

# 蚜虫 (*Aphis medicaginis* Koch) 危害胁迫对不同苜蓿品种体内丙二醛含量及防御性酶活性的影响

黄 伟 ,贾志宽\* 韩清芳

(西北农林科技大学干旱半干旱农业研究中心 ,陕西 杨凌 712100 )

**摘要** 研究了蚜虫危害胁迫后不同抗蚜性苜蓿品种叶片内丙二醛含量及防御性酶活性的动态变化。结果表明 :在蚜虫刺吸诱导的过程中 ,高感品种的 MDA 含量始终高于高抗品种 ,并且高感和高抗品种均保持上升的趋势 ,高感品种的 SOD、POD 和 PAL 活性始终低于高抗品种 ,其中高感和高抗品种的 SOD 和 POD 活性均表现先上升后下降的趋势 ,而 PAL 活性上升到高峰后均趋于稳定 ,CAT 活性在高感和高抗品种间表现为交替的上升下降 ,高抗品种的 PPO 活性前期低于高感品种 ,而后期高于高感品种。由此可见 ,在蚜虫危害胁迫下 ,高感和高抗品种间 MDA、SOD、POD、PAL 和 PPO 活性的变化与苜蓿的抗蚜性密切相关 ,均可作为苜蓿抗蚜性鉴定的生理指标 ,而 CAT 活性变化与苜蓿抗蚜性的联系有待进一步研究。

**关键词** 紫花苜蓿 ,蚜虫 ,危害胁迫 ,丙二醛 ,防御性酶

文章编号 :1000-0933 (2007)06-2177-07 中图分类号 :Q143 ,Q968 ,S43 文献标识码 :A

## Effects of herbivore stress by *Aphis medicaginis* Koch on the contents of MDA and activities of protective enzymes in different alfalfa varieties

HUANG Wei ,JIA Zhi-Kuan\* ,HAN Qing-Fang

The Agricultural Research Center in Arid and Semiarid Areas ,Northwest Agriculture and Forestry University ,Yangling Shaanxi 712100 ,China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (6) 2177 ~ 2183.

**Abstract** :The study focused on the dynamics of MDA contents and the activities of protective enzymes in the leaves of alfalfa varieties with various resistance to *Aphis medicaginis* Koch. The results indicated that the MDA contents of susceptible varieties were higher than that of the resistant ones when their leaves were piercing-sucked by the aphid. Throughout the period of the aphid attacks ,the MDA contents displayed a rising trend in both of the susceptible and resistant varieties. The SOD ,POD and PAL activities in the susceptible varieties appeared lower than that of the resistant ones. The activities of SOD and POD of all varieties rose firstly and then declined. However ,the PAL activity rose to a peak and remained high during the testing period. The CAT activity formed cycles of rising and declining ,with the activity peaks and bases showing opposite positions in the resistant and susceptible varieties ,respectively. The PPO activity of susceptible varieties became higher compared to resistant ones in the earlier period but lower in the later part. Therefore ,

基金项目 陕西省自然科学基金资助项目 (Q206C105) ;西北农林科技大学植物育种专项资助项目 (05YZ019) ;国家农业部农业结构调整重大技术研究专项资助项目 (Q2002-09-02A)

收稿日期 2006-09-27 ;修订日期 2007-03-16

作者简介 黄伟 (1982 ~ ) ,男 ,陕西西安人 ,硕士 ,主要从事植物生理生态研究. E-mail :huangwei0519@tom.com

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail :zhikuan@tom.com

**Foundation item** The project was financially supported by Shaanxi Natural Science Foundation (No. 2006C105) and by Plant Breeding in Northwest A&F University (No. 05YZ019) ;Key Technology Research Project on Agricultural Structure Adjustment of Ministry of Agriculture ,China (No. 2002-09-02A)

**Received date** 2006-09-27 ;**Accepted date** 2007-03-16

**Biography** HUANG Wei ,Master candidate ,mainly engaged in plant physiology and ecology. E-mail :huangwei0519@tom.com

under the stress of the aphid , the contents of MDA and the activity of SOD , POD , PAL and PPO in susceptible and resistant varieties are closely related to the aphid-resistance of alfalfa. These biochemical markers may be used as physiological index for aphid-resistance appraisal. However , the relationship between CAT and aphid-resistance of alfalfa is worth of further research.

**Key Words** : alfalfa ; aphid ; herbivore stress ; MDA ; protective enzymes

蚜虫是危害紫花苜蓿 (*Medicago sativa*) 的主要有害生物类群 ,属于同翅目的蚜科 (Aphididae) 和斑蚜科 (Callaphididae)<sup>[1,2]</sup>。其多聚集在苜蓿的嫩茎、叶、幼芽和花器官等部位上 ,以刺吸式口器吸取汁液 ,影响苜蓿的生长发育、开花结实和牧草产量 ,虫害严重发生时 ,田间植株成片枯死。蚜虫还能大量排泄蜜露 ,引起牧草叶片发霉 ,从而导致其产量和品质下降<sup>[3~5]</sup>。对于蚜虫危害主要依赖化学农药防治 ,但由于其个体小、繁殖能力强、抗逆性强 ,几乎对所有的化学杀虫剂都产生了强烈的抗药性 ,加之化学农药的长期使用使大量非靶标生物被毒害 ,破坏了生态平衡。

据报道 ,寄主受到害虫危害后 ,植物体内活性氧代谢系统的平衡受到影响 ,体内膜脂过氧化和膜脂脱脂作用被启动 ,从而破坏膜结构<sup>[6]</sup>。丙二醛 (malondialdehyde , MDA) 是植物细胞膜脂过氧化的一个重要指标<sup>[7]</sup> ,能与细胞内各种成分发生反应 ,从而导致蛋白质、核酸、多糖和膜脂分子的氧化破坏<sup>[8]</sup>。随之寄主体内也将发生一系列的防御反应 ,而酶恰恰是这些反应的基础。其中 ,超氧化物歧化酶 (superoxide dismutase , SOD) 、过氧化物酶 (peroxidase , POD) 、过氧化氢酶 (catalase , CAT) 、多酚氧化酶 (polyphenol oxidase , PPO) 及苯丙氨酸解氨酶 (phenylalanine ammonia-lyase , PAL) 都在植物的抗虫防御过程中起着重要的保护作用<sup>[6,9,10]</sup>。

抗虫品种的利用是植物虫害控制最经济有效的措施。然而迄今 ,关于苜蓿品种对蚜虫抗性机制的研究几近空白。因此本试验针对不同抗性苜蓿品种受蚜虫危害前后体内丙二醛 (MDA) 含量及防御性酶 (SOD、POD、CAT、PAL 和 PPO) 活性的变化进行比较研究 ,以此探讨苜蓿植株在蚜虫危害胁迫下所产生的生理变化 ,为抗虫育种提供依据。

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 供试苜蓿材料

选用经田间鉴定对抗蚜性表现稳定的 4 个 6 年生紫花苜蓿 (*Medicago sativa*) 品种<sup>[11]</sup> ,其中高感品种中苜 1 号 (Zhongmu No. 1) 、新牧 1 号 (Xinmu No. 1) 分别为国内育成和地方品种 ;高抗品种德国大叶熊 (Deguo-daye) 、美国杂交熊 (Meiguo-zajiao) 分别为德国和美国引进的品种。

1.1.2 供试虫源

试验供试虫源采自西北农林科技大学农作一站苜蓿植株上自然发生的蚜虫 ,经鉴定为苜蓿蚜 (*Aphis medicaginis* Koch) 。在人工气候箱内饲养繁殖 ,温度 (20 ± 1) °C ,相对湿度 65% ,光照 14L/10D ,其后代供实验使用。

1.2 方法

1.2.1 田间试验设计

田间试验在西北农林科技大学农作一站进行。第 1 茬刈割后分别对供试材料单株罩网 (30cm × 30cm × 60cm) ,以阻止蚜虫及其它害虫对其危害 ,每品种 10 株。待第 2 茬苜蓿生长到初花期 ,选取长势一致的 7 ~ 8 株 ,给罩网单株接 2 ~ 3 龄若虫 ,每网 20 头。分别于接虫前 ,接虫后 12h、24h、48h、120h、192h 取第 3 或第 4 个展开叶 (自上而下) ,每品种取 7 ~ 8 片 ,充分混合 ,液氮保存。

1.2.2 测定方法

MDA 含量测定 采用硫代巴比妥酸法<sup>[12]</sup> ,含量单位为 μmol · g<sup>-1</sup>。

SOD 活性测定 采用氮蓝四唑比色法<sup>[13]</sup> 酶活性单位为  $\text{U}\cdot\text{mg}^{-1}$ 。

POD 活性测定 采用愈创木酚法<sup>[13]</sup> 酶活性单位为  $\Delta\text{OD}_{470}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ 。

CAT 活性测定 采用紫外吸收法<sup>[14]</sup> 酶活性单位为  $\Delta\text{OD}_{240}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ 。

PAL 活性测定 参照高俊凤的方法<sup>[14]</sup> 酶活性单位为  $\Delta\text{OD}_{290}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ 。

PPO 活性测定 参照朱广廉等的方法<sup>[15]</sup> 酶活性单位为  $\Delta\text{OD}_{525}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ 。

以上测定每品种重复 3 次。

1.2.3 数据统计分析

采用 Excel 2003 和 SAS V8 统计分析软件对数据进行作图和方差分析。

2 结果与分析

2.1 蚜虫危害胁迫对 MDA 含量的影响

MDA 是膜脂过氧化作用的产物之一 ,其含量高低被用作膜伤害指标<sup>[7]</sup>。测定结果 (图 1)表明 :接种蚜虫前高感品种 MDA 含量高于高抗品种 ,经方差分析高感和高抗品种差异极显著 ( $F = 43.74, P = 0.0001 < 0.01$ )。接种蚜虫后 ,各品种 MDA 含量随危害胁迫的加剧都有不同程度的上升。高感品种上升较快 ,12h 出现高峰 ,而高抗品种上升较慢 ,到 24h 才出现高峰。48h 后 ,高抗品种 MDA 含量趋于稳定 ,而高感品种继续上升。在蚜虫危害胁迫的 192h 内 ,高感品种的 MDA 含量始终高于高抗品种。

2.2 蚜虫危害胁迫对 SOD 活性的影响

苜蓿不同抗性品种与蚜虫互作中 SOD 活性变化结果 (图 2)表明 :接种蚜虫前 ,高感和高抗品种的 SOD 活性均处于较低水平 ,经方差分析高感和高抗品种差异极显著 ( $F = 45.47, P = 0.0001 < 0.01$ ) ,高抗品种高于高感品种。在蚜虫危害胁迫 12h 后 ,高抗品种的 SOD 活性迅速上升达到最高值 ,而后迅速下降 ,到 48h 又出现一个活性高峰 ,但峰值远小于第 1 次 ,随后 SOD 活性下降。高感品种在蚜虫危害胁迫的 192h 内仅出现一次高峰 (24h) ,不但晚于高抗品种 ,而且峰值较低。在蚜虫危害胁迫的整个过程中 ,高抗品种的 SOD 活性始终高于高感品种 ,并且在 192h 高感和高抗品种的 SOD 活性均下降至接种前水平。

2.3 蚜虫危害胁迫对 POD 活性的影响

苜蓿不同抗性品种与蚜虫互作中 POD 的活性变化结果 (图 3)表明 :接种蚜虫前 ,高感和高抗品种的 POD 活性均处于较低水平 ,经方差分析高感和高抗品种差异极显著 ( $F = 141.95, P = 0.0001 < 0.01$ )。蚜虫危害胁迫后 ,高感和高抗品种的 POD 活性均迅速上升 ,并在 24h 达到最大值 ,但高抗品种的 POD 活性峰值远大于高感品种。随后高感和高抗品种的 POD 活性均开始下降 ,在 192h 趋于相同。在蚜虫危害胁迫的 192h 内 ,高抗品种的 POD 活性始终高于高感品种。

2.4 蚜虫危害胁迫对 CAT 活性的影响

苜蓿不同抗性品种与蚜虫互作中 CAT 的活性变化结果 (图 4)表明 :接种蚜虫前 ,高感品种的 CAT 活性高于高抗品种 ,经方差分析高感和高抗品种差异极显著 ( $F = 55.03, P = 0.0001 < 0.01$ )。在蚜虫危害胁迫后 ,高抗和高感品种的 CAT 活性均表现为波动性变化 ,高抗品种为上升、下降、上升、下降、上升 ,高感品种与之相反。

2.5 蚜虫危害胁迫对 PAL 活性的影响

苜蓿不同抗性品种与蚜虫互作中 PAL 的活性变化结果 (图 5)表明 :接种蚜虫前 ,高感和高抗品种间的

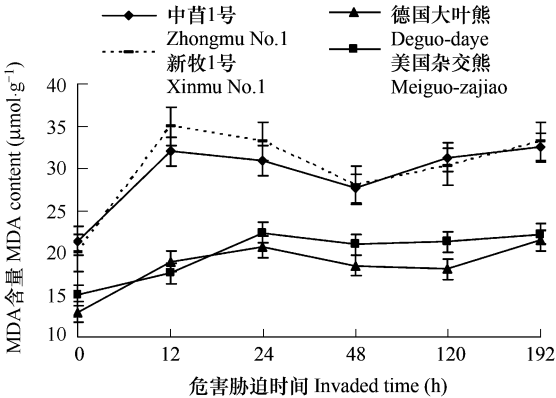


图 1 蚜虫危害胁迫后高感和高抗品种 MDA 含量变化

Fig. 1 Change of MDA contents in resistant and susceptible alfalfa invaded by aphid

PAL 活性经方差分析差异极显著 ( $F = 14.35$   $P = 0.0003 < 0.01$ )。在蚜虫危害胁迫后,两高抗品种变化趋势基本一致,均出现双峰,第 1 次高峰分别出现在 12h (美国杂交熊)和 24h (德国大叶熊),第 2 次高峰均出现在 120h,并且峰值大小基本相同。两高感品种的 PAL 活性变化趋势也一致,24h 前处于下降趋势。随后上升,但是幅度不大,最后趋于稳定。在蚜虫危害胁迫的 192h 内,高抗品种的 PAL 活性始终高于高感品种。

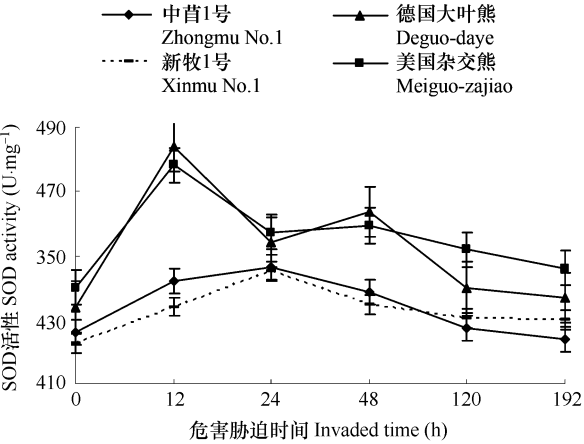


图2 蚜虫危害胁迫后高感和高抗品种 SOD 活性变化  
Fig. 2 Change of SOD activity in resistant and susceptible alfalfa invaded by aphid

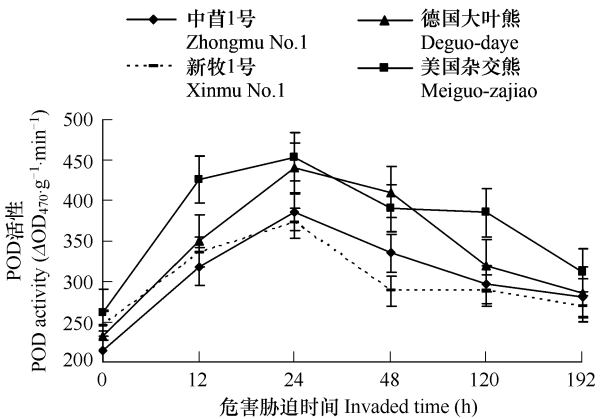


图3 蚜虫危害胁迫后高感和高抗品种 POD 活性变化  
Fig. 3 Change of POD activity in resistant and susceptible alfalfa invaded by aphid

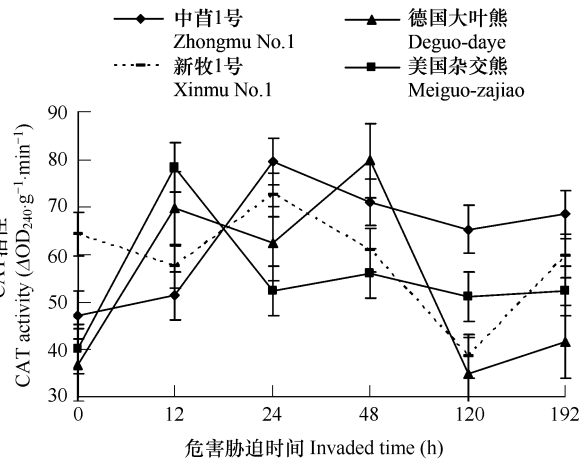


图4 蚜虫危害胁迫后高感和高抗品种 CAT 活性变化  
Fig. 4 Change of CAT activity in resistant and susceptible alfalfa invaded by aphid

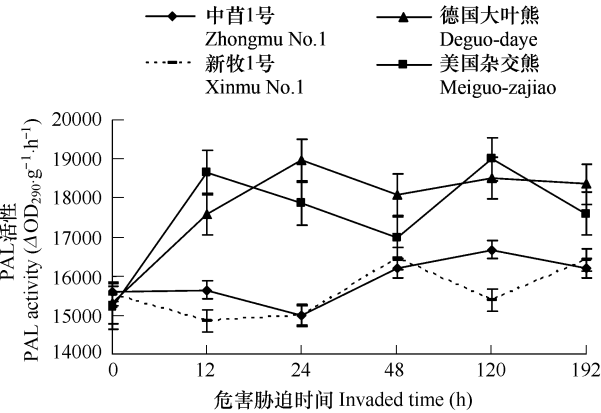


图5 蚜虫危害胁迫后高感和高抗品种 PAL 活性变化  
Fig. 5 Change of PAL activity in resistant and susceptible alfalfa invaded by aphid

2.6 蚜虫危害胁迫对 PPO 活性的影响

苜蓿不同抗性品种与蚜虫互作中 PPO 的活性变化结果 (图 6) 表明:在接种蚜虫前,高感和高抗品种的 PPO 活性经方差分析差异极显著 ( $F = 35.75$   $P = 0.0001 < 0.01$ )。在蚜虫危害胁迫前 12h,高感品种迅速上升,其后在 12~48h 间 PPO 活性保持稳定。而高抗品种均保持稳定的酶活性。在蚜虫危害胁迫 48h 后,高感品种的 PPO 活性开始下降,高抗品种有所上升,并在 192h 大于高感品种。

3 讨论与结论

3.1 MDA 含量变化与抗蚜性的关系

MDA 是植物细胞膜脂过氧化的一个重要指标<sup>[7]</sup>,能与细胞内各种成分发生反应,从而引起各种酶和膜结构的严重损伤。研究表明<sup>[6]</sup>,当 MDA 含量大量增加时,表明体内细胞受到较严重的破坏。本实验研究发现

(图1),蚜虫危害胁迫后高感和高抗品种叶内的MDA含量都有所增加,说明细胞膜系统不同程度的受到了损坏。高感品种高峰出现早,且峰值较大,说明其细胞膜系统较高抗品种受到更为严重的损坏。

3.2 SOD、POD和CAT活性变化与抗蚜性的关系

在生物体内,氧被视为电子传递的受体,得到电子时能生成超氧化物阴离子 $O_2^{\cdot -}$ 及其衍生物 $H_2O_2$ 、 $\cdot OH$ 、 $O_2$ 等<sup>[6]</sup>自由基。正常状态下,生物细胞代谢产生的活性氧并不对其造成严重危害。但在逆境条件下,可对生物体造成危害。而活性氧清除系统的3个主要酶(SOD、POD和CAT)能有效抑制活性氧自由基对机体的伤害。其中SOD催化超氧自由基( $O_2^{\cdot -}$ )产生歧化反应,生成毒性较小的 $H_2O_2$ 和 $O_2$ <sup>[7]</sup>。CAT能进一步催化 $H_2O_2$ 分解成 $H_2O$ 和 $O_2$ 。POD能催化酚类物质氧化,它是木质素合成的关键酶之一,同时在清除 $H_2O_2$ 和 $OH^{\cdot}$ 自由基方面 also 具有重要的防御作用<sup>[8]</sup>。正是这3种酶的彼此协调、相互作用,使细胞内的自由基保持正常水平,减轻自由基对生物体造成的毒害,提高生物体抗逆能力<sup>[9]</sup>。

实验证明植物受害虫危害胁迫后SOD和POD活性上升<sup>[10]</sup>。本研究表明(图2-3)紫花苜蓿高感和高抗品种在蚜虫危害胁迫前期,SOD和POD酶活性均呈上升趋势,这可能是由于植物体内对逆境的一种代谢性调节作用。因为植物在遭受逆境胁迫时,产生的氧自由基数量增多,为了抵抗逆境对植物体造成的伤害,SOD和POD酶活性增加,以便清除氧自由基,减少膜脂过氧化作用。与高感品种相比,高抗品种的SOD和POD酶活性变化较早,且峰值较高。这说明高抗品种可以对蚜虫的危害胁迫敏感地作出反应,并且清除活性氧的能力较强。但随着蚜虫危害胁迫的持续,活性氧的产生和抗氧化系统之间的平衡体系可能被破坏,从而损伤膜的结构并抑制酶的活性。因此在蚜虫危害胁迫的后期,高感和高抗品种的SOD和POD活性均有所下降,但高抗品种的活性仍然显著的高于高感品种。说明抗蚜性与SOD和POD活性的提高密切相关。

对于CAT的研究,植物病理学方面研究较多,但不同学者得出了不同的结论,目前支持率最高的是作为水杨酸结合蛋白(Salicylic acid-binding protein, SABP)的解释<sup>[20]</sup>。病毒侵染后,水杨酸含量增加,结合到水杨酸结合蛋白1(SABP1即CAT)上,引起CAT构象的变化,抑制CAT酶活性,从而提高 $H_2O_2$ 的含量,而 $H_2O_2$ 除能直接杀死病原物外,还能激活病程相关蛋白基因的表达,有利于植物的抗病反应;反之,由于植物本身存在抗逆性,植物体内 $H_2O_2$ 含量过高必然会再次诱导CAT的活性增加。本研究表明(图4)这种解释也适用于害虫与植物的互作机制。苜蓿中CAT活性的变化可能就是因为上述两种作用互相制约,使CAT活性处于动态消长过程的缘故。

3.3 PAL和PPO活性变化与抗蚜性的关系

在植物抗性反应中,苯丙烷类代谢是重要的代谢途径之一。PAL是催化苯丙烷类代谢途径第1步反应的酶,也是这一途径的关键酶和限速酶<sup>[21~23]</sup>。由于该途径的中间产物(酚类物质)以及终产物(木质素、黄酮、异黄酮类等物质)与植物抗虫性密切相关,所以被认为是一种防御性酶<sup>[24,25]</sup>。本试验研究表明(图5):蚜虫危害胁迫后,高抗品种通过某种信号传递系统,迅速启动PAL表达系统,导致PAL迅速增高,并分别在12h(美)和24h(德)到达第1次高峰,产生大量木质素并沉积在细胞壁周围。由于细胞木质化增强,蚜虫的刺吸行为受到限制。而次生代谢物的产生消耗了一部分PAL酶,同时又激活和产生了一些PAL酶,但这时消耗的PAL酶多于激活和产生的PAL酶,所以PAL酶活性下降。随后由于PAL活性在植株体内失去平衡再一次诱导PAL,使其激活和产生,在120h又产生一高峰。而蚜虫刺吸的破坏效应令PAL系统未能及时作出反应就

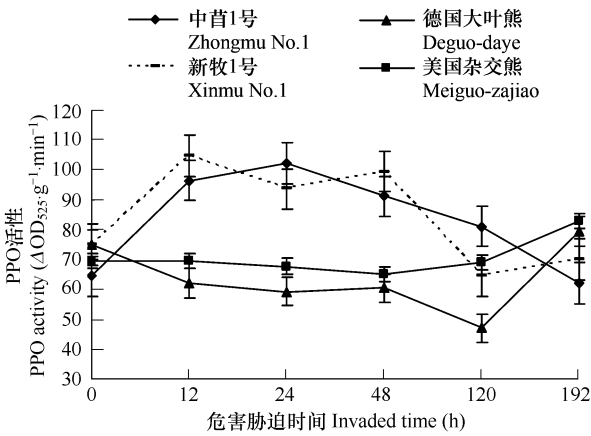


图6 蚜虫危害胁迫后高感和高抗品种PPO活性变化  
Fig. 6 Change of PPO activity in resistant and susceptible alfalfa invaded by aphid

已打破了高感品种的代谢平衡 ,因而接种初期 PAL 活性表现为缓慢下降的趋势 ,直到寄主受害严重时才略有升高 ,但是幅度不大 ,最后趋于稳定 ,并且在整个危害胁迫过程中 PAL 活性远低于高抗品种。

PPO 在植物抗性反应中也发挥着重要作用 ,其可催化木质素及其它酚类氧化产物的形成 ,构成保护性屏蔽 ,也可以通过形成醌类物质直接发挥抗性作用。它在植物与病菌的互作关系中研究较多 ,且活性与抗病性表现明显的相关性<sup>[26 27]</sup>。而在植物与害虫的互作关系中研究较少。本研究表明 (图 6 ) :在蚜虫危害胁迫前期 PPO 活性与抗虫性呈负相关 ,后期呈正相关。这可能由于蚜虫危害胁迫前期 ,高抗品种的 POD 和 PAL 的活性均迅速上升到较高水平 ,促进酚类化合物和木质素的合成和累积 ,足以抵抗蚜虫的危害胁迫 ,因此 PPO 没有被激发表达 ,处于较低水平。随着危害胁迫的持续 ,POD 和 PAL 的活性有所下降 ,不足以抵抗蚜虫的危害胁迫 ,因此 PPO 被激发表达 ,活性有所上升。高感品种则与之相反。

References :

[1 ] Yuan Q H , Zhang W G , He C G , *et al.* The preventing and controlling technology of pasture to the disease , insect and rat. Beijing : Chemical Industry Press , 2004. 252 — 254.

[2 ] He C G. The preventing and controlling of alfalfa to the disease insect and rat. Beijing : China Agricultural Press , 2004. 30 — 33.

[3 ] Cuperus G W , Radcliffe E B , Barnes D K , *et al.* Economic injury levels and economic thresholds for pea aphid , *Acyrtosiphon pisum* (Harris ) , on alfalfa. Crop Prot , 1982 , 1 : 453 — 463.

[4 ] Harper A M , Kaldy M S. Effect of the pea aphid , *Acyrtosiphon pisum* ( Hemiptera ( Homoptera : Aphididae ) ) on yield and quality of forage alfalfa. Can Entomol , 1982 , 114 : 485 — 489.

[5 ] Girousse C , Faucher M , Kleinpeter C , *et al.* Dissection of the effects of the pea aphid *Acyrtosiphon pisum* feeding on assimilate partitioning in *Medicago sativa*. New Phytol 2003 , 157 : 83 — 92.

[6 ] Liu Y Q , Jiang L , Sun L H , *et al.* Changes in some defensive enzyme activity induced by the piercing-sucking of brown planthopper in rice. Journal of Plant Physiology and Molecular Biology , 2005 , 31 ( 6 ) : 643 — 650.

[7 ] Bailly C , Benamar A , Corbineau F , *et al.* Changes in malondialdehyde content and in superoxide dismutase , catalase and glutathione reductase activities in sunflower seed as related to deterioration during accelerated aging. Plant Physiol , 1996 , 97 : 104 — 110.

[8 ] Jiang M Y , Jin J H. Generation of hydroxyl radical in plants and its ration to the initiation of lipid peroxidation. Plant Physiology Communication , 1993 , 29 ( 4 ) : 300 — 305.

[9 ] Chen Q , Zhang Y D. Correlation of oxidases with the resistance of capsicum cultivars to *Myzus persicae*. Chinese Journal of Tropical Crops , 2004 , 25 ( 3 ) : 42 — 46.

[10 ] Zhang J F , Xue Q Z. The activity dynamics of main protective enzymes in rice plant under feeding stresses of *Sogatella furcifera* and *Nilaparvata lugens*. Scientia Agricultura Sinica , 2004 , 37 ( 10 ) : 1487 — 1491.

[11 ] Han Q F , Jia Z K. Evaluation and selection of alfalfa (*Medicago Sativa* ) variety resources. Yangling : Northwest A&F University Press , 2004. 107 — 108.

[12 ] Zhao S J , Xu C C , Zou Q , *et al.* Improvements of method for measurement of malondialdehydve in plant tissues. Plant Physiology Communication , 1994 , 30 ( 3 ) : 270 — 210.

[13 ] Li H S. Principle and Technologies to Plant Physiological and Biochemical Experiment. Beijing : Higher Education Press , 2000. 164 — 169.

[14 ] Gao J F. Technologies to Plant Physiological Experiment. Xi'an : World Publishing Corporation , 2000. 194 — 196.

[15 ] Zhu G L , Zhong H W , Zhang A Q. Plant Physiology Experimentation. Beijing : Peking University Press , 1990. 37 — 40.

[16 ] Zhang F S. Environmental stress and plant nutrition. Beijing : Beijing Agricultural University Press , 1993. 71 — 98.

[17 ] Bowler C , Montagu M V , Inze D. Superoxide dismutase and stress tolerance. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology , 1992 , 43 : 83 — 116.

[18 ] Bruce R J , West C A. Elicitation of lignin biosynthesis and isoperoxidase activity by pectic fragments in suspension cultures castor bean. Plant Physiol. , 1989 , 91 : 889 — 897.

[19 ] Zhao F G , He L F , Luo Q Y. Plant stress physiology and ecology. Beijing : Chemical Industry Press , 2004. 93 — 99.

[20 ] Chen Z , Klessig D F. Identification of a soluble s alicylic acidbinding protein that may function in signal transduction in the plant disease resistance response. Proc. Natl. Acad. Sci. USA , 1991 , 81 : 8179 — 8183.

[21 ] Wang J W , Xue Y L. Studies on plant phenylalanine ammonia-lyase (PAL) - II , the role of PAL in the resistance of potato late blight. Journal of Plant Physiology and Molecular Biology , 1982 , 8 ( 1 ) : 35 — 43.

[22] Xue Y L , Ouyang G C , Ao S G. Studies on plant phenylalanine ammonia-lyase (PLA)-IV , the dynamic changes of PAL activity in rice seedling. Journal of Plant Physiology and Molecular Biology , 1983 , 9 ( 3 ) : 301 — 305.

[23] Mauch-Mani B , Slusarenko A J. Production of salicylic acid precursors is a major function of phenylalanine ammonia-lyase in the resistance of Arabidopsis to Peronospora parasitica. Plant Cell , 1996 , 8 : 203 — 212.

[24] Zhang L , Chang J H , Luo Y W. Activity changes of POD , PPO , PAL of the different Sorghum Genotypes invaded by *Aphis sacchari*. Zehnter. Chinese Agricultural Science Bulletin , 2005 , 21 ( 7 ) 40 — 42.

[25] Wu H , Chen S L , Huang H Q , et al. The relationship between the resistance of *Castanea henryi* against *Dryocosmus kuriphilus* and Phenylalanine ammonia-lyase. Journal of Fujian College of Forestry , 2005 , 25 ( 4 ) : 304 — 307.

[26] Avdiushko S A , Ye X S , Kuc J. Detection of several enzymatic activities in leaf prints cucumber plant. Physiol. Mol. Plant Pathol. , 1993 , 42 : 441 — 454.

[27] Bashan Y , Okon Y , Henis Y. Peroxidase , polyphenoloxidase and phenols in relations to resistance against *Pseudomonas syringae* pv. tomato in tomato plants. Can. J. Bot. , 1985 , 65 : 366 — 372.

参考文献：

[1] 袁庆华 , 张卫国 , 贺春贵 , 等. 牧草病虫鼠害防治技术. 北京 : 化学工业出版社 , 2004. 252 ~ 254.

[2] 贺春贵. 苜蓿病虫草鼠害防治. 北京 : 中国农业出版社 , 2004. 30 ~ 33.

[6] 刘裕强 , 江玲 , 孙立宏 , 等. 褐飞虱刺吸诱导的水稻一些防御性酶活性的变化. 植物生理与分子生物学学报 , 2005 , 31 ( 6 ) : 643 ~ 650.

[8] 蒋明义 , 荆家海. 植物体内羟自由基的产生及其与脂质过氧化作用启动的关系. 植物生理学通讯 , 1993 , 29 ( 4 ) : 300 ~ 305.

[9] 陈青 , 张银东. 3 种氧化酶与辣椒抗蚜性的相关性. 热带作物学报 , 2004 , 25 ( 3 ) : 42 ~ 46.

[10] 张金锋 , 薛庆中. 稻飞虱胁迫对水稻植株内主要保护酶活性的影响. 中国农业科学 , 2004 , 37 ( 10 ) : 1487 ~ 1491.

[11] 韩清芳 , 贾志宽. 紫花苜蓿种质资源评价与筛选. 杨凌 : 西北农林科技大学出版社 , 2004. 107 ~ 108.

[12] 赵世杰 , 许长成 , 邹琦 , 等. 植物组织中丙二醛测定方法的改进. 植物生理学通讯 , 1994 , 30 ( 3 ) : 207 ~ 210.

[13] 李和生. 植物生理生化实验原理和技术. 北京 : 高等教育出版社 , 2000. 164 ~ 169.

[14] 高俊凤. 植物生理学实验技术. 西安 : 世界图书出版公司 , 2000. 194 ~ 196.

[15] 朱广廉 , 钟悔文 , 张爱琴. 植物生理学实验. 北京 : 北京大学出版社 , 1990. 37 ~ 40.

[16] 张福锁. 环境胁迫与植物营养. 北京 : 北京农业大学出版社 , 1993. 71 ~ 98.

[19] 赵福庚 , 何龙飞 , 罗庆云. 植物逆境生理生态学. 北京 : 化学工业出版社 , 2004. 93 ~ 99.

[21] 王敬文 , 薛应龙. 植物苯丙氨酸解氨酶的研究 II. 苯丙氨酸解氨酶在抗马铃薯晚疫病中的作用. 植物生理与分子生物学学报 , 1982 , 8 ( 1 ) : 35 ~ 43.

[22] 薛应龙 , 欧阳光察 , 澳绍根. 植物苯丙氨酸解氨酶的研究 IV. 水稻幼苗中 PAL 活性的动态变化. 植物生理与分子生物学学报 , 1983 , 9 ( 3 ) : 301 ~ 305.

[24] 张丽 , 常金华 , 罗耀武. 不同高粱基因型感蚜虫前后 POD、PPO、PAL 酶活性变化分析. 中国农学通报 , 2005 , 21 ( 7 ) : 40 ~ 42.

[25] 吴晖 , 陈顺立 , 黄红青 , 等. 锥栗抗栗瘿蜂性与苯丙氨酸解氨酶活性的关系. 福建林学院学报 , 2005 , 25 ( 4 ) : 304 ~ 307.