T. Ethylene: symptom, not signal for the induction of chitinase and β -1,3-glucanase in pea pods by pathogens and elicitors. *Plant Physiology*, 1984, 76: 607-611.
- [31] Thaler J S, Fidantsef A L, Bostock R M. Antagonism between jasmonate- and salicylate-mediated induced plant resistance: effects of concentration and timing of elicitation on defense-related proteins, herbivore, and pathogen performance in tomato. *Journal Chemical Ecology*, 2002, 28: 1131-1159.
- [32] Xue L, Charest P M, Jabaji-Hare S H. Systemic induction of peroxidases, β -1,3-glucanases, chitinases and resistance in bean plants by binucleate *Rhizoctonia* species. *Phytopathology*, 1998, 88: 359-365.
- [33] Smith-Becker J, Keen N T, Becker J O. Acibenzolar-S-methyl induces resistance to *Colletotrichum lagenarium* and cucumber mosaic virus in cantaloupe. *Crop Protection*, 2003, 22: 769-774.
- [34] Ryals J A, Neuenschwander U H, Willits M G, Molina A, Steiner H-Y, Hunt M D. Systemic acquired resistance. *The Plant Cell*, 1996, 8: 1809-1819.
- [35] Raskin I. Role of salicylic acid in plants. *Annual Review Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1992, 43: 439-463.
- [36] Mohammadi M, Kazemi H. Changes in peroxidase and polyphenol oxidase activities in susceptible and resistant wheat heads inoculated with *Fusarium graminearum* and induced resistance. *Plant Science*, 2002, 162: 491-498.
- [37] Thomma B P H J, Eggermont K, Penninckx I A M A, Mauch-Mani B, Vogelsang R, Cammue B P A, Broekaert W F. Separate jasmonate-dependent and salicylate-dependent defense-response pathways in *Arabidopsis* are essential for resistance to distinct microbial pathogens. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 1998, 95: 15107-15111.
- [38] Ward E R, Uknes S J, Williams S C, Dincher S S, Wiederhold D L, Alexander D C, Ahl-Goy P, Métraux J-P, Ryals J A. Coordinate gene activity in response to agents that induce systemic acquired resistance. *The Plant Cell*, 1991, 3: 1085-1094.
- [39] Shah J, Kachroo P, Klessig D F. The *Arabidopsis ssi1* mutation restores pathogenesis-related gene expression in *npr1* plants and renders defensin gene expression salicylic acid dependent. *The Plant Cell*, 1999, 11: 191-206.
- [40] Maleck K, Lawton K. Plant strategies for resistance to pathogens. *Current Opinion in Biotechnology*, 1998, 9: 208-213.

(责任编辑 曲来娥)