

文章编号: 1005-0906(2014)05-0146-07

不同玉米品种对大斑病的抗性与相关防御酶活性的关系研究

王光达¹, 黄初女¹, 吴委林², 卜宪娟¹, 郑大浩²

(1. 延边农业科学院作物所, 吉林 龙井 133400; 2. 延边大学农学院, 吉林 延吉 133002)

摘要: 以吉林省玉米早熟、中早熟区种植的4个玉米品种及其亲本为材料, 对不同玉米品种对大斑病的抗性与苯丙氨酸解氨酶(PAL)、过氧化物酶(POD)和多酚氧化酶(PPO)等3种防御酶活性的关系进行研究。结果表明, 3种防御酶PAL、POD和PPO与玉米对大斑病的抗性关系非常密切, 玉米植株受大斑病菌感染后, 防御酶活性比对照明显增高。防御酶的作用受品种遗传背景的影响, 不同品种中不同防御酶对其大斑病抗性的贡献有差异。受大斑病菌感染后, 抗病性强的品种, PAL和PPO或PAL和POD酶活性发生协同增强, 且从抽丝期到灌浆期酶活性协同增强的防御酶不发生酶活性衰减或衰减微弱; 感病的品种, 从抽丝期到灌浆期存在2种或3种防御酶活性同时衰减现象。

关键词: 玉米; 大斑病; 抗病性; 防御酶活性

中图分类号: S435.131

文献标识码: A

Defense Enzyme Activities and the Resistance to Northern Leaf Blight of Different Hybrids in Maize

WANG Guang-da¹, HUANG Chu-nü¹, WU Wei-lin², BU Xian-juan¹, ZHENG Da-hao²(1. *Crop Research Institute, Yanbian Academy of Agricultural Sciences, Longjing 133400;**2. Agricultural College, Yanbian University, Yanji 133002, China)*

Abstract: Four maize hybrids and their parental lines widely planted in early-maturity and mid-early maturity zones as materials, relations of the resistance to northern leaf blight in diverse maize hybrids with defense enzyme activities of phenylalanine ammonia-lyase(PAL), peroxidase(POD) and polyphenoloxidase(PPO) were investigated. The results showed that the activities of defense enzymes PAL, POD and PPO were highly related to maize resistance to northern leaf blight. In addition, the defense enzyme activity in maize leaves after infected with northern leaf blight pathogens was obviously increased in comparison with control. The function of these defense enzymes may be affected by genetic backgrounds of maize hybrids, and the contribution of each defense enzyme in an individual hybrid to the resistance to maize northern leaf blight was different. After infected by maize northern leaf blight, for the resistant hybrids, activities of two defense enzymes both PAL and PPO or both PAL and POD were simultaneously enhanced, and no attenuation of enzyme activity of these defense enzymes at filling stage occurred in comparison with those at silking stage. In contrast, for the susceptible hybrids, activities of two or three defense enzymes were simultaneously attenuated.

Key words: Maize; Northern leaf blight; Disease resistance; Defense enzyme activity

苯丙氨酸解氨酶(PAL)、过氧化物酶(POD)和多酚氧化酶(PPO)是3种极为重要的防御酶, 与植物的抗病性关系密切。检测防御酶对病菌感染的反应是

室内鉴定植物抗病性的重要途径^[1~8]。苯丙氨酸解氨酶(PAL)是苯丙烷类代谢途径中的关键酶和限速酶, 该途径产生的次生代谢产物如酚类物质、香豆酸脂类物质、黄酮类植保素和木质素等, 是植物抗菌物质; 过氧化物酶(POD)在清除细胞内有害物质、保护酶蛋白以及木质素合成过程中起着重要作用, 在逆境环境下, 植物体内因氧代谢发生紊乱而产生的活性氧主要靠POD防御酶系统来清除, 另外, POD通

收稿日期: 2013-10-16

作者简介: 王光达(1979-), 男, 吉林扶余人, 助理研究员, 硕士。

郑大浩为本文通讯作者。Tel: 13944741290

E-mail: ljzdh@163.com

过催化过氧化氢氧化酚类反应产生醌类化合物杀死病菌;多酚氧化酶(PPO)能将酚类物质氧化为醌、多酚及其氧化物,在病菌侵入植物细胞时,PPO催化邻二羟酚和单元酚的氧化反应生成醌和缩合单宁类物质,迅速杀死侵入点周围的植物细胞,以防止病菌扩散,此外,PPO能抑制病菌繁殖所需的磷酸化酶和转氨酶合成,并对病菌向寄主体内蔓延起主要作用的果胶酶和纤维素酶有强烈抑制作用,从而保护植物体免受病菌的更大危害。PAL、POD和PPO等防御酶活性变化是植物抗病性鉴定的重要生化指标^[9]。

玉米大斑病是吉林省玉米区的主要病害之一,在部分地区大斑病发生频率较高,近年来大斑病发生愈加严重^[10]。延边地区等玉米早熟区所推广的玉米品种大多为引进品种,很多品种感染大斑病的情况非常严重。本实验采用大田和室内盆栽玉米人工接种大斑病菌的方法,从病菌侵染应答的生理生化特性着手,对玉米不同品种、不同发育阶段苯丙氨酸解氨酶(PAL)、多酚氧化酶(PPO)和过氧化物酶(POD)等防御酶活性以及玉米大斑病菌侵染后防御酶活性的变化等进行研究,分析玉米亲本与其杂交F₁后代抗病性的相互关系以及玉米品种的抗病性与其防御酶活性的关系,为快速、准确判定玉米品种对大斑病的抗病性提供参考。

1 材料与方法

1.1 供试材料

本实验所用的材料为延边地区种植的玉米杂交种白山7(428×B705-2)、龙单13(K10×龙抗11)、吉单27(四-287×四-144)、先玉335(PH6WC×PH4CV)及其父母本。

1.2 试验方法

1.2.1 田间设计及玉米产量测定

随机排列,双行区,行长5 m,株距30 cm,行距65 cm。在收获期按小区收获玉米果穗,风干后考种、测产,产量折合成单位面积产量。

1.2.2 人工接种玉米大斑病菌及抗性评价标准

在大田和室内盆栽条件下,待玉米生长至大喇叭口期人工接种大斑病菌。在玉米乳熟后期,调查果穗上三叶和穗下三叶上的病斑数量及其分布情况和病斑的大小,从而评定其抗性强弱。玉米对大斑

病的抗性评价标准依据国家玉米区域试验制定的统一标准^[11]分五级,高抗(HR)、抗(R)、中抗(MR)、感(S)和高感(HS)。

1.2.3 玉米叶片采样

在接种后第15天(抽丝期),第一次采集玉米叶片;在接种后第30天(灌浆期)第二次采集玉米叶片。所采集的玉米叶片,用无菌水快速清洗并用滤纸吸干水分后超低温保存以供酶活性测定。

1.2.4 防御酶活性测定

(1)苯丙氨酸解氨酶(PAL)活性测定

称取玉米净叶各1.0 g,加0.02 g PVP-30、少许石英砂、适量液氮,研磨成匀浆。加入pH值为8.8的硼酸缓冲液5.0 mL,4℃,8 000 r/min冷冻离心15 min,上清液为酶粗提取液。取0.5 mL上清液,加0.02 mol/L苯丙氨酸溶液2.0 mL,加入pH值为8.8硼酸缓冲液2.5 mL,30℃保温1 h后,加入6 mol/L HCl 50 μL终止反应。在波长290 nm处测定OD值,测3次后计算平均 $\Delta A_{290}/(g \cdot h)$,以每小时A₂₉₀变化0.01为1个酶活性单位[U/(g·h)]。

(2)过氧化物酶(POD)活性的测定

称取玉米净叶各1.0 g,加0.02 g PVP-30、少许石英砂、适量液氮,研磨成匀浆。加入pH值为6.0磷酸缓冲液5.0 mL,4℃,8 000 r/min冷冻离心20 min,上清液为酶粗提取液。pH值为6.0磷酸缓冲液4 mL中加入愈创木酚28 μL,在磁力搅拌器上加热搅拌至愈创木酚溶解,待冷却至常温后加入19 μL 36%过氧化氢及100 μL酶粗提取液,在波长470 nm处测定OD值,每隔1 min记录1次,共3次,计算平均 $\Delta/(g \cdot min)$,以每分钟A₄₇₀变化0.01为1个酶活力单位[U/(g·h)]。

(3)多酚氧化酶(PPO)活性测定

称取玉米净叶各1.0 g,加入少许石英砂、适量液氮,研磨成匀浆。加入pH值为7.2磷酸缓冲液5.0 mL,4℃,10 000 r/min冷冻离心15 min,上清液即为酶粗提取液。取pH值为7.2磷酸缓冲液1.5 mL、1.5 mL儿茶酚溶液、2.0 mL酶粗提液室温下反应1 h后,加入6 mol/L HCl 25 μL终止反应。在波长420 nm处测定OD值,测3次后计算平均 $\Delta A_{420}/(g \cdot h)$,以每分钟 ΔA_{420} 变化0.001为1个酶活力单位[U/(g·h)]。

(4)防御酶活性诱导增长率与相对增长率

$$\text{防御酶活性诱导增长率} = \frac{\text{接种后防御酶活性} - \text{对照酶防御酶活性}}{\text{对照防御酶活性}} \times 100\% ;$$

$$\text{防御酶活性相对增长率} = \frac{\text{灌浆期防御酶活性} - \text{抽丝期防御酶活性}}{\text{抽丝期防御酶活性}} \times 100\% 。$$

2 结果与分析

2.1 大田和室内人工接种情况下不同玉米杂交种对大斑病的抗性

在大田和室内条件下,玉米杂交种及其亲本对玉米大斑病的抗性进行人工接种鉴定。结果表明,不同玉米杂交种及其亲本在大田和室内条件下对大斑病的抗性表现有所不同(表1)。在大田人工接种条件下,4个玉米杂交种中,白山7对玉米大斑病显示出高抗,龙单13和先玉335对玉米大斑病也显示出较高的抗性,这3个杂交种的抗性表现与其较高抗性亲本的抗性表现一致;吉单27对大斑病仅显示出中抗,而且对大斑病的抗性表现与较低抗性亲本

的抗性表现一致。在室内人工接种条件下,白山7和龙单13表现出对大斑病高抗;吉单27和先玉335则对大斑病表现出感病。在4个杂交种中,白山7对大斑病的抗性与父本的抗性表现一致;龙单13对大斑病的抗性则表现出超亲现象;吉单27对大斑病的抗性在大田和人工接种条件相同,跟较低抗性亲本(母本)的抗性表现一致;先玉335在大田条件下表现抗病,在室内条件下与父本一样对大斑病表现感病。说明玉米杂交种对大斑病的抗病性与其亲本的抗病性有密切关系,总体上,玉米杂交种的双亲中,只要有一个亲本对大斑病表现高抗或双亲都表现抗,则其杂交种的抗病性就较强;双亲之一对大斑病表现感病,则其杂交种也表现感病。

表1 大田及室内人工接种的条件下玉米对大斑病的抗性

Table 1 Resistance to maize leaf blight in the field and indoor conditions under artificial inoculation of pathogen

接种条件 Inoculation condition	杂交种及其亲本 Hybrid and the parent											
	白山7 Baishan7			龙单13 Longdan13			吉单27 Jidan27			先玉335 Xianyu335		
	母本 Female	F ₁	父本 Male	母本 Female	F ₁	父本 Male	母本 Female	F ₁	父本 Male	母本 Female	F ₁	父本 Male
大田 Field	抗	高抗	高抗	抗	抗	抗	中抗	中抗	抗	抗	抗	中抗
室内 Indoor	抗	高抗	高抗	抗	高抗	抗	感	感	抗	抗	感	感

2.2 大田人工接种大斑病菌对玉米产量的影响

实验结果表明,在大田条件下人工接种大斑病菌时,不同杂交种因对大斑病的抗性不同,其产量受损程度差异很大(表2)。在供试的4个杂交种中,大田人工接种大斑病菌的白山7与对照相比产量损失最少,仅比对照减产5.2%,与白山7在大田和室内人工接种条件下对大斑病的高抗表现相符。在大田人工接种鉴定中,对大斑病均表现为抗的龙单13和先玉335,产量受损程度差异很大,龙单13仅比对照减产7.9%;先玉335却比对照减产11.5%,后者是前者的近1.5倍,与他们在大田条件下的抗性表现存在矛盾,但与室内条件下的抗性表现一致。在室内抗

性鉴定中表现为感病的吉单27,虽然在大田人工接种中对大斑病表现为中抗,但在大田人工接种情况下产量比对照产量减产17.9%,说明在大田条件下,通过人工接种虽然能在一定程度上鉴定出杂交种的抗病性,但因无法排除其他病菌侵染的(互作)干扰,会导致在大田条件下玉米杂交种的抗病表现与其产量受损情况存在差异。与田间人工接种鉴定结果相比,室内人工接种鉴定结果与大田玉米产量表现更加符合。所以,在玉米大斑病的抗性鉴定中,在室内控制其他病菌侵染的条件下进行室内人工接种鉴定,能更加准确地鉴定出玉米对大斑病的抗性。

表2 大田人工接种大斑病菌情况下不同玉米杂交种产量

Table 2 Grain yield of maize hybrid under artificially inoculating leaf blight pathogen in the field

品种 Variety	产量(kg/hm ²) Yield		比CK减产(%) Increasing rate compared to CK
	接种 Inoculated	未接种(CK) Uninoculated	
白山7	8 461.5	8 923.1	5.2
龙单13	8 923.1	9 692.3	7.9
吉单27	8 461.5	10 307.7	17.9
先玉335	10 615.4	12 000.0	11.5

2.3 人工接种大斑病菌对 PAL、POD 和 PPO 等 3 种防御酶活性变化的影响

表3表明,人工接种大斑病菌后,防御酶活性诱导增长率均为正值,说明玉米植株在大斑病菌的侵染后防御酶活性增加。在抽丝期,在室内人工接种情况下 PAL 活性比对照增加了 18.7%~28.2%,POD 活性增加了 16.6%~27.8%,PPO 活性增加了 9.8%~

25.0%;在灌浆期 PAL 活性增加了 23.5%~43.8%,POD 活性增加了 10.8%~25.5%,PPO 活性增加了 11.6%~43.0%。在大田人工接种情况下,抽丝期 PAL 活性增加了 13.4%~25.5%,POD 活性增加了 16.6%~27.8%,PPO 活性增加了 8.8%~23.1%;灌浆期 PAL 活性增加了 20.0%~32.3%,POD 活性增加了 11.3%~29.4%,PPO 活性增加了 9.4%~35.6%。

表 3 接种后不同玉米杂交种的防御酶活性诱导增长率

Table 3 Induced increase rate of defense enzyme activity in different maize hybrids artificially inoculated leaf blight pathogen

品 种 Variety	苯丙氨酸解氨酶 PAL				过氧化物酶 POD				多酚氧化酶 PPO			
	抽丝期		灌浆期		抽丝期		灌浆期		抽丝期		灌浆期	
	Silking stage		Filling stage		Silking stage		Filling stage		Silking stage		Filling stage	
	室内	大田										
Indoor	Field	Indoor	Field	Indoor	Field	Indoor	Field	Indoor	Field	Indoor	Field	
白山7	26.8 a A	19.8 c B	43.8 a A	24.6 b B	16.6 c B	10.8 c C	19.1 d D	15.4 c C	25.0 a A	23.1 a A	43.0 a A	35.6 a A
龙单13	28.2 a A	25.5 a A	37.6 b B	32.3 a A	18.7 b B	15.1 b B	28.6 b B	18.8 b B	19.4 b B	11.0 b B	25.8 b B	12.8 b B
吉单27	18.7 c C	13.4 d C	23.5 d D	20.0 c C	27.8 a A	25.5 a A	35.5 a A	29.4 a A	11.6 c C	5.7 d D	13.8 c C	9.4 d C
先玉335	24.3 b B	23.4 b A	32.2 c C	31.0 a A	20.6 b B	8.3 d C	24.4 c C	11.3 d D	9.8 d D	8.8 c C	11.6 d D	11.1 c B

注:表中数字后大、小写字母分别表示在1%和5%水平上的差异显著性。

Note: Means with same uppercase and lowercase letters followed by the numbers in the table were not significantly different at the 0.01 and 0.05 probability levels, respectively.

从防御酶的应激反应来看,白山7、龙单13和先玉335无论在室内还是在田间人工接种,其PAL活性增加的比率(19.8%~43.8%)均高于吉单27(13.4%~23.5%)。与PAL不同,在4个品种中,接种后吉单27的POD活性增加的比率最高(25.5%~35.5%);PPO活性的增加比率以白山7最高(23.1%~43.0%)。说明在不同的品种中,在大斑病菌的刺激下不同防御酶的酶活性增加幅度不同,即不同防御酶对大斑病侵染的应激反应不同。到灌浆期,接种后与对照相比酶活性增加的幅度大于抽丝期,说明从抽丝期到灌浆期防御酶对大斑病菌的应激反应在增强,这种现象在室内人工接种情况下更加明显。室内接种实验结果表明,在3种防御酶中,抗病品种的PAL和PPO酶活性增加的比率大于感病品种;POD对病菌侵染的应答比较复杂,在抽丝期感病品种吉单27和先玉335的POD酶活性增加的比率大于抗病的白山7和龙单13,在灌浆期感病的吉单27的POD酶活性增加的比率大于其他两个抗病品种,感病的先玉335的POD酶活性增加的比率大于抗病的白山7,但小于抗病的龙单13。

2.4 抽丝期至灌浆期防御酶活性变化

酶活性相对增长率的高低及正负,反映了防御

酶活性的变化情况和酶活性是否存在衰减。图1表明,从抽丝期到灌浆期,不同防御酶的酶活性变化因品种的不同差异很大。在室内人工接种实验中,对大斑病表现高抗的两个品种中白山7在未接种情况下,到灌浆期PAL和PPO的酶活性比抽丝期高11.1%~15.0%;接种情况下灌浆期酶活性比抽丝期高16.8%~30.4%,这两种酶到灌浆期仍然保持着比抽丝期更高的活性(酶活性相对增长率>0)。与此相反,在接种情况下,灌浆期白山7的POD酶活性比抽丝期低3.4%~4.7%;在未接种情况下,灌浆期白山7的POD活性比抽丝期低5.5%~8.5%,虽然接种后与未接种相比,无论在抽丝期还是在灌浆期POD的酶活性有所增加,但从抽丝期到灌浆期POD活性存在衰减(酶活性相对增长率<0),说明白山7对大斑病的高抗性与PAL和PPO的酶活性高有关,而POD可能对白山7对大斑病的抗性缺乏贡献。龙单13从抽丝期到灌浆期,只有PAL保持很高的酶活性,到灌浆期PAL酶活性比抽丝期高8.8%~23.3%;POD酶活性在接种情况下,在灌浆期比抽丝期高1.9%~11.1%,但远低于PAL酶活性增加的比率,而且在大田未接种情况下到灌浆期POD酶活性比抽丝期低1.3%;PPO酶活性仅在室内接种情况下灌浆期酶活

性略高于抽丝期(酶活性相对增长率=0.8%),其他情况下灌浆期PPO酶活性均比抽丝期低(酶活性相对

增长率=-1.4%~-4.3%),龙单13对大斑病的抗性以PAL的贡献最大,其次与POD也可能有一定关系。

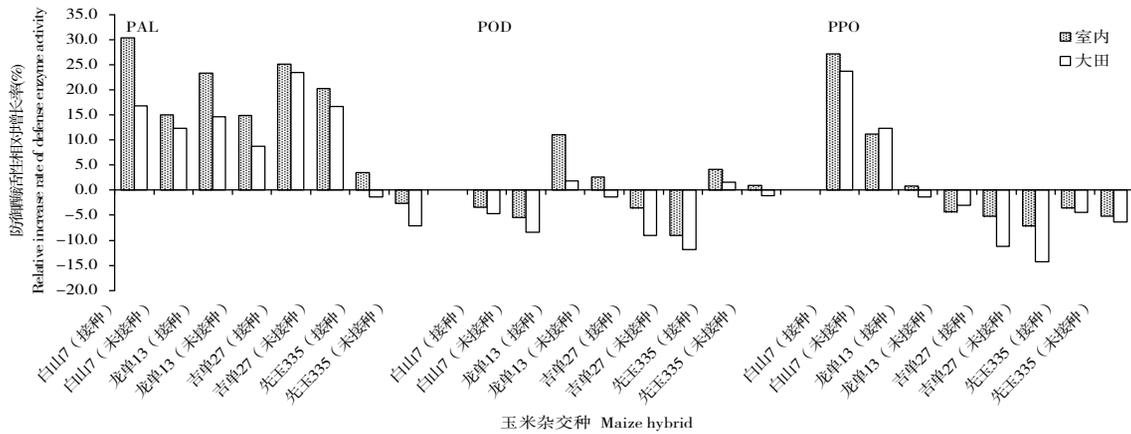


图1 抽丝期至灌浆期不同玉米杂交种的防御酶活性的变化

Fig.1 Changes of defense enzyme activities in different maize hybrids from silking to filling stage

在室内人工接种实验中,对大斑病表现感病的品种吉单27到灌浆期PAL酶活性虽然比抽丝期高16.7%~25.1%,但POD和PPO的酶活性比抽丝期低3.6%~14.3%,降低幅度较大,说明吉单27对大斑病菌的抗性减弱与POD和PPO对大斑病菌的应激反应弱有很大关系。先玉335在未接种情况下只有POD酶活性在灌浆期略高于抽丝期(酶活性相对增长率=1.0%),其他酶活性在灌浆期均低于抽丝期;在人工接种大斑病菌的情况下,3种防御酶活性有所增加,但增加的比率都不高(酶活性相对增长率<4.2%),先玉335对大斑病菌的抗性较弱与PAL、POD

和PPO等3种防御酶对大斑病菌的应激反应都较弱有密切的关系。

2.5 室内与大田防御酶活性的相关性

从表4可以看出,室内实验和大田实验中3种防御酶的酶活性值之间具有极高的相关性。在抽丝期,PAL和POD两种防御酶的室内酶活性与大田酶活性之间的相关性最高($r=0.98$);其次为灌浆期PAL的室内酶活性与大田酶活性之间的相关系数为0.97;其余情况下相关系数也都大于0.94,说明室内防御酶活性测定能够很好地反映在大田玉米对大斑病的抗性反应。

表4 PAL、POD和PPO等3种防御酶在室内与大田实验中酶活性的相关性

Table 4 Relationships between defense enzyme activities of PAL, POD and PPO in indoor and field trials

苯丙氨酸解氨酶 PAL		过氧化物酶 POD		多酚氧化酶 PPO	
抽丝期	灌浆期	抽丝期	灌浆期	抽丝期	灌浆期
Silking stage	Filling stage	Silking stage	Filling stage	Silking stage	Filling stage
0.98****	0.97****	0.98****	0.95***	0.94***	0.95***

注:***和****分别表示在0.001和0.0001水平上相关显著。

Note: *** and **** indicated significant correlations at the 0.001 and 0.0001 probability levels, respectively.

3 结论与讨论

PAL、POD和PPO酶系是在植物体内普遍存在的防御酶系统,当病菌侵染植物后,植物细胞中的防御酶被激活,防御酶活性增强、加速木质素的合成、促进植物细胞的木质化进程,并消除因病菌侵染而在细胞内产生的有害物质,以抑制病菌在植物体内扩散^[11~19]。前人的研究表明,植株感染病菌后,防御酶活性明显提高,而且抗病品种的防御酶活性增加

的幅度比感病品种更大。不同的研究中,所得结果也有所不同,甚至得出相反的结果。秦泰辰等的研究表明,在感染小斑病菌后抗小斑病玉米品种的PAL活性高于感病品种;王敬文和薛应龙等人的研究表明,在感染小斑病菌后感病玉米品种的PAL活性大幅度提高,抗病品种的PAL活性变化不大^[20]。

本实验结果表明,无论是抗大斑病的品种还是感大斑病的品种,在受到大斑病菌的侵染后,PAL、POD和PPO等3种防御酶的活性均比对照明显增

加,与前人的研究结果相符。相同的防御酶在不同品种中的作用存在差异,而且不同的防御酶在不同的品种中所起的作用大小也有所不同,可能反映了不同的防御酶系统的作用受不同遗传背景的影响。在不同的遗传背景中,可能存在起主导作用的防御系统,也可能存在不同防御系统之间协作。在本实验中,对大斑病抗性强的两个品种中,从抽丝期到灌浆期,白山7的PAL和PPO两种防御酶都保持高活性(即灌浆期酶活性比抽丝期更高),两者间可能存在协作;龙单13从抽丝期到灌浆期,PAL一直保持高活性,虽然POD活性在未接种情况下存在自然衰减,但在受大斑病菌侵染后,POD与PAL一样从抽丝期到灌浆期始终保持高活性,并在感染大斑病菌后龙单13的PAL和POD之间可能存在较强的协同增强。与抗病品种不同,对大斑病感病的吉单27,从抽丝期到灌浆期仅PAL一直保持高活性,其他两个防御酶活性衰减严重;对大斑病感病的先玉335,在未接种情况下3种防御酶均存在自然衰减,尤其是PAL和PPO两种防御酶的酶活性自然衰减比较严重,仅在室内接种情况下PAL和POD两种防御酶的酶活性存在微弱的协同增强。所以,在根据防御酶活性来判断玉米品种抗病性的强弱时,不仅要看在病菌侵染后防御酶活性的增强作用及其强弱,更重要的是要看不同防御酶之间是否存在酶活性的协同增强以及协同增强的强弱,尤其是随着发育进程的推移防御酶活性是否存在衰减。从本研究结果来看,防御酶活性不存在自然衰减或自然衰减微弱、至少有两种防御酶保持高活性、在病菌侵染后防御酶活性存在协同增强且增强幅度越大的品种抗病性就越强。与大田鉴定相比,室内人工接种鉴定结果与大田玉米实际产量表现更加符合,而且3种防御酶的室内酶活性值和大田酶活性值之间具有极高的相关性。所以,在实际工作中采用实验条件容易控制的室内人工接种和酶活性的测定方法,可以快速、准确地鉴定和预测玉米品种的抗病性。

参考文献:

- [1] 张江涛,段光明,于泽英. 苯丙氨酸解氨酶(PAL)与水稻抗稻瘟病的关系[J]. 植物生理学通讯,1987,23(6):34-37.
Zhang J T, Duan G M, Yu Z Y. Relationship between phenylalanine ammonia-lyase(PAL) activity and resistance to rice blast[J]. Plant Physiology Communications, 1987, 23(6): 34-37. (in Chinese)
- [2] 李靖,利容千,袁文静. 黄瓜感染霜霉病菌叶片中一些酶活性的变化[J]. 植物病理学报,1991,2(4):277-283.
Li J, Li R Q, Yuan W J. On the change of enzyme activities of cucumber leaf infected by *Pseudoperonospora cubensis*(Berk. et ctr) rows[J]. Acta Phytopathologica Sinica, 1991, 2(4): 277-283. (in Chinese)
- [3] 秦泰辰. 玉米在小斑病菌T小种侵染过程中酶活性变化[C]. 主要农作物抗病性研究进展,1991:282-289.
- [4] 吴岳轩,曾富华,王容臣. 杂交水稻对白叶枯病的诱导抗病性与细胞内防御酶系统关系的初步研究[J]. 植物病理学报,1996,26(2):127-131.
Wu Y X, Zeng F H, Wang R C. A preliminary study on the relationship between induced resistance to bacterial blight and defense enzymes in hybrid rice seedlings[J]. Acta Phytopathologica Sinica, 1996, 26(2): 127-131. (in Chinese)
- [5] 孔凡明,许志刚. 水稻不育系抗白叶枯病与体内酶活性变化的关系[J]. 安徽农业大学学报,1998,25(3):217-223.
Kong F M, Xu Z G. Relations between resistance of cytoplasmic male sterile rice to bacterial blight and some enzymatic activities[J]. Journal of Anhui Agricultural University, 1998, 25(3): 217-223. (in Chinese)
- [6] 刘亚光,李海英,杨庆凯. 大豆品种的抗病性与叶片内苯丙氨酸解氨酶活性关系的研究[J]. 大豆科学,2002,21(3):195-198.
Liu Y G, Li H Y, Yang Q K. Study on the relationship between resistance of soybean and activity of PAL in leaves of soybean infected by *Cercospora sojina hara*[J]. Soybean Science, 2002, 21(3): 195-198. (in Chinese)
- [7] Kumar M, Yadav V, Tuteja N, et al. Antioxidant enzyme activities in maize plants colonized with *Piriformospora indica*[J]. Microbiology, 2009, 155(3): 780-790.
- [8] 李颖章,韩碧文,简桂良. 黄萎病菌毒素诱导棉花愈伤组织中POD、SOD活性和PR蛋白的变化[J]. 中国农业大学学报,2000,5(3):73-79.
Li Y Z, Han B W, Jian G L. *Verticillium dahliae* toxin induced changes in the activities of peroxidase and SOD and in the expression of PR proteins in cotton callus[J]. Journal of China Agricultural University, 2000, 5(3): 73-79. (in Chinese)
- [9] Vaughn K C, Lax A R, Duke S O. Polyphenol oxidase: The chloroplast oxidase with no established function[J]. Physiologia Plantarum, 2007, 72(3): 659-665.
- [10] 苏前富,张伟,宋淑云,等. 2007年吉林省玉米主要病害调查及其发生趋势预测[J]. 玉米科学,2008,16(5):135-137.
Su Q F, Zhang W, Song S Y, et al. Research and forecast of catastrophic tendency of the main corn diseases in Jilin province in 2007[J]. Journal of Maize Sciences, 2008, 16(5): 135-137. (in Chinese)
- [11] 王鸣晓,戴法超,廖琴. 玉米病虫害田间手册[M]. 北京:中国农业出版社,2002:22-23.
- [12] Chigrin V V. Oxidative, lipolytic and protective enzymes in the leaves rust resistant and susceptible plants of wheat[J]. Fiziologiya Rastenii, 1989, 35(6): 1198-1208.
- [13] Chen C Q, Bélanger R R, Benhamou N, et al. Defense enzymes induced in cucumber roots by treatment with plant growth-promoting rhizobacteria(PGPR) and *Pythium aphanidermatum*[J]. Physiological and Molecular Plant Pathology, 2000, 56(1): 13-23.
- [14] 蒋益虹. 百合褐变与多酚氧化酶和过氧化物酶活性关系的研究[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版),2003,29(5):518-522.
Jiang Y H. Study on relationship between lily browning and activi-

- ties of polyphenol oxidase and peroxidase[J]. Journal of Zhejiang University(Agriculture and Life Science), 2003, 29(5): 518-522. (in Chinese)
- [15] 李惠霞,王 蒂. 马铃薯晚疫病抗性反应中木质素及防御酶活性的变化[J]. 甘肃农业大学学报,2006,41(3):52-56.
Li H X, Wang D. Change of lignin content and defense enzyme activity during resistant reaction to late blight in potato[J]. Journal of Agricultural University, 2006, 41(3): 52-56. (in Chinese)
- [16] 田雪亮,孔凡彬,郎剑锋,等. 串珠镰刀菌毒素对玉米幼苗根系保护性酶活的影响[J]. 湖北农业科学,2012,51(20):4517-4526.
Tian X L, Kong F B, Lang J F, et al. The effect of toxin produced by *Fusarium moniliform* on protective enzyme activity of maize root[J]. Hubei Agricultural Sciences, 2012, 51(20): 4517-4526. (in Chinese)
- [17] 翟彩霞,马春红,秦 君,等. 植物诱导抗病性的常规鉴定—相关酶活性变化与诱导抗病性的关系[J]. 中国农学通报,2004,20(5):222-224.
Zhai C X, Ma C H, Qin J, et al. The relations between conventional identification of induced disease resistance in plants and correlated enzymes' change[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2004, 20(5): 222-224. (in Chinese)
- [18] 张福平,李秋红. 温度对黄皮果实 PAL、POD 和 PPO 活性的影响[J]. 食品与发酵工业,2008,34(11):69-71.
Zhang F P, Li Q H. Effects of different storage temperatures on PAL, POD and PPO activity of wampee fruit[J]. Food and Fermentation Industries, 2008, 34(11): 69-71. (in Chinese)
- [19] 张俊华,崔崇士. 不同抗性南瓜品种感染 *Phytophthora capsici* 病菌后几种酶活性测定[J]. 东北农业大学学报,2003,34(2):124-128.
Zhang J H, Cui C S. Bioassay of different squash cultivars' the activity of POD, PPO and PAL in interaction with *P. capsici*[J]. Journal of Northeast Agricultural University, 2003, 34(2): 124-128. (in Chinese)
- [20] 王敬文,薛应龙. 植物苯丙氨酸解氨酶的研究[J]. 植物生理学报,1981,7(4):373-380.
Wang J W, Xue Y L. Studies on plant phenylalanine ammonia-lyase[J]. Acta Phytobiologica Sinica, 1981, 7(4): 373-380. (in Chinese)

(责任编辑:高 阳)

(上接第 145 页)

- [5] 李树田,李艳玲. 玉米双株紧靠高产栽培及其效益分析[J]. 玉米科学,1993,1(2):34-37.
Li S T, Li Y L. Two-plant abuts cultivation mode and benefit analysis[J]. Journal of Maize Sciences, 1993, 1(2): 34-37. (in Chinese)
- [6] 刘焯珏,张 敏,伍智华,等. 玉米大斑病菌人工接种方法研究[J]. 植物病理学报,2012,42(1):101-104.
Liu Y J, Zhang M, Wu Z H, et al. Artificial inoculation methods for *Exserohilum turcicum* on maize[J]. Acta Phytobiologica Sinica, 2012, 42(1): 101-104. (in Chinese)
- [7] 王晓鸣,戴法超,等. 中华人民共和国农业行业标准[J]. NY/T 1248.1-2006.
Wang X M, Dai F C. People's Republic of China agricultural industry standards[J]. NY/T 1248.1-2006. (in Chinese)
- [8] 李海春,傅俊范,李金堂,等. 玉米大斑病病斑扩展 LOGISTIC 模型对比研究[J]. 江苏农业科学,2007(3):64-65.
Li H C, Fu J F, Li J T, et al. Comparative study LOGISTIC model extensions of *Exserohilum turcicum* on maize[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2007(3): 64-65. (in Chinese)

(责任编辑:姜媛媛)