

几丁寡糖对烟草黑胫病的控制效应及其机制

沈 奕¹ 李 萍¹ 高智谋^{1*} 王 革² 陈方新¹

(1. 安徽农业大学植物保护学院, 合肥 230036; 2. 云南省玉溪红塔集团生化研究中心, 玉溪 653100)

摘要: 在室内条件下, 采用菌丝生长速率法测定了几丁寡糖对烟草黑胫病菌的抑制作用, 继而在温室盆栽和人工接种条件下, 分别测定几丁寡糖、木霉、几丁质、几丁寡糖 + 木霉、几丁寡糖 + 木霉 + 几丁质等 5 种处理对烟草黑胫病的防治效果。结果表明, 几丁寡糖在离体条件下对烟草黑胫病菌菌丝生长无抑制作用, 但在盆栽试验中对烟草黑胫病具有显著防治效果。5 种处理中, 几丁寡糖单独处理对烟草黑胫病的防治效果最高, 为 57.81%, 其次为几丁寡糖 + 木霉 + 几丁质和几丁寡糖 + 木霉处理, 分别为 53.49% 和 52.49%。在温室条件下对烟草植株施用几丁寡糖及人工接种黑胫病菌后 10 天内, 几丁寡糖能显著提高烟草体内的 SOD、POD、PPO 和几丁质酶活性, 且活性峰值分别比对照提高 96.30%、136.36%、10.34% 和 9.10%。

关键词: 几丁寡糖; 烟草黑胫病; 防治效果; 机制

Control effectiveness and mechanism of chitinooligosaccharide on tobacco black shank

Shen Yi¹ Li Ping¹ Gao Zhimou^{1*} Wang Ge² Chen Fangxin¹

(1. College of Plant Protection, Anhui Agricultural University, Hefei 230036, Anhui Province, China; 2. Center of Biochemistry Research, Yuxi Hongta Group in Yunnan, Yuxi 653100, Yunnan Province, China)

Abstract: The inhibition of chitinooligosaccharide (COS) against *Phytophthora nicotianae* var. *nicotianae* and the control effectiveness of COS on tobacco black shank caused by the oomycete were investigated in this paper. And the dynamic activities of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), polyphenol oxidase (PPO), phenylalanine ammonialyase (PAL) and chitinase in the tobacco plants treated with COS were measured to explore the mechanism in bio-control effects of COS on the disease. The results showed that *in vitro*, COS had not inhibition against the mycelium growth of *P. nicotianae* var. *nicotianae* on lima bean agar. However, on the condition of artificial inoculation and pot cultivation in greenroom, COS and its combination were effective for the control of the disease, and the control effectiveness was 57.81% in the treatment with COS solely. Next were the control effectiveness of *Trichoderma* + COS + chitin and COS + *Trichoderma* in which the effectiveness were 53.49% and 52.49%, respectively. The results of enzyme activity tests showed that COS enhanced activities of SOD, POD, PPO and chitinase in tobacco plants in 10 days after treatment in greenroom, with the peak values increased by 96.30%, 136.36%, 10.34% and 9.10% compared to the control respectively, which was consistent with the result of the control test. The results suggested that COS had biological activity to induce and improve resistance of tobacco plants to black shank, with considerable potential in control of the destructive tobacco disease.

Key words: chitinooligosaccharide; tobacco black shank; control effectiveness; mechanism

基金项目: 安徽省教育厅自然科学重点项目 (2006KJ057A)

作者简介: 沈奕, 男, 1973 年生, 工程师, 研究方向为真菌学及植物真菌病害防治, email: bzssy@163.com

* 通讯作者 (Author for correspondence), email: gzm@ahau.edu.cn; 收稿日期: 2009-09-10

由烟草疫霉烟草致病变种 *Phytophthora nicotianae* var. *nicotianae* (Bredade Haan) Tucker 侵染导致的烟草黑胫病是烟草上的重要病害,1896 年首次在印尼爪哇发现,现已遍布世界各烟草产区^[1-2]。目前,该病在我国各主要产烟区均有不同程度发生,其中以安徽、山东和河南省发生最重,并多与烟草青枯病混合发生,罹病烟株根茎腐烂,叶片枯萎,重者全株枯死。一般年份病株率为 10%~20%,严重流行年份可达 40% 以上,对烟草生产威胁极大^[3]。多年来,生产上一直选用抗病品种和适期药剂防治的综合治理措施,对控制病害的发生起到了一定作用^[3]。然而,烟草品种的抗病性和优质性存在矛盾,同时长期大量施用化学农药已导致严重的环境污染、农药残留和病原菌产生抗药性等问题^[3-4],因此,有必要寻求新的安全合理的病害防治方法。

几丁寡糖(chitinooligosaccharide)系几丁质的降解产物,是 2~10 个 N-乙酰氨基葡萄糖以糖苷键连接而成的糖类总称。已有报道指出,几丁寡糖对多种植物病原菌具有良好的抑制作用,对环境安全,对人畜无害,且不会导致农药残留^[5-6],因而具有重要的生物防治价值和广阔的开发应用前景。

目前,已有少量有关几丁寡糖对植物病原菌及其所致病害影响的研究报道。Oliveira 等^[7]报道了几丁寡糖对链格孢 *Alternaria alternata*、匍枝根霉 *Rhizopus stolonifer*、灰葡萄孢 *Botrytis cinerea* 和扩展青霉 *Penicillium expansum* 等 4 种植物病原真菌菌丝生长的影响。Burkhanova 等^[8]研究了几丁寡糖对由麦根腐平脐蠕孢 *Bipolaris sorokiniana* 引起的小麦根腐病的控制效应。然而,有关几丁寡糖对烟草黑胫病的生防作用及其机制至今未见报道。作者系统研究了几丁寡糖对烟草黑胫病菌的平板抑制活性及其对烟草黑胫病的盆栽防治效果,并对人工接种条件下几丁寡糖处理后烟草植株体内抗病酶系的活性动态进行了分析。

1 材料与方法

1.1 材料

哈茨木霉 *Trichoderma harzianum* 菌株 TH-1、烟草黑胫病菌 *Phytophthora nicotianae* var. *nicotianae* (Bredade Haan) Tucker 菌株 Ph-1,均由本实验室保存。

烟草品种 K326 种子,由云南省烟草科学研究所惠赠,在无菌土中发芽 7 天后,移栽至含有复合肥

的无菌土中,18~20℃ 的温室中培养至 7 叶龄。

1.2 几丁寡糖的制备

粗溶液的制备:采用酶解法^[9-10]。将 10 g 几丁质(Sigma 公司产品)在通风橱内溶解于 130 mL 浓盐酸中,4℃ 下静置 24 h,与 5 倍体积预冷至 4℃ 的 50% 乙醇混合,2 h 后,用蒸馏水冲洗至中性,并定容至 1 000 mL,得到胶态几丁质。用提纯的几丁质酶与过量的胶态几丁质于 40℃ 下反应 3 h,1 0000 r/min 离心 30 min 以去除多余的几丁质颗粒,上清液即为杂几丁寡糖溶液。

提纯:将上清液置于高压蒸汽灭菌锅内 121℃ 保持 30 min,将所有反应体系内的蛋白质变性,析出沉淀,10 000 r/min 离心 30 min,上清液即为初提纯的几丁寡糖溶液。取 1 mL 几丁寡糖溶液与 3 mL DNS 在沸水浴中反应 15 min,置于 UV-2450 型紫外可见分光光度计(日本岛津公司)470 nm 紫外光下比色,读取吸光值,确定几丁寡糖溶液的浓度。

1.3 几丁寡糖对烟草黑胫病菌的抑菌效果测定

供试烟草黑胫病菌在 LBA 培养基^[11]上生长 5 天后,用直径 4 mm 的打孔器沿菌落边缘打取菌碟,分别接种到含 0、0.2、0.4、0.6、0.8、1.0 和 1.2 mg/mL 几丁寡糖的 LBA 平板上,每浓度 3 皿,3 天后用十字交叉法测量菌落直径,计算抑菌率。

$$\text{抑菌率}(\%) = \frac{\text{对照菌落直径} - \text{处理菌落直径}}{\text{对照菌落直径}} \times 100$$

1.4 几丁寡糖对烟草黑胫病的盆栽防治试验

试验设以下处理:(1)木霉处理:将在 PDA 培养基^[11]上生长了 7 天的木霉用含 0.1% 吐温 80 的无菌水洗下,4 层纱布过滤,将孢子悬浮液的孢子终浓度调至 10^6 个/mL,每株烟苗 15 mL 灌根;(2)几丁质处理:烟苗用胶态几丁质 30 mL/株灌根;(3)几丁寡糖处理:将浓度为 1.2 mg/mL 的几丁寡糖用小型喷雾器对烟苗进行整株喷雾;(4)几丁寡糖+木霉处理:将浓度为 1.2 mg/mL 的几丁寡糖用小型喷雾器对烟苗进行整株喷雾,并以木霉孢子悬浮液 15 mL/株灌根;(5)几丁寡糖+木霉+几丁质处理:将浓度为 1.2 mg/mL 的几丁寡糖用小型喷雾器对烟苗进行整株喷雾,并用木霉孢子悬浮液 15 mL/株、胶态几丁质 30 mL/株灌根;(6)空白对照:仅用灭菌水以小型喷雾器对烟苗进行整株喷雾,同时用灭菌水按每株 15 mL 灌根。

以上各处理喷雾量均以植株全叶湿润、无滴液为准,每处理 12 株烟苗。在供试烟苗 7 叶期实施,

重复 3 次。

接种及管理:于上述处理实施后 2 天接种烟草黑胫病菌。用灭菌昆虫针刺刺伤(2 根小号昆虫针相距 2 mm,刺 1 下)烟苗根茎部,用灭菌解剖刀自 LBA 平板上培养 5 天的烟草黑胫病菌菌落边缘切取大小为 1 cm^2 的菌丝块,紧贴在烟苗根茎部的针刺伤口上,菌丝块上覆盖以用无菌水湿润的脱脂棉。接菌后,保持室内温度在 $25\sim 28\text{ }^{\circ}\text{C}$,相对湿度大于 90%。

病情调查与数据分析:接种黑胫病菌 7 天后,测量记载烟苗茎部病斑的长度和宽度,按椭圆计算病斑面积。采用 SAS 统计软件对病斑面积数据进行方差分析。

1.5 几丁寡糖处理后烟草植株抗黑胫病酶系的活性动态测定

试验设以下处理:A. 黑胫病菌处理:用灭菌水以小型喷雾器对烟苗进行整株喷雾,2 天后接种黑胫病菌;B. 几丁寡糖处理:将浓度为 1.2 mg/mL 的几丁寡糖用小型喷雾器对烟苗进行整株喷雾;C. 几丁寡糖 + 黑胫病菌处理:将浓度为 1.2 mg/mL 的几丁寡糖用小型喷雾器对烟苗进行整株喷雾,2 天后接种黑胫病菌;D. 几丁寡糖 + 木霉 + 几丁质处理:将浓度为 1.2 mg/mL 的几丁寡糖用小型喷雾器对烟苗进行整株喷雾,并用木霉孢子悬浮液以 15 mL/株 灌根,同时用胶态几丁质按 30 mL/株 灌根;E. 几丁寡糖 + 木霉 + 几丁质 + 黑胫病菌处理:将浓度为 1.2 mg/mL 的几丁寡糖用小型喷雾器对烟苗进行整株喷雾,并用木霉孢子悬浮液按 15 mL/株 、胶态几丁质按 30 mL/株 灌根,2 天后接种黑胫病菌;F. 空白对照:仅用灭菌水以小型喷雾器对烟苗进行整株喷雾,2 天后烟苗根茎部用灭菌昆虫针刺伤后接空白 LBA 培养基块,培养基块上覆以用无菌水湿润的脱

脂棉。

各处理喷雾量均以植株全叶湿润、无滴液为准,处理 A、B、C 和 F 在喷雾处理同时用灭菌水按 45 mL/株 灌根。每处理 3 次重复。

采样和管理:处理后的烟苗置于日光温室内培养,保持室内温度 $25\sim 28\text{ }^{\circ}\text{C}$,相对湿度大于 90%,并每隔 1 天从顶端向下采每株烟苗的第 5 和第 6 片叶,用于酶活性测定。

酶液提取及酶活性测定:(1)超氧化物歧化酶(SOD):将供试烟草叶片用水洗净,置超净工作台上吹干,称取 0.9 g ,用 $9\text{ mL } 0.05\text{ mol/L pH } 7.8$ 的 Tris-HCl 缓冲液于冰浴中研磨匀浆,然后在冷冻离心机中 $4\text{ }^{\circ}\text{C}$ 、 $10\,000\text{ r/min}$ 离心 30 min ,上清液即为粗酶液。酶活性测定参照文献[12]的方法。(2)过氧化物酶(POD):酶提取方法同(1),但所用 $0.05\text{ mol/L Tris-HCl}$ 缓冲液 pH 为 5.0。酶活性测定参照文献[13]的方法。(3)苯丙氨酸解氨酶(PAL):酶提取方法同(1),但所用 $0.05\text{ mol/L Tris-HCl}$ 缓冲液 pH 为 8.8。酶活性测定参照齐绍武等[14]的方法。(4)多酚氧化酶(PPO):酶提取方法同(2)。酶活性测定参照王宜磊等[15]的方法。(5)几丁质酶:酶提取方法同(1)。酶活性测定参照 Boller 等[16]的方法,1 个酶活性单位(U)定义为 1 min 水解几丁质产生 $1\text{ }\mu\text{mol}$ 还原糖所需的酶量。

2 结果与分析

2.1 几丁寡糖对烟草黑胫病菌的抑制作用

在实验室条件下,不同浓度几丁寡糖对烟草黑胫病菌的抑制作用如表 1 所示。方差分析显示,几丁寡糖各处理 3 天后的菌落直径与对照均无显著差异,说明几丁寡糖对烟草黑胫病菌的菌丝生长无直接抑制作用。

表 1 几丁寡糖对烟草黑胫病菌的抑制作用

Table 1 Test for inhibition of chitinooligosaccharide to *Phytophthora nicotianae* var. *nicotianae*

几丁寡糖含量 chitinooligosaccharide content (mg/mL)	菌落平均直径 Average colony diameter (mm)	抑制率 Inhibition rate (%)	几丁寡糖含量 chitinooligosaccharide content (mg/mL)	菌落平均直径 Average colony diameter (mm)	抑制率 Inhibition rate (%)
0.0 (CK)	43.3 a	—	0.8	43.8 a	-1.15
0.2	45.0 a	-3.93	1.0	42.8 a	1.15
0.4	44.0 a	-1.62	1.2	43.3 a	0.00
0.6	44.0 a	-1.62			

注:数据后相同小写字母表示在 0.05 水平无显著差异(LSR)。Note: Data in the table followed by the same lowercases are not significant different at $\alpha = 0.05$ as determined by Duncan's LSR tests.

2.2 几丁寡糖对烟草黑胫病的盆栽防治效果

在盆栽条件下人工接菌,几丁寡糖、几丁质、木霉、木霉+几丁寡糖、木霉+几丁寡糖+几丁质等处理烟草叶片的平均病斑面积均极显著小于空白对照,说明5个处理均对烟草黑胫病有极显著的防治

作用。其中,几丁寡糖处理的平均病斑面积最小,为 12.7 mm^2 ,对黑胫病的防治效果最佳,为57.81%;其次是木霉+几丁寡糖+几丁质和木霉+几丁寡糖处理,防治效果分别为53.49%和52.49%(表2)。

表2 盆栽条件下几丁寡糖对烟草黑胫病的防治效果

Table 2 Control effectiveness of chitinooligosaccharide on tobacco black shank in pot experiments

处理 Treatment	平均病斑面积 Average lesion area (mm^2)	防治效果(%) Control effectiveness	处理 Treatment	平均病斑面积 Average lesion area (mm^2)	防治效果(%) Control effectiveness
几丁质 Chitin	17.6 cC	41.53	木霉+几丁寡糖 <i>Trichoderma</i> + COS	14.3 dCD	52.49
木霉 <i>Trichoderma</i>	22.1 bB	26.58	木霉+几丁寡糖+几丁质 <i>Trichoderma</i> + COS + Chitin	14.0 dD	53.49
几丁寡糖 Chitinooligosaccharide (COS)	12.7 dD	57.81	空白对照 CK	30.1 aA	—

注:数据后相同小写字母表示无显著差异,相同大写字母表示无极显著差异。Note: Data in the table followed by the same lowercases are not significant different at 0.05 and by the same capital letters are not significant different at 0.01 as determined by Duncan's LSR test.

2.3 几丁寡糖对烟草植株相关酶活性的影响

2.3.1 对SOD活性的影响

在处理后的10天内,各处理均能显著提高供试烟株叶片内SOD活性,其中,以几丁寡糖处理提高最为快速和明显,处理后2天烟株叶片内SOD活性即迅速上升,至处理后4天达到峰值,且该峰值比对照提高96.30%;其次是几丁寡糖+木霉+几丁质处理、几丁寡糖+黑胫病菌处理和几丁寡糖+木霉+几丁质+黑胫病菌处理。此外,黑胫病菌处理的烟株在处理后的2天SOD酶活性也急剧升高,至处理后4天达到峰值,说明烟株受到黑胫病菌侵染后叶片内SOD活性会迅速升高(图1)。

2.3.2 对POD活性的影响

在处理后的10天内,各处理均能显著提高供试烟株叶片内POD活性。其中,单独施加几丁寡糖处理的烟株叶片内POD活性在处理后的2天即迅速上升,至处理后6天达到峰值,之后逐渐下降,POD活性峰值比对照提高136.36%;几丁寡糖+木霉+几丁质处理后2天POD活性也迅速上升,至处理后4天达到峰值,之后逐渐下降;几丁寡糖+黑胫病菌处理的烟株叶片内POD活性动态与几丁寡糖+木霉+几丁质+黑胫病菌处理类似,处理后POD活性提高幅度较几丁寡糖处理和几丁寡糖+木霉+几丁质处理低(图1),表明几丁寡糖有明显的诱导烟株体内POD活性的作用。

2.3.3 对PAL活性的影响

几丁寡糖处理的烟株体内的PAL活性远低于空白对照,几丁寡糖+黑胫病菌处理的趋势与几丁寡糖处理相似;其它处理的PAL活性动态变化趋势相似,均在处理后升高,至第4天达到峰值(图1)。表明单独施加几丁寡糖对烟草植株体内PAL活性有明显的抑制作用;而几丁寡糖组合处理(C、D、E)以及接种黑胫病菌对烟株叶片内PAL活性影响无明显规律性。

2.3.4 对PPO活性的影响

几丁寡糖处理的烟株体内PPO活性逐渐升高,至第6天达到峰值,之后逐渐下降,该处理烟株体内PPO活性在处理后的6天内与对照相近,其后则显著高于对照;几丁寡糖+木霉+几丁质处理的烟株体内PPO活性开始时缓慢提高,后急剧上升,至第4天达到峰值(高于对照),之后逐渐下降;几丁寡糖+木霉+几丁质+黑胫病菌处理0~4天PPO活性缓慢上升,后急剧上升,至第6天达到高峰(高于对照),之后下降(图1)。结果表明,无论是几丁寡糖单独处理还是与木霉等因素组合处理,均能够显著提高烟苗体内的PPO活性。

2.3.5 对几丁质酶活性的影响

几丁寡糖处理的烟株几丁质酶活性及其动态变化趋势,在处理后的8天内与空白对照大致相同,在处理后的10天明显高于空白对照;几丁寡糖+黑胫病菌

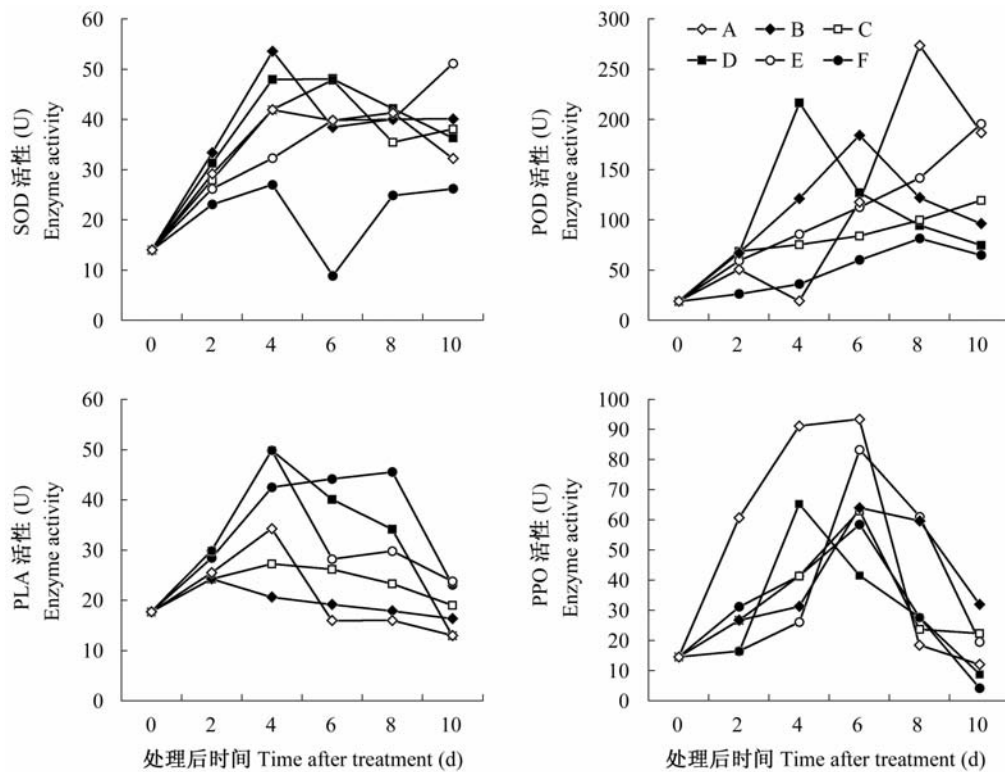


图 1 几丁寡糖对烟草植株 SOD、POD、PAL 和 PPO 活性的影响

Fig. 1 Dynamics of SOD, POD, PAL and PPO activities in the tobacco plants treated with chitinooligosaccharide

注: A. 接种黑胫病菌; B. 几丁寡糖; C. 几丁寡糖 + 黑胫病菌; D. 几丁寡糖 + 木霉 + 几丁质; E. 几丁寡糖 + 木霉 + 胶态几丁质 + 黑胫病菌; F. 空白对照。Note: A. Inoculating with *P. nicotianae* var. *nicotianae* solely; B. applying chitinooligosaccharide (COS) solely; C. applying COS before inoculating with *P. nicotianae* var. *nicotianae*; D. applying COS, *Trichoderma* and chitin; E. applying COS, *Trichoderma* and chitin before inoculating with *P. nicotianae* var. *nicotianae*; F. CK.

处理和几丁寡糖 + 木霉 + 几丁质 + 黑胫病菌处理的烟株体内几丁质酶活性从处理后 6 天起均高于空白对照。说明几丁寡糖及其组合处理对烟株几丁质酶活性均有一定的促进作用,但这种作用相对滞后。

3 讨论

本研究结果表明,在温室盆栽和人工接菌条件下,几丁寡糖单独施用或与木霉和几丁质配合施用对烟草黑胫病均有良好的防治效果,单独施加几丁寡糖(1.2 mg/mL 溶液叶面喷施)的效果优于配合施用。但是,几丁寡糖对烟草黑胫病菌在 LBA 平板上的菌丝生长却无抑制作用。这一结果与 Oliveira 等^[7]报道几丁寡糖能抑制链格孢等 4 种植物病原真菌菌丝生长的结果相反。作者也曾发现几丁寡糖对烟草赤星病菌 *Alternaria alternata* 菌丝生长有显著的抑制作用(另文报道)。究其原因,作者认为可能与供试病原菌的细胞壁主要组分不同有关,烟草黑胫病菌属于卵菌,细胞壁主要组分是纤维素,而烟草赤星病菌、匍枝根霉、灰葡萄孢和扩展青霉等 4 种植

物病原真菌,细胞壁主要组分是几丁质,导致细胞壁透性的差异和与几丁寡糖相互作用的差异,并最终导致结果的不同。

试验发现,在温室条件下对烟草植株施用几丁寡糖后 10 天内,烟草体内 SOD、POD 和 PPO 活性显著提高,而几丁质酶活性在后期也有一定幅度的上升。已有研究证明,这 4 种酶在植物的抗病反应中起着十分重要的作用,其中,SOD 可消除氧自由基的氧化或维持细胞内自由基的平衡,使细胞膜免遭破坏,同时可以降低或免除病原菌及其代谢产物对细胞的伤害^[17];POD 在酚类物质、木质素合成和酚类物质氧化过程中起重要作用^[18];PPO 可将酚类物质氧化成对病原菌毒性更强的物质,还可以促进伤口的愈合^[19];而几丁质酶可使真菌的菌丝生长、孢子萌发或芽管伸长受到抑制^[20-21]。因此,推测几丁寡糖在防治烟草黑胫病方面可能起到激发子的作用,在进入烟株体内以后诱导激发烟株细胞对病原菌的防御反应,调节烟株体内 SOD、POD 和 PPO 等抗病相关酶的活性水平,使植物体内 PR 蛋白含量

增高,并产生植保素和酚类化合物等抗菌物质,从而提高烟株对黑胫病的抗性。此外,作者观察到几丁寡糖处理能够提高烟草种子的发芽率和发芽势,有助于烟株的健壮生长^[22],这可能也是几丁寡糖控制烟草黑胫病的机制之一。

参考文献(References)

- [1] Lucas G B. Diseases of Tobacco (3rd ed). Raleigh, North Carolina: Biological Consulting Associates, 1975: 115 – 141
- [2] 马国胜,高智谋. 烟草黑胫病菌若干培养性状研究. 中国农业科学, 2007, 40(3): 512 – 517
- [3] 马国胜,高智谋,陈娟. 烟草黑胫病研究进展. 烟草科技, 2001(9): 44 – 48
- [4] 赵秀香,吴元华,李晔. 拮抗细菌 B8 对烟草黑胫病菌的抑制作用及其菌株鉴定. 中国生物防治, 2007, 23(1): 54 – 59
- [5] 黄丽萍,刘宗明. 几丁寡糖、壳寡糖的应用与开发. 中国微生物学杂志, 1998, 10(3): 180 – 183
- [6] 竺国芳,赵鲁杭. 几丁寡糖和壳寡糖的研究进展. 中国海洋药物, 2000, 19(1): 43 – 46
- [7] Oliveira Jr E N, Gueddari E E, Moerschbacher B M, et al. Growth of phytopathogenic fungi in the presence of partially acetylated chitooligosaccharides. Mycopathologia, 2008, 166: 163 – 174
- [8] Burkhanova F G, Yarullina G L, Maksimov V I. The control of wheat defense responses during infection with *Bipolaris sorokiniana* by chitooligosaccharides. Russian Journal of Plant Physiology, 2007, 54(1): 104 – 110
- [9] 张虎,杜昱光,虞星炬. 几丁寡糖与壳寡糖的制备和功能. 中国生化药物杂志, 1999, 20(2): 99 – 101
- [10] 王扬,娄永江,杨文鸽. 酶法制备几丁寡糖和壳寡糖研究现状与进展. 东海海洋, 2001, 19(4): 40 – 45
- [11] Gao Z M, Zheng X B, Lu J Y, et al. Effect of culture media on antheridial configuration in *Phytophthora boehmeriae*. Canadian Journal of Botany, 1998, 76(12): 2177 – 2179
- [12] Tanaha K, Sugahara K. Role of superoxide dismutase in defense against SO₂ toxicity and an increase in superoxide dismutase activity with SO₂ fumigation. Plant and Cell Physiology, 1980, 21(4): 601 – 611
- [13] Stewart R R C, Bewley J D. Lipid peroxidation associated with accelerated aging of soybean axes. Plant Physiology, 1980, 65: 245 – 248
- [14] 齐绍武,官春云,刘春林. 甘蓝型油菜品系一些酶的活性与抗菌核病的关系. 作物学报, 2004, 30(3): 270 – 273
- [15] 王宜磊,赵良田. 彩绒革盖菌多酚氧化酶活性研究. 植物学通报, 1999, 16(4): 454 – 456
- [16] Boller T, Gehri A, Mauch F, et al. Chitinase in bean leaves: induction by ethylene, purification, properties, and possible function. Planta, 1983, 157(1): 22 – 31
- [17] 曾永三,王振中. 活性氧和超氧化物歧化酶在植物抗病反应中的作用. 仲恺农业技术学院学报, 1999, 12(4): 55 – 63
- [18] 蒋选利,李振歧,康振生. 过氧化物酶与植物抗病性研究进展. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2001, 29(6): 124 – 129
- [19] 贺立红,宾金华. 高等植物中的多酚氧化酶. 植物生理学通讯, 2001, 37(4): 340 – 345
- [20] 徐同,柳良好. 木霉几丁质酶及其对植物病原真菌的拮抗作用. 植物病理学报, 2002, 32(2): 97 – 102
- [21] Roby D, Gadelle A, Toppan A. Chitin oligosaccharides as elicitors of chitinase activity in melon plants. Biochemical and Biophysical Research Communications, 1987, 143(3): 885 – 892
- [22] 沈奕,高智谋,王革,等. 几丁寡糖对烟草种子萌发及有关酶活性的影响. 中国农学通报, 2009, 25(14): 138 – 141