

油菜素内酯(BR)对大豆疫霉根腐病抗性的影响

陈丽霞^{1,2}, 李英慧², 郑服丛¹, 任朝阳³, 关荣霞², 刘章雄², 郝再彬³, 常汝镇², 邱丽娟²

(1. 华南热带农业大学, 儋州 571737; 2. 中国农业科学院作物科学研究所/国家农作物基因资源与遗传改良重大科学工程/农业部作物种质资源与生物技术重点开放实验室, 北京 100081; 3. 东北农业大学生命科学学院, 哈尔滨 150030)

摘要 以抗、感疫霉根腐病的2个品种和一对矮秆突变体与野生型为材料, 研究BR对抗大豆疫霉根腐病防御反应的过氧化物酶(POD)和苯丙氨酸解氨酶(PAL)活性的影响。目的是明确BR对抗大豆疫霉根腐病的作用效果, 鉴定矮秆突变体的抗性。酶活测定表明, 接种使大豆叶片的POD和PAL活性显著增强, 说明病原物诱导使植株产生系统抗病性; 加BR接种处理(B⁺P⁺)比加BR不接种处理(B⁺P⁻)的POD和PAL活性有一定的增强, 表明BR对抗大豆疫霉根腐病有一定的抗性效果; 挑战接种鉴定表明, 东农42属于感病, 而东泽11属于中间类型, 施加BR后对这两个品种的抗性均有增强作用。

关键词 油菜素内酯; 酶活性; 大豆; 疫霉根腐病

中图分类号 S565.1 **文献标识码** A **文章编号** 1000-9841(2007)05-0713-05

EFFECT OF BRASSINOSTEROIDS ON SOYBEAN RESISTANCE TO *PHYTOPHTHORA SOJAE*

CHEN Li-xia^{1,2}, LI Ying-hui², ZHENG Fu-cong¹, REN Zhao-yang³, GUAN Rong-xia², LIU Zhang-xiong², HAO Zai-bin³, CHANG Ru-zhen², QIU Li-juan²

(1. South China University of Tropical Agriculture, Danzhou 571737; 2. National Key Facility of Gene Resources and Genetic Improvement / Key Lab of Crop Germplasm Resources & Biotechnology, the Ministry of Agriculture, Institute of Crop Science, CAAS, Beijing 100081; 3. Life Science College, Northeast Agriculture University, Harbin 150030)

Abstract Peroxidase (POD) and phenylalanine ammonialyase (PAL) are defensive enzyme for soybean *Phytophthora* root rot. To elucidate the effect of Brassinosteroids (BR) on soybean resistance to *Phytophthora* root rot and identify the resistance of a soybean mutant. Two soybean cultivars Williams (sensitive) and Ludou 4 (resistant), and a pair of soybean mutant (Dongze 11) with its wild type (Dongnong 42) were adopted as materials. The soybean seedlings were treated with Brassinosteroids (BR) or/and inoculated with *Phytophthora sojae* and the changes in activities of POD and PAL were investigated. The POD and PAL activity in plants inoculated with *Phytophthora sojae* were significantly higher than those without inoculation, which showed the *Phytophthora sojae* induced the systemic resistance of soybean plants. The

收稿日期: 2007-04-10

基金项目: 国家863项目(2006AA100104); 国家自然科学基金重大项目(30490250)

作者简介: 陈丽霞(1981-), 女, 硕士, 主要从事大豆病害研究。E-mail: chenlixia0614@163.com

通讯作者: 邱丽娟博士, 研究员, 博士生导师。Tel: 010-62135623; E-mail: qiu_lujuan@263.net

activity of POD and PAL were also increased when treated with BR, which suggested that BR might have some resistant effect on Phytophthora root rot. The identification results showed Dongnong 42 was susceptible and the mutant was mid-type, their resistance to Phytophthora root rot were enhanced when treated with BR.

Key words Brassinosteroids (BR); Enzyme activity; Soybean; Phytophthora root rot

大豆疫霉根腐 (*Phytophthora sojae*) 病是一种毁灭性的大豆土传病害,于 1948 年在美国印第安纳州首次发现,随后各个国家相继报道^[1]。该病害的发生可造成大豆产量和品质降低,严重制约了大豆产业化发展。大豆疫霉根腐病是世界上仅次于大豆胞囊线虫病的第二个大病害,每年造成数亿美元的巨大损失。1991 年我国黑龙江省首次发现该病害^[2],此后发病面积逐年扩大。近年来,不但在东北大豆产区、而且在黄淮海流域以及长江流域大豆产区都有发生,对大豆生产的危害性日益突出,如在黑龙江省已成为当前大豆生产的重要限制因素^[3]。

植物诱导抗性开辟了植物病害防治的新途径,对于解决日益突出的病原物抵抗性、提高农产品的品质和安全性均具有重大意义。近年来诱导抗性已成为植物病理学家们的热点之一,特别是诱导产生的系统抗病性日益受到人们的关注^[4]。油菜素内酯 (BR) 是广泛存在于植物中的类似于动物和昆虫甾醇类激素的一种天然产物^[5],自 Clouse 和 Sasse 报道 BR 以来,开始了对植物的研究。BR 是一种新型植物激素,在植物体内含量极低,但生理活性却极高,植物经极低浓度处理便能表现出明显的生理效应。有研究证明,BR 具有改善植物生理代谢^[6],提高品质^[7]和产量^[8]的作用,并能调节植物生长发育^[9]等过程,在农林业生产中有着极为广泛的应用。关于 BR 处理改善植物应答各种生物^[10]和非生物胁迫能力^[11]方面报道较少,且抗性的机理尚不清楚。近几年主要集中在拟南芥^[12]、水稻^[13]、小麦^[14]等作物,但 BR 对大豆疫霉根腐的抗性效果和机理方面的研究在国内外均未见报道。

本试验研究了 BR 和接种大豆疫霉根腐病菌对大豆叶片过氧化物酶和苯丙氨酸解氨酶的影响及其抗病性的关系;对 BR 突变体材料的抗病性进行鉴定,旨在阐明 BR 对大豆抗疫霉根腐病的影响及其机理,为探讨 BR 在大豆抗病机理方面提供理论依据。

1 材料与方

1.1 供试材料

1.1.1 植物材料 材料有 4 份,抗病对照 (鲁豆 4 号)、感病对照 (Williams)、东农 42 野生型和东农 42 的矮秆突变体—东泽 11。

1.1.2 菌株 大豆疫霉菌 1 号生理小种由东北农业大学大豆研究所张淑珍博士提供。

1.2 处理方法

大豆品种为鲁豆 4 号、Williams,共设 4 个处理 (表 1),包括对照 (处理 1)、加 BR 不接种 (处理 2)、不加 BR 接种 (处理 3)、加 BR 接种 (处理 4),每个处理重复 3 次。

表 1 四个不同处理的设置方式

Table 1 The style of four different treatment

处 理 Treatment		油菜素内酯 BR	
		不喷洒 (B ⁻) Unsprinkle	喷洒 (B ⁺) Sprinkle
大豆疫霉菌 <i>Phytophthora sojae</i> (P)	不接种 (P ⁻) Uninoculate	1 (CK)	2 (B ⁺ P ⁻)
	接种 (P ⁺) Inoculate	3 (B ⁻ P ⁺)	4 (B ⁺ P ⁺)

BR 处理是在第 5 片真叶展开时,喷洒 10^{-5} 的 BR 溶液;在对大豆叶片进行 BR 处理后的第 2 d,将培养 7~8 d 的菌丝块接种在幼苗的下胚轴创伤口,以针尖在大豆子叶处向下划约 1 cm 长的伤口,然后将接种体注于伤口处。接种后喷雾,用保鲜膜盖住;接种后置培养箱中,湿度 90%,保湿 48 h (18~25℃)。每品种接种真叶期幼苗 20~25 株,对照刺伤不接种菌丝块。接种 48 h 后取样,测定叶片的过氧化物酶 (POD) 和苯丙氨酸解氨酶 (PAL) 的活性;接种后 4 d,调查病情。

1.3 接种体制备及大豆植株的培养

用1%琼脂稀释V8培养基制备大豆疫霉菌接种体。培养基成份为:每1L含V8汁40mL、蔗糖1g、酵母膏0.2g、CaCO₃0.6g、琼脂10g、V8汁加CaCO₃和200mL蒸馏水在121℃、15磅高压灭菌20min,再用两层纱布过滤,滤液加蒸馏水定容至1L,煮沸后加入其他成分,最后分装灭菌。在黑暗条件下,大豆疫霉菌在含琼脂的稀释V8汁培养基上培养一周。直径为9cm的无菌培养皿加入15mL培养基制成平板,供试菌株接种平板后在25℃黑暗条件下培养8d。

1.4 防御酶的测定

1.4.1 过氧化物酶(Peroxidase POD) 参照Braker等^[15]方法,略改动。按1:4(w/v)向材料中加入磷酸缓冲液(pH7.8,50mmol L⁻¹),充分研磨,匀浆液以15300×g离心10min,上清液即为粗酶液。酶活性测定,3mL反应液包括:0.1mL愈创木酚(4.0%),0.1mL H₂O(0.46%),2.75mL PBS和50μL粗酶液。在470nm处测定OD值的变化。以PBS为对照。酶活性定义为每分钟增加0.01,OD值所需的酶量为一个活性单位(U)。

1.4.2 苯丙氨酸解氨酶(PAL) 参照欧阳光察^[16]的方法,略有改变。按1:2(w/v)向材料中加入硼酸缓冲液(pH8.8,10mmol L⁻¹,内含5mmol β-巯基乙醇),充分研磨,匀浆液以13400×g离心10min,上清液即为粗酶液。酶活性的测定反应液包括:0.3mL粗酶液,0.3mL L-苯丙氨酸(50mmol L⁻¹,用硼酸缓冲液配制),1mL H₂O。于40℃恒温水浴保温2h,然后加6mL H₂O。测定OD₂₉₀值,以OD值变化0.01为一个酶活力单位(U)在290nm处比色测定,空白不加底物。

1.5 病情调查方法

接种4~5d后评价鉴别品种的反应型,一个鉴别品种如果有大于70%的植株死亡则为感病,如果小于30%的植株被杀死则为抗病。植株死亡在30%~70%之间的品种考虑为中间反应类型。产生中间类型反应的所有分离物进行重复鉴定,中间类型反应是连续的分离物被认为不可分类。病株茎部病斑黑褐色,可沿茎向上延伸到第5、6叶节,茎上病斑缢缩,根部变褐变黑,表皮易脱落,根茎髓部变褐,田间植株黄化,严重时枯萎死亡。其中4个供试品种分别简称为:东农42(Z);东泽11(A);鲁豆4号(L);Williams(W)。

1.6 统计分析

利用Excel 2000和SAS等软件进行数据处理与分析。

2 结果与分析

2.1 接种和BR处理对过氧化物酶(POD)活性的影响

POD是植物体内普遍存在的氧化还原酶,它不仅参与木质素、酚类物质及植保素的合成,还作为整个代谢途径的调节子,是植物抗病相关的一种重要酶。从图1中可看出,鲁豆4号和Williams品种的POD活性以接种处理显著高于不接种处理;在接种处理中加BR与不加BR之间,叶片POD活性都有所提高;只加BR不接种处理与对照的POD活性的差异不显著。这表明接种能显著增强植株的抗病性。

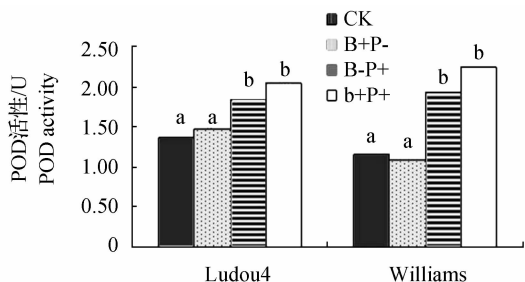
在抗、感材料本身积累的POD活性也不一样,在没有病原物侵染的条件下,抗病品种比感病品种有一定的增强,但未显著。说明在没有病原物诱导下,植物体内本身的防御酶未被大量的诱导出来;同时,抗病品种比感病的POD活性也有所提高,这是由于抗性品种自身携带抗病基因的优势。

由此可见,BR并不是一种诱导因子,不能诱导POD酶活性增强,在大豆感病后才能增强POD的活性,而且BR对感病品种的效果更为明显,对抗病品种的影响不大。这种差异可能是由于抗病品种本身具有较强的抗病能力,导致BR的抗病效果不明显;而感病品种由于自身的抗病能力就比较差,加BR后可以增强其抗病基因的快速激活和表达,但BR对大豆POD活性的影响,在抗病和感病材料之间非常有限,未达到显著水平。

2.2 接种和BR处理对苯丙氨酸解氨酶活性的影响

苯丙氨酸解氨酶是植物酚类次生物质合成代谢的关键酶,该酶催化的苯丙烷途径能够合成黄酮、异黄酮、香豆酸醋类和木质素等次生酚性物质,其中许多物质具有强烈的抑制病原菌生长的活性。

苯丙氨酸解氨酶是一种可被诱导的酶,从图2可以看出,在接种病菌和不接种处理中PAL活性差异显著。证明它可被大豆疫霉根腐病菌刺激诱导大幅度增高活性,显示了苯丙氨酸解氨酶在大豆抗病中起重要作用。



同一类型方柱上方不同字母表示测验在 $P=0.01$ 水平上的差异显著(下同)

Different letters above the square column of the same group are significantly different at 0.01 probability level according to P test

图 1 BR 对抗感品种过氧化物酶活性变化的影响

Fig.1 The change of peroxidase activity in different cultivars applied with Brassinosteroids

感病品种 Williams 和抗病品种鲁豆 4 号在施加 BR 与不施加 BR 相比,有所提高但幅度较小,未达到显著性的差异。可见,用 BR 处理大豆,在正常生长状态下,对其 PAL 活性影响不大;但遇到逆境(病原菌侵染)时,PAL 活性比对照明显提高,活性氧清除能力增大,在一定程度上增强了大豆的抗病。

2.3 接种和 BR 处理对大豆疫霉根腐的效应

从表 2 可看出,感病品种 Williams 和抗病品

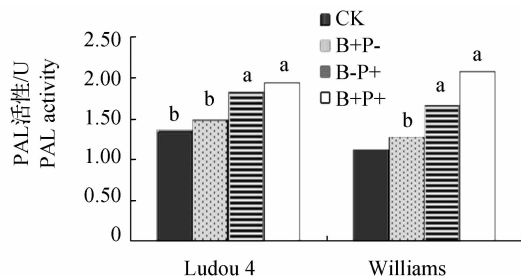


图 2 BR 对抗感品种的苯丙氨酸解氨酶活性变化的影响
Fig.2 The change of phenylalanine ammonialyase activity in different cultivars applied with Brassinosteroids

种鲁豆 4 号在受到病原物侵染后植株的反应症状很明显。这是由于抗病品种本身携带了抗病基因起了防卫作用和 BR 对大豆疫霉根腐菌的抵抗作用。虽然施加 BR 后,对病害症状有一定程度的减轻。通过酶活测定的结果也可以看出这个变化。但可能由于不同材料之间的差异等,病害的减轻却未达到一个抗性级别。

感病品种 Williams 和抗病品种鲁豆 4 号在接种及 BR 处理后,植株对抗病反应和植株体内苯丙氨酸解氨酶、过氧化物酶活性的变化,两者表现是相似的。也表明接种和 BR 处理的植株表型症状和防御酶系活性的变化反应是吻合的。

表 2 不同品种对大豆疫霉根腐菌的反应

Table 2 Reaction of different soybean cultivar to race 1 of *Phytophthora sojae*

品 种 Cultivar	Br 处理 With Brassinosteroids				无 Br 处理 Without Brassinosteroids			
	接种 Inoculate		不接种 Uninoculate		接种 Inoculate		不接种 Uninoculate	
	个体数 PN	发病率及抗 病类型 DP&RT	个体数 PN	发病率及抗 病类型 DP&RT	个体数 PN	发病率及抗 病类型 DP&RT	个体数 PN	发病率及抗 病类型 DP&RT
Williams	27	80(S)	27	0(R)	27	100(S)	27	0(R)
Ludou 4	27	0(R)	27	0(R)	27	0(R)	27	0(R)
Dongnong 42	27	70(I)	27	0(R)	27	85(S)	27	0(R)
Dongze 11	27	45(I)	27	0(R)	27	63(I)	27	0(R)

PN; Plant number; DP; Disease percentage; RT; Resistant type; R; Resistant; I; Intermediate; S; Susceptible

因此,可用来鉴定一对矮秆突变体(拟定的 BR 缺失引起的突变)的抗感性。根据病情鉴定标准,东农 42 发病率可达到 85%,属于感病品种;而东泽 11 发病率为 63%,接种保湿后部位局部褐变,但植株继续正常生长,属于中间类型。而施加 BR 后,各处理的病情均有所减轻,但均未达到一个抗病级别。这可能与大豆疫霉根腐菌的病情鉴定标准也有一定的关系,一般的病情鉴定标准有分 5 或 6 个级别,而作者测验的大豆疫霉根腐菌的鉴定标准却只是有 3 个级别,即分别为:感病、中间型、抗病。由于级别的

跨度较大,使鉴定效果未达到一个新的抗病级别。

3 讨论

BR 是一种新型植物激素,在植物体内含量极低,但生理活性却极高。有研究表明,BR 具有改善植物生理代谢^[8],提高品质^[9]和产量^[10]的作用,并能调节植物生长发育^[11]。BR 在提高植物的抗病性方面也有一定的作用。Krishna^[18]等报道 BR 可增强植物的防病能力,包括对真菌^[19]、细菌^[20]、病毒^[21]等的抗性报道,作

物种类有水稻、马铃薯、小麦等等。

BR 抗病机理方面的研究也比较少, Hideo 等^[21] 分析野生型植株和转 NahG 基因植株接种马铃薯花叶病毒(TMV)、细菌性病害(*Pseudomonas syringae* pv. Tabaci)和真菌病害(*Oidium sp.*)后水杨酸(SA)含量变化,结果表明,BR 诱导的抗性不需要的水杨酸生物合成;BR 诱导不能产生酸性或碱性的病程相关蛋白的表达,推测 BR 的诱导抗性不同的水杨酸类的系统获得抗病性(systemic acquired resistance)和伤口诱导的抗病性。而利用 BR 合成抑制剂(一种专化性的 BR 合成强抑制剂)进行研究,发现类固醇介导的病害抗性(steroid hormone-mediated disease resistance)在马铃薯抵抗病毒和细菌中起了关键作用;同时发现,水杨酸诱导的 SAR 信号与 BR 诱导 BDR 信号途径并没有交叉作用,这为植株抗病提供一个了新的抗病思路。

植物受到病原物侵染后,会引起一些酚类代谢相关酶的活性增强,其中最常见有苯丙氨酸解氨酶、过氧化物酶、过氧化氢酶和多酚氧化酶等,其中以苯丙氨酸解氨酶和过氧化物酶最重要。Gao 等^[13] 利用拟南芥矮秆突变体(*DET2* 基因)进行抗性研究,结果表明,SOD 活性比野生型的差异显著,提高了抗病基因(*CAT* 基因)转录水平。而本试验采用的突变体,前期的生理实验表明是属于 BR 敏感型突变体。本试验鉴定结果与 Gao 等研究有些相似,突变体比野生型具有一定的抗性。POD 和 PAL 都是植物体内的活性氧自由基清除剂,它们可以清除活性氧自由基,使细胞免遭膜脂过氧化作用引起的伤害^[22]。接种大豆疫霉根腐病菌后的 CAT 和 POD 酶活性都显著高于未接种的,这正是病原物侵染引起的植物生理变化的结果。PAL 的活性与酚类化合物的合成密切相关,多酚的氧化与 POD 有关。POD 活性的增强可以大大增加酚氧化物的含量,酚被氧化产生活性很高的醌,而醌对病菌是十分有毒的^[23]。表明 POD 与 PAL 的活性具有相互正向作用。而本研究的结果也证明了这个结论,这两个酶活的表现是一致的。

本研究表明,抗性品种接种病害后能迅速产生足够量的酚类化合物,对防止病菌扩展及抗病起到一定的作用;而感病品种不能很快产生足够量的酚类化合物,对病菌的抵抗作用差,使病菌得到发展。

与接种病菌相比,BR 处理后,不同抗性大豆品种对疫霉根腐病的抗性差异不显著,可能与 POD 和 PAL 活性没有显著变化有关。

参 考 文 献

- [1] Schmitthenner A F. Problems and progress in control of Phytophthora root rot of soybean[J]. Plant Disease, 1985, 69:362-368.
- [2] 沈崇尧, 苏颜纯. 中国大豆疫霉根腐病的发现及初步研究[J]. 植物病理学报, 1991, 21(4):298.
- [3] 韩晓增, 何志鸿, 张增敏. 大豆主要病虫害防治技术[J]. 大豆通报, 1998, (6):5-6.
- [4] Maureen C W. Host defence in a developmental context[J]. Molecular Plant Pathology, 2005, 6(3):347-360.
- [5] Clouse S D, Sasse J M. Brassinosteroids: Essential regulators of plant growth and development[J]. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 1998, 49:427-451.
- [6] Sasse J M. Physiological actions of Brassinosteroids: an update[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2003, 22:276-288.
- [7] Sateesh K, Uday K, Joan E, et al. Brassinosteroid confers tolerance in Arabidopsis Thaliana and Brassica napus to a range of abiotic stresses[J]. Plant Biology, 2006, 225(2):353-364.
- [8] 刘娥娥, 宗会, 郭振飞, 等. 干旱、盐和低温胁迫对水稻幼苗脯氨酸含量的影响[J]. 热带亚热带植物学报, 2000, 8(3):235-238.
- [9] Mzeco A, Teixeira Z, Gunter A. Brassinosteroid phytohormones-structure, bioactivity and applications[J]. Braz J Plant Physiol, 2003, 14(3):143-181.
- [10] Vardhini B V, Ram R S S. Effect of Brassinosteroids on growth, metabolite content and yield of Arachis hypogaea[J]. Phytochemistry, 1998, 48(6):927-930.
- [11] Junko T, Shinsuke F, Shigeo G, et al. Systemic effect of a Brassinosteroid on root nodule formation in soybean as revealed by the application of brassinolide and brassinazole[J]. Soil Science & Plant Nutrition, 2005, 51(3):389-395.
- [12] Anuradha S, Ram S S. Effect of Brassinosteroids on salinity stress induced inhibition of seed germination and seedling growth of rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Plant Growth Regulation, 2001, 33:151-153.
- [13] Cao S Q, Xu Q T, Cao Y J, et al. Loss-of-function mutations in *DET2* gene lead to an enhanced resistance to oxidative stress in Arabidopsis[J]. Physiologia Plantarum, 2005, 123(1):57-66.
- [14] Karl K, Gregor L. Induced disease resistance and gene expression in cereals[J]. Cellular Microbiology, 2005, 7(11):1555-1564.

(下转 727 页)

- 进展[J]. 土壤肥料,2001,(5):3-8.
- [2] 许艳丽,王光华,韩晓增. 重茬大豆土壤微生物生态分布特征研究. 大豆重茬研究[M]. 哈尔滨:哈尔滨工程大学出版社,1995:12-16.
- [3] Visser S, Parkinson D. Soil biological criteria as indicators of soil quality: soil microorganisms [J]. Amer J Altern Agric, 1992, 7 (1):33-37.
- [4] 于贵瑞,陆欣来,韩静淑,等. 连作与轮作体系中土壤微生物区系的动态分析[J]. 辽宁农业科学,1989,(3):18-23.
- [5] 耿玉清,孙向阳. 北京低山区森林土壤硝化和反硝化作用的研究[J]. 北京林业大学学报,1999,2(1):38-43.
- [6] 王淑彬,黄国勤. 稻田水旱轮作(第3年度)的土壤微生物效应[J]. 江西农业大学学报(自然科学版),2002,24(3):320-323.
- [7] 许光辉,郑洪元. 土壤微生物分析方法手册[M]. 北京:农业出版社,1986:35-39.
- [8] 李阜棣. 土壤生物学[M]. 北京:中国农业出版社,1996:89-125.
- [9] Bilal R. Associative of nitrogen-fixing plant growth promoting rhizobacteria (PGFPR) with kallar grass rice [J]. Plant and Soil, 1997,194:37-44.
- [10] Bilal R M, Rasul G, Malik K A. Nitrogenase activity and nitrogen-fixing bacteria associated with the roots of atriplex spp growing in asline soil of Pakistan [J]. Biology and Fertile Soils,1991,9:315-320.
- [11] 姚斌,钱晓刚,于成志,等. 土壤微生物多样性的表征方法[J]. 贵州农业科学,2005,33(3):91-92.
- [12] 钟文辉,蔡祖聪. 土壤管理措施及环境因素对土壤微生物多样性影响研究进展[J]. 生物多样性,2004,12(4):456-465.
- [13] 张华勇,林先贵,李忠佩,等. 单季不施氮肥对太仓水稻土的微生物功能多样性的影响[J]. 土壤,2005,37(6):655-658.
- [14] 王超,吴凡,刘训理,等. 不同肥力条件下烟草根际微生物的初步研究[J]. 中国烟草科学,2005,(2):12-14
- [15] 李琼芳. 不同连作年限麦冬根际微生物区系动态研究[J]. 土壤通报,2006,37(3):563-565.
- [16] 宋亚娜,李隆,张福锁,等. 应用 DGGE 技术研究间、轮作对根际氨氧化细菌和固氮菌群落结构的影响[J]. 江西农业大学学报,2006,(8)4:506-511.
- [15] Aebi H. Catalase in Vitro [J]. Methods Enzymology. 1984,105:121-126.
- [16] 欧阳光察. 苯丙氨酸解氨酶(PAL)活性的测定[M]. 植物生理学实验手册. 上海:上海科学技术出版社,1989:136-145.
- [17] Van L C. Induced resistance in plants and role of pathogenesis-related proteins [J]. European Journal of Plant Pathology, 1997, 103:753-765.
- [18] Krishna P. Brassinosteroid-mediated stress responses [J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2003,22:289-297.
- [19] Joohyun L, Terry M B, Michael L, et al. Proteomic and genetic approaches to identifying defence-related proteins in rice challenged with the fungal pathogen *Rhizoctonia Solani* [J]. Molecular Plant Pathology, 2006, 7(5):405-416.
- [20] 王成菊,李学峰,李常平,等. 油菜素内酯与杀菌剂互作对棉花苗期病害的影响[J]. 中国棉花,2003,30(12):5-7.
- [21] Hideo N, Michiko Y, Takako N, et al. Brassinosteroid functions in a broad range of disease resistance in tobacco and rice [J]. The Plant Journal, 2003,33(5):887-898.
- [22] 荆家海,王韶唐. 渗透胁迫对水稻幼苗膜脂过氧化及体内保护系统的影响[J]. 植物生理学报,1991,17:80-85.
- [23] 宾金华. 茉莉酸甲酯诱导烟草幼苗抗病与过氧化物酶活性和木质素含量的关系[J]. 应用与环境生物学报,1999,5(2):160-164.

(上接 717 页)

《种子科技》2008 年征订启事

《种子科技》由中国种子协会和山西省种子协会共同主办,是理论与实践结合、普及与提高并重的农作物种子方面的综合性刊物。本刊探讨种业发展大计,开展种子学术研究;宣传种业政策法规,交流种子工作经验;推广种业科研成果,普及种子科技知识;刊登主要农作物国审品种介绍。

《种子科技》国内外公开发行人,双月刊,大 16 开本,内文 80 页,彩色四封内带数十页彩插。国内期定价 8 元,年定价 48 元。全国各地邮政局(所)均可订阅,邮发代号:22-104。也可直接汇款到编辑部订阅。邮局汇款:(030006)山西省太原市高新区创业街 35 号。银行汇款:工行太原市高新区支行;账号:0502121609024924896。收款人:种子科技编辑部。

咨询电话:0351-7032916(传真) 7023241

电子信箱:zzkjbjb@126.com 或 zzkjbjb@yahoo.com.cn