

· 研究论文 ·

啞菌酯对油菜菌核病菌的抗菌活性及抗菌机制研究

冯希杰, 马慧霞, 陈长军, 周明国*

(南京农业大学 农药系, 南京 210095)

摘要:测定了啞菌酯对油菜菌核病菌 *Sclerotinia sclerotiorum* 菌丝生长、菌核产生和菌丝呼吸作用的影响。结果表明,啞菌酯对油菜菌核病菌菌丝生长具有明显的抑制作用,且药剂处理浓度在 $1.0 \mu\text{g/mL}$ 时能显著抑制其菌核产量。旁路氧化酶专化抑制剂水杨羟酸 (SHAM) 对啞菌酯的抗菌活性有显著的协同作用,协同增效系数达到 $3.27 \sim 14.13$ 倍。药剂处理后 48 h 内,啞菌酯抑制菌丝生长的剂量曲线与抑制菌丝呼吸的耗氧速率曲线趋势相似; 48 h 以后,单位质量菌丝耗氧速率上升,且高于空白对照,而菌丝的生长量并没有增加,表明菌丝体正常呼吸作用受啞菌酯抑制 48 h 后会发 生耗氧增强的生理应急反应。水杨羟酸在啞菌酯处理后 1 h 内对菌丝呼吸没有抑制作用,但在啞菌酯处理 1 h 后对菌丝呼吸表现为抑制作用,表明油菜菌核病菌菌丝在以细胞色素为载体的呼吸链的电子传递受到啞菌酯阻断后,可以诱导耗氧更高的旁路氧化途径。

关键词:啞菌酯; 油菜菌核病菌; 呼吸作用; 旁路氧化

中图分类号: S482.2

文献标志码: A

文章编号: 1008-7303(2009)02-0186-05

Study on Fungicidal Activity and Mechanism of Azoxystrobin against *Sclerotinia sclerotiorum*

FENG Xi-jie, MA Hui-xia, CHEN Chang-jun, ZHOU Ming-guo*

(Department of Pesticide, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

Abstract: The activity of azoxystrobin inhibiting mycelial growth of *Sclerotinia sclerotiorum* was tested by mycelial growth rate method and the effect of azoxystrobin on the sclerotinia yield and respiration in mycelial growth of *S. sclerotiorum* was assessed. The results showed that azoxystrobin strongly inhibited the mycelial growth, and $1.0 \mu\text{g/mL}$ azoxystrobin could inhibit sclerotinia production obviously. Synergistic interaction against *S. sclerotiorum* existed between salicylhydroxamic acid (SHAM), a specific inhibitor of alternative oxidase, and azoxystrobin. The synergistic ratio ranges from 3.27 to 14.13. The dose-response curves of azoxystrobin inhibiting mycelial growth were almost parallel to that of oxygen consumption rate of the fungus within 48 h. However, higher oxygen consumption rate in mycelia than the untreated was found 48 hours after treated with azoxystrobin, and the mycelial growth did not increase. It suggested that some urgent reaction of mycelia occurred in response to the inhibition of azoxystrobin in *S. sclerotiorum* after 48 h. SHAM did not show the inhibitory activity against the mycelial respiration of *S. sclerotiorum* within 1 h until the mycelia was treated with azoxystrobin after 1 h, indicating that the alternative oxidase pathway could be induced when mitochondrial electron transferring in cyt bc1 complex was prevented by azoxystrobin.

收稿日期: 2008-12-08; 修回日期: 2009-03-27.

作者简介: 冯希杰 (1982-), 男, 山东龙口人, 硕士研究生, E-mail: melers@yahoo.cn; *通讯作者 (Author for correspondence): 周明国 (1958-), 男, 江苏南通人, 教授, 博士生导师, 主要从事植物病害化学防治研究. 联系电话: 025-84395641; E-mail: mgzhou@njau.edu.cn

基金项目: 国家重点基础研究发展规划 (“973”计划) 项目 (2006CB101907).

Key words: azoxystrobin; *Sclerotinia sclerotiorum*; respiration; alternative respiration

由 *Sclerotinia sclerotiorum* 引起的菌核病是危害我国油菜生产的重要病害,多年来一直使用多菌灵(carbendazim)和甲基硫菌灵(thiophanate-methyl)等苯并咪唑类杀菌剂进行防治。许多研究表明,油菜菌核病菌已对苯并咪唑类杀菌剂产生了高水平抗性^[1]。近年来选用二甲酰亚胺类杀菌剂如菌核净(dimetachlone)、腐霉利(procymidone)、异菌脲(iprodione)等替代多菌灵防治油菜菌核病取得了显著效果。但是,石志琦等^[2]通过紫外光和药剂直接驯化,均能筛选获得对菌核净具有不同抗性水平的油菜菌核病菌抗药突变体,有些抗性突变体可达极高抗性水平,表明病原菌对菌核净存在潜在高抗性风险。马慧霞等^[3]通过连续多年田间抗性监测也发现了油菜菌核病菌对菌核净的抗性菌株,且其对其他的二甲酰亚胺类药剂具有交互抗药性。因此,筛选新的具有不同作用机制的杀菌剂,对于有效治理油菜菌核病菌的抗药性极为重要。嘧菌酯(azoxystrobin)是甲氧基丙烯酸酯类(QoI)杀菌剂,通过与线粒体复合物III中细胞色素b(cyt b)的Qo位点结合而阻止线粒体中的电子传递,抑制病原菌的呼吸作用^[4~6]。由于其具有杀菌活性高、杀菌谱广、持效期长、对非靶标作物安全且与环境相容性好等优点,该药剂目前在国内外已被登记用于防治400多种作物真菌病害^[7~9],但尚未见嘧菌酯在防治油菜菌核病菌方面的研究报道。笔者研究了嘧菌酯在离体条件下对油菜菌核病菌菌丝生长和菌核形成的抑制活性及其对病原菌呼吸作用的抑制机制,旨在为推广应用嘧菌酯防治油菜菌核病提供依据。

1 材料和方法

1.1 药剂、培养基及菌株

97.8%的嘧菌酯(azoxystrobin,简称为azo)原药,由先正达公司提供,用甲醇配制成 $1.0 \times 10^4 \mu\text{g/mL}$ 的母液;99%的水杨脞酸(SHAM),由美国Sigma公司生产,用甲醇配制成 $5.0 \times 10^4 \mu\text{g/mL}$ 的母液。

AEA培养基:酵母提取物5g, NaNO_3 6g, KH_2PO_4 1.5g, KCl 0.5g, MgSO_4 0.25g, 丙三醇20mL, 琼脂粉20g, 去离子水1L。

AEB培养基:酵母提取物5g, NaNO_3 6g,

KH_2PO_4 1.5g, KCl 0.5g, MgSO_4 0.25g, 丙三醇20mL, 去离子水1L。

PDA培养基:马铃薯200g, 葡萄糖20g, 琼脂粉20g, 水1L。

供试菌株:CZ07、CZ57、CZ94、CZ130、CZ162、ZJ-281、ZJ-288,于2007年分别采自从未使用过甲氧基丙烯酸酯类药剂的江苏常州、镇江两地受病原菌侵染的油菜茎秆中,室内常规组织分离,单菌落纯化后于实验室保存,经鉴定其致病性未发生变化。菌株SF4-R为实验室先前保存的对嘧菌酯敏感的菌株。所有菌株均为多菌灵高抗菌株。

1.2 主要仪器

Hansatech oxygraph plus氧电极(英国汉莎公司), ZHW Y-2102型摇床(智诚分析仪器公司)。

1.3 菌丝生长对嘧菌酯的敏感性

参照菌丝生长速率法^[10],于在PDA培养基上培养2d的油菜菌核病菌菌落边缘取新鲜菌碟(直径5mm)分别接种于含有0、0.0313、0.0625、0.125、0.25、1、4 $\mu\text{g/mL}$ 嘧菌酯和含有0.004、0.0078、0.0156、0.0313、0.0625、0.25 $\mu\text{g/mL}$ 的嘧菌酯+100 $\mu\text{g/mL}$ SHAM的AEA培养基平板上,25℃下培养2d后测量菌落直径,分别与不含药剂的空白对照和仅含100 $\mu\text{g/mL}$ SHAM的对照比较,计算菌丝生长抑制率。每处理重复4次,试验重复2次。采用机率值分析法计算药剂对靶标菌菌丝生长的有效抑制中浓度(EC_{50}),设无SHAM时求得的 EC_{50} 值为 EC_{50}Q ,当SHAM浓度为100 $\mu\text{g/mL}$ 时求得的 EC_{50} 值为 $\text{EC}_{50}(\text{Q} + \text{S})$,按公式(1)计算旁路氧化的贡献值F^[11,12]:

$$F = \frac{\text{EC}_{50}\text{Q}}{\text{EC}_{50}(\text{Q} + \text{S})} \quad (1)$$

1.4 嘧菌酯对油菜菌核病菌菌核产生的影响

参照1.3节方法取直径为5mm的新鲜菌碟接种于含有0、0.04、0.15、1 $\mu\text{g/mL}$ 嘧菌酯的AEA培养基平板上,25℃下培养30d后,取出菌核晾干、称重。每个处理重复4次,取平均值。所有实验均重复2次。

1.5 嘧菌酯对菌丝生长和呼吸的抑制作用测定

1.5.1 不同浓度嘧菌酯对菌丝生长和呼吸的影响 按1.3节方法培养SF4-R菌株,2d后取10个新鲜菌碟于AEB培养基内,25℃、175 r/min条

件下摇培 36 h后加入嘧菌酯,使药剂浓度分别为 0、0. 5、5和 50 $\mu\text{g}/\text{mL}$ 。每浓度处理 6瓶,再摇培 24 h后,过滤收集菌丝。将各处理的其中 3瓶菌丝放入 80 烘箱中烘干 12 h至恒重,称量菌丝干重;各处理的另 3瓶菌丝用蒸馏水冲洗 3次,每 10 mg鲜重菌丝悬浮于 2 mL 0. 1 mol/L 的葡萄糖磷酸缓冲溶液 ($\text{pH} = 7. 2$) 中,在 Hansatech oxygraph plus氧电极上测定不同浓度嘧菌酯对菌丝呼吸的抑制作用,每处理重复 3次。

1. 5. 2 嘧菌酯对菌丝生长量的抑制作用 选取 SF4-R 菌株,在 PDA 上培养 2 d后于菌落边缘取直径为 5 mm 的新鲜菌碟,加入 24个装有 100 mL AEB 液体培养基的 250 mL 三角瓶中,每瓶 8个菌碟。36 h后向其中 12瓶加入嘧菌酯至浓度为 50 $\mu\text{g}/\text{mL}$,其余 12瓶为空白对照。分别在 24、48、72、96 h后用纱布过滤收集菌丝并挑出琼脂块,将每个时间的 3瓶空白对照和 3瓶药剂处理的菌丝放入 80 烘箱中烘干 12 h至恒重,称量菌丝干重。

1. 5. 3 嘧菌酯处理不同时间对菌丝呼吸作用的影响 按 1. 4. 1节方法摇培油菜菌核病菌菌丝 16瓶,36 h后向其中 8瓶加入嘧菌酯至最终浓度为 50 $\mu\text{g}/\text{mL}$,另外 8瓶为空白对照。继续摇培,分别于 0. 2、0. 5、1、6、12、24、48、96 h后收集菌丝,用蒸馏水冲洗 3次,取每个处理中一半的菌丝用 100 $\mu\text{g}/\text{mL}$ 的 SHAM 处理 1 h,分别各取 10 mg

(鲜重)经 SHAM 处理和未经 SHAM 处理的菌丝悬浮于 2 mL 0. 1 mol/L 的葡萄糖磷酸缓冲溶液 ($\text{pH} = 7. 2$) 中,于氧电极上测定处理不同时间嘧菌酯及嘧菌酯+SHAM 对菌丝呼吸作用的影响,每处理重复 3次。

1. 6 数据处理

采用 SAS 软件进行毒力回归分析求 EC_{50} 值,并采用 LSD 方法对两次试验结果和菌核质量数据进行差异显著性分析。

2 结果与分析

2. 1 油菜菌核病菌对嘧菌酯的敏感性

表 1 中数据表明,嘧菌酯对 5株野生型菌株菌丝生长均有很强的抑制作用,且在有专化性旁路氧化酶抑制剂 SHAM 存在的情况下,其对菌丝生长的 EC_{50} 值为 0. 034~0. 063 $\mu\text{g}/\text{mL}$,是无 SHAM 时的 3. 27~14. 13 倍,平均为 9. 21 倍。表明 SHAM 在抑制菌丝生长过程中与嘧菌酯具有很强的协同增效作用。0. 062 5 $\mu\text{g}/\text{mL}$ 的嘧菌酯对不同菌株菌丝生长的抑制率为 26. 54%~38. 43%,而存在 SHAM 时其抑制率上升为 40. 44%~57. 50%,表明在油菜菌核病菌菌丝生长过程中存在旁路氧化途径,并且 SHAM 与嘧菌酯的协同效应大小在不同菌株之间存在差异。

表 1 油菜菌核病菌菌丝生长对嘧菌酯的敏感性

Table 1 Sensitivity of <i>S. sclerotiorum</i> t to azoxystrobin during mycelial grow th					
菌株 Isolates	抑制中浓度 $\text{EC}_{50}/(\mu\text{g}/\text{mL})$		协同系数 Synergistic ratio	抑制率 (0. 062 5 $\mu\text{g}/\text{mL}$ 浓度下) Inhibition rate at 0. 062 5 $\mu\text{g}/\text{mL}$ azoxystrobin (%)	
	+ SHAM	- SHAM		+ SHAM	- SHAM
CZ94	0. 045 8C	0. 504 8A	11. 02	47. 09C	34. 10B
CZ162	0. 034 0D	0. 480 5A	14. 13	57. 50A	35. 18B
ZJ-281	0. 050 5BC	0. 544 2A	10. 78	44. 92D	28. 57C
ZJ-288	0. 054 3B	0. 372 1B	6. 85	40. 44E	26. 54C
SF4-R	0. 063 0A	0. 206 1C	3. 27	52. 93B	38. 43A

注:同一列数据后带有相同字母表示数据之间无显著差异 ($P = 0. 01$)。下同。
Note: Data in a column followed by the same letters indicate no significant difference between the data ($P = 0. 01$). The same as following

2. 2 嘧菌酯对油菜菌核病菌菌核产量的影响

如表 2 所示,在嘧菌酯浓度为 1 $\mu\text{g}/\text{mL}$ 时,所有测定菌株的菌核产量均显著低于空白对照,表明 1. 00 $\mu\text{g}/\text{mL}$ 的嘧菌酯可抑制油菜菌核病菌菌核的产生。随着处理浓度的降低,嘧菌酯对菌核

产生的影响逐渐减弱,这与其抑制菌丝生长的情况一致。菌株 ZJ281、ZJ288、CZ162 在 0. 04 和 0. 15 $\mu\text{g}/\text{mL}$ 两个浓度下的菌核产量与空白对照无明显差异,这可能是由于不同菌株对嘧菌酯的反应不同造成的。

2 3 嘧菌酯对菌丝生长量和呼吸的抑制作用

2 3 1 嘧菌酯处理浓度与抑制菌丝生长和呼吸作用的关系 嘧菌酯抑制菌丝生长的剂量曲线与抑制菌丝呼吸的耗氧速率曲线趋势相似 (见图 1)。随着嘧菌酯浓度的升高,其对菌丝生长量和耗氧速率的抑制率均有所提高,但各浓度嘧菌酯对菌丝耗氧速率的抑制率均高于对菌丝生长量的抑制率。当嘧菌酯浓度升高到 5 $\mu\text{g/mL}$ 以后,其对菌丝生长的抑制率趋于平稳,该结果表明通过提高嘧菌酯的处理浓度来控制其对菌丝生长的抑制作用价值较低。

表 2 不同浓度嘧菌酯对菌核产量的影响

Table 2 The effect of *S. sclerotiorum* t to different concentration of azoxystrobin in the yield of sclerotinia

菌株 Isolates	菌核重 The weight of sclerotinia/g			
	嘧菌酯浓度 Conc. of azoxystrobin / ($\mu\text{g/mL}$)			
	0	0.04	0.15	1
ZJ281	0.224 7CD	0.207 6B	0.116 2CD	0.025 7CD
ZJ288	0.365 8A	0.346 0A	0.302 8A	0.068 2BC
CZ07	0.276 1AB	0.226 0B	0.190 5BC	0.082 2B
CZ57	0.288 4AB	0.239 6B	0.155 3BCD	0.080 3B
CZ94	0.241 9BC	0.208 7B	0.169 6BCD	0.145 1A
CZ130	0.192 2DE	0.168 6B	0.132 7CD	0.044 0BC
CZ162	0.268 2ABC	0.230 2B	0.228 8B	0.060 3BC
SF4-R	0.188 1E	0.164 4B	0.093 1D	0D

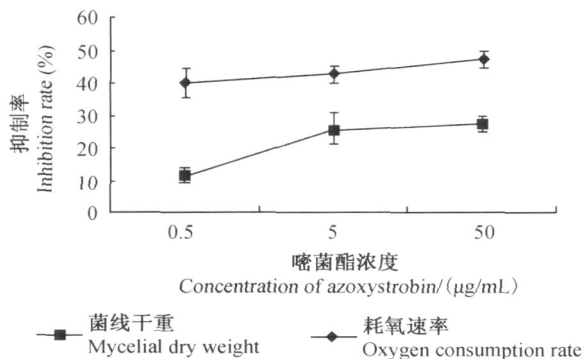


图 1 嘧菌酯处理 24 h 后对油菜菌核病菌菌丝生长和呼吸的影响

Fig 1 Inhibitory effects of azoxystrobin on grow th and oxygen consumption of mycelium of *S. sclerotiorum* t

2 3 2 嘧菌酯处理不同时间对菌丝生长量的影响 由图 2 可知,在 72 h 之前,两个处理的菌丝生长量都随处理时间延长而不断增加,72 h 之后趋

于平稳。96 h 内,50 $\mu\text{g/mL}$ 的嘧菌酯对油菜菌核病菌菌丝生长一直保持抑制作用。

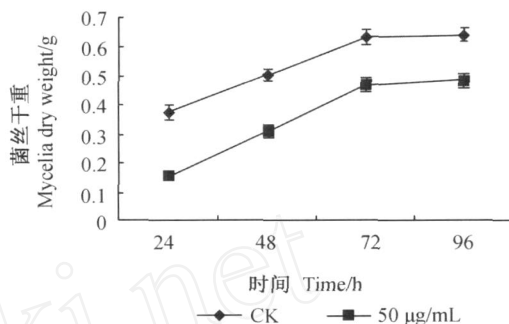


图 2 50 $\mu\text{g/mL}$ 的嘧菌酯对油菜菌核病菌菌丝干重的影响

Fig 2 Effect of azoxystrobin on mycelial grow th of *S. sclerotiorum* at 50 $\mu\text{g/mL}$

2 3 3 药剂处理不同时间对菌丝耗氧速率的影响 单独用嘧菌酯处理后 1 h 时,菌丝体的耗氧速率最低,随时间延长,耗氧速率逐渐升高,并在 48 h 时高于对照,表明在菌丝培养早期其呼吸作用受嘧菌酯抑制 (图 3)。从处理后至 1 h 前,嘧菌酯单独处理组的耗氧速率与嘧菌酯 -SHAM 共同作用的不同;但在 1 h 时,共同作用的耗氧速率明显低于嘧菌酯单独处理组;1 h 后,嘧菌酯 -SHAM 共同作用与嘧菌酯单独处理组耗氧速率的变化趋势相同。表明嘧菌酯处理后至 1 h 前,菌丝体的旁路氧化途径并没有启动,1 h 时,旁路氧化途径开始启动,随后表现为平稳的旁路氧化耗氧。推测油菜菌核病菌菌丝的旁路氧化途径可能属于诱导型。

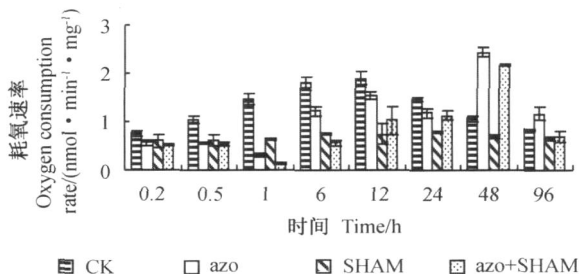


图 3 嘧菌酯抑制菌丝体呼吸耗氧的时间效应

Fig 3 Real-time of oxygen consumption in mycelial grow th of *S. sclerotiorum* inhibited by azoxystrobin

3 讨论

已有研究报道病原菌的电子传递被 QoIs 类杀菌剂抑制后,旁路氧化这一替代途径会被活性氧

诱导表达^[13]。旁路氧化作用使得电子传递绕过 QoIs 的作用靶标细胞色素 b (cyt b)^[14], 从而对 QoIs 类杀菌剂表现为抗性^[15~17]。后来的研究发现, 寄主体内的黄酮类抗氧化素能阻止活性氧诱导旁路氧化作用^[18], 从而使 QoIs 类杀菌剂在植物活体上表现出很高的抗菌活性。

本研究结果表明, 嘧菌酯在离体条件下对油菜菌核病菌的菌丝生长速率及菌丝生长量均有很强的抑制作用, 并且在低剂量下就能明显抑制菌核的产生。嘧菌酯和水杨脞酸协同作用对油菜菌核病菌菌丝生长和呼吸的抑制作用均比嘧菌酯单独处理效果好。水杨脞酸的作用是抑制菌丝的旁路氧化途径, 但在嘧菌酯处理后 1 h 之内水杨脞酸的抑制作用表现并不明显, 而在嘧菌酯处理 1 h 之后, 水杨脞酸对旁路氧化呼吸的抑制作用加强, 表明在处理前期菌丝体并没有启动旁路氧化途径来补救正常呼吸的被抑制作用, 而处理一段时间当旁路氧化途径启动后才被水杨脞酸所抑制。Lambowitz 等^[19]通过对乙醇氧化酶 (AOX) 水平的检测发现, 在粗糙脉孢霉 *Neurospora crassa* 中 AOX 酶水平很低或不能被检测到, 但如果其以细胞色素介导的呼吸途径被阻断或线粒体蛋白质合成受抑制后, 旁路氧化途径即被诱导表达。而本实验中水杨脞酸对旁路氧化呼吸的抑制效果, 亦表明油菜菌核病菌菌丝的旁路氧化途径可能是被诱导表达的, 具体还需更进一步的实验证实。

本研究表明, 嘧菌酯能够抑制油菜菌核病菌菌丝生长和菌丝的呼吸作用, 并且抑制菌丝生长的剂量曲线和抑制菌丝呼吸的耗氧速率曲线趋势相同, 但用嘧菌酯处理 48 h 后, 处理组菌丝体的耗氧速率高于对照, 而此时处理组菌丝的生长量并没有显著的提高。Mizutani 等^[18]猜测认为此类呼吸作用的恢复可能是旁路氧化途径的贡献或呼吸抑制剂与靶标的结合能力下降所致。而本实验通过嘧菌酯和水杨脞酸的协同抑制作用和嘧菌酯对菌丝干重的抑制研究, 表明呼吸的恢复并非 Mizutani 等人的猜测。笔者认为处理 48 h 后耗氧速率的增加可能并非完全用于提供菌丝体的生长, 也可能是菌丝体内的其他生理生化反应在高浓度有毒物质胁迫下开始恢复对氧的需求所致。

参考文献:

[1] SHI Zhi-qi (石志琦), ZHOU Ming-guo (周明国), YE Zhong-yin (叶钟音). 油菜菌核病菌 (*Sclerotinia sclerotiorum*) 对多菌灵抗药性监测 [J]. *Jiangsu Agric Sci* (江苏农业学报), 2000, 16(4): 212-216.

- [2] SHI Zhi-qi (石志琦), ZHOU Ming-guo (周明国), YE Zhong-yin (叶钟音). 油菜菌核病菌对多菌灵、菌核净抗药性菌株性质研究 [J]. *Chin J Oil Crop Sci* (中国油料作物学报), 2000, 22(4): 54-57.
- [3] MA H X, FENG X J, CHEN Y, et al Occurrence and Characterization of Dimethachlon Insensitivity in *Sclerotinia sclerotiorum* in Jiangsu Province of China [J]. *Plant Dis*, 2009, 93: 36-42.
- [4] CLOUGH J M, ANTHONY V M, DEFRAINE P J, et al Synthesis of Fungicidal β -Methoxyacrylates [C] // RAGSDALE N N, KEARNY P C, PLUMMER J R. Eighth International Congress of Pesticide Chemistry: Option 2000. Washington, DC: American Chemical Society, 1995: 59-73.
- [5] BALDWIN B C, CLOUGH J M, GODFREY C R A, et al The Discovery and Mode of Action of ICIA 5504 [M] // LYR H, RUSEEL P E, SRSLER H D. Modern Fungicides and Antifungal Compounds, Hampshire, UK: Intercept Ltd, 1996: 69-77.
- [6] SAUTER H, STEGLICH W, ANKE T. Strobilurins: Evolution of a New Class of Active Substances [J]. *Angew Chem Internat Ed*, 1999, 38: 1328-1349.
- [7] ZHANG Shu-ya (张舒亚), ZHOU Ming-guo (周明国). 甲氧基丙烯酸酯类杀菌剂的生物学及应用技术研究 [M] // Chemical Control of Plant Diseases in China, Vol 3 (中国植物病害化学防治研究, 第三卷). Beijing (北京): Chinese Agricultural Science and Technology Press (中国农业科技出版社), 2002: 1-10.
- [8] DALE S. Efficacy of 'Amistar' against Fruit and Vegetable Diseases in Asia [M] // Chemical Control of Plant Diseases in China, Vol 3 (中国植物病害化学防治研究, 第三卷). Beijing (北京): Chinese Agricultural Science and Technology Press (中国农业科技出版社), 2002: 42-49.
- [9] GULLINO M L, LEROUX P, SMITH C M. Uses and Challenges of Novel Compounds for Plant Disease Control [J]. *Crop Prot*, 2000, 19: 1-11.
- [10] JIN Li-hua (金丽华), CHEN Chang-jun (陈长军), WANG Jian-xin (王建新), et al 旁路氧化作用对嘧菌酯抑制辣椒炭疽菌孢子萌发和菌丝生长的影响 [J]. *Acta Phytopathologica Sinica* (植物病理学报), 2007, 37(3): 289-295.
- [11] ZOGAS N B, BALDWIN B, YOUNG E J. Alternative Respiration: a Biochemical Mechanism of Resistance to Azoxystrobin (ICIA 5504) in *Septoria tritici* [J]. *Pestic Sci*, 1999, 50: 28-34.
- [12] CRUZ A A, KOLER W. Impact of Alternative Respiration and Target-site Mutations on Responses of Germinating Conidia of *Magnaporthe grisea* to Qo-inhibiting Fungicides [J]. *Pest Manage Sci*, 2003, 59: 303-309.
- [13] OLAYA G, ZHANG D, KOLLER W. Differential Responses of Germinating *Venturia inaequalis* Conidia to Kresoxim methyl [J]. *Pestic Sci*, 1998, 54: 230-236.
- [14] BARTLETT D W, CLOUGH J M, GODWIN J R, et al The Strobilurin Fungicides [J]. *Pest Manage Sci*, 2002, 58: 649-662.
- [15] JOSEPH-HOME T, HOLLOMON D W. Functional Diversity within the Mitochondrial Electron Transport Chain of Plant Pathogenic Fungi [J]. *Pest Manage Sci*, 2000, 56: 24-30.
- [16] VANLERBERGHE G C, MCINTOSH L. Alternative Oxidase: from Gene to Function [J]. *Annu Rev Plant Mol Biol*, 1997, 48: 703-734.
- [17] JOSEPH-HOME T, HOLLOMON D W, WOOD P M. Fungal Respiration: a Fusion of Standard and Alternative Components [J]. *Biochim Biophys Acta*, 2001, 1504: 179-195.
- [18] MIZUTANI A, MIKI N, YUKOKA H, et al A Possible Mechanism of Control of Rice Blast Disease by a Novel Alkoxyiminoacetamide Fungicide, SSF126 [J]. *Phytopathology*, 1996, 86: 295-300.
- [19] LAMBOWIA A M, SABOURN J R, BERTRARD H, et al Immunological Identification of the Alternative Oxidase of *Neurospora crassa* Mitochondria [J]. *Mol Cell Biol*, 1989, 9: 1362-1364.

(Ed TANG J)