

# 青枯菌侵染后花生体内保护酶活性及白藜芦醇含量的变化研究

张月婷, 黄家权, 娄庆任, 晏立英, 雷 永, 廖伯寿

( 中国农业科学院 油料作物研究所, 农业部油料作物生物学与遗传育种重点实验室, 湖北 武汉 430062)

**摘要:** 以来自花生重组自交系群体的青枯病抗感家系 J109 和 J112 为材料, 研究了青枯菌接种后在花生叶片和茎中 CAT、POD、SOD 活性和可溶性蛋白含量等指标以及白藜芦醇含量的变化情况。结果表明, 青枯菌侵染后, 在接种叶片中, 感病家系 J112 的 CAT 和 POD 活性低于对照或与对照一致, 而抗病家系 J109 分别在第 3 天起和第 1 天后 CAT 和 POD 活性显著高于对照; 在茎中, 抗病家系 J109 的 CAT 和 POD 活性显著高于感病家系 J112 和对照; 抗感家系在叶片和茎中的 SOD 活性与对照相比无明显差异; 抗感家系茎中可溶性蛋白含量的变化与 CAT 和 POD 活性的变化趋势基本一致。因此, CAT 和 POD 活性可以作为花生青枯菌抗性的一个生理指标。接菌后抗感家系白藜芦醇含量与对照相比均有显著提高, 且感病家系 J112 提高程度更大, 说明青枯菌侵染可以促进花生中 Res 含量的提高, 但 Res 含量的高低与花生对青枯菌的抗性反应无关。

**关键词:** 花生; 青枯菌; 酶活性; 可溶性蛋白; 白藜芦醇

中图分类号: S432.4<sup>+</sup>2 文献标识码: A 文章编号: 1000-7091(2012)06-0152-06

## Changes in Activities of Protected Enzymes and Content of Resveratrol in Peanut Infected with *Ralstonia solanacearum*

ZHANG Yue-ting, HUANG Jia-quan, LOU Qing-ren, YAN Li-ying, LEI Yong, LIAO Bo-shou

( Oil Crops Research Institute of the Chinese Academy of Agricultural Sciences, Key Laboratory of Biology and Genetic Improvement of Oil Crops, Ministry of Agriculture, Wuhan 430062, China)

**Abstract:** The activities of catalase (CAT), peroxidase (POD) and superoxide dismutase (SOD), the contents of soluble proteins and resveratrol were investigated in leaves and stems of the J109 and J112 family lines, which derived from the recombinant inbred lines (RILs) population and were resistant and susceptible to *Ralstonia solanacearum* respectively. The results showed that the CAT and POD activities were similar as the control in leaves of disease-susceptible family J112 after inoculation with the pathogen, while in the disease-resistant family J109, the activities of CAT and POD were significantly higher than that of the control after the 3rd and 1st day respectively. The resistant line exhibited significantly higher activities of CAT and POD in stems than susceptible line and control. No significant difference was observed of the activity of SOD in leaves and stems of the disease-resistant and disease-susceptible family lines. The trends of changes in the soluble protein content were similar as the CAT and POD activities in stems of the two family lines. It was suggested that the activities of CAT and POD could be used to identify the resistance to bacterial wilt in peanut breeding. After inoculation, the content of resveratrol were significantly increased than that of control in the disease-resistant and disease-susceptible family lines, and higher in the susceptible line, which indicated that content of resveratrol in peanut could not be related with the resistance to bacterial wilt, although it could be significantly increased after infected by *Ralstonia solanacearum*.

**Key words:** Peanut; *Ralstonia solanacearum*; Enzymatic activity; Soluble protein; Resveratrol

收稿日期: 2012-09-08

基金项目: 公益性行业(农业)科研专项经费项目(200903004); 国家花生产业技术体系(CARS-14); 中国农业科学院油料作物研究所中央级公益性科研院所基本科研业务费专项(1610172010001)

作者简介: 张月婷(1984-), 女, 湖北荆门人, 硕士, 主要从事花生遗传转化、生理生化和分子生物学研究。

通讯作者: 廖伯寿(1963-), 男, 四川邻水人, 研究员, 博士生导师, 主要从事花生遗传育种和生物技术研究。

细菌性青枯病(Bacterial wilt)是由茄科雷尔氏菌(*Ralstonia solanacearum*)引起的一种世界范围内广为流行的土传性病害,可侵染44科近300多种植物<sup>[1]</sup>,是番茄、马铃薯、花生、烟草、辣椒、茄子等许多农作物重要的生产限制因素。在花生生产中,其危害严重,造成较大产量损失。我国花生青枯病地占花生播种面积的10%以上,主要分布于中部和南方地区,发病面积和受危害程度均居世界首位<sup>[2-4]</sup>。

国内外学者大量研究发现,青枯菌与寄主植物的互作过程中,植物细胞内存在的清除自由基的酶保护系统与植物抵抗病原菌入侵有密切关系<sup>[5-9]</sup>,其中,过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)和超氧化物歧化酶(SOD)等是该系统中的重要组成部分。白藜芦醇(Resveratrol, Res)是一种含有芪类结构的非黄酮类多酚化合物,在植物抗病及医学中具有重要的应用价值。它不仅是植物遭受胁迫时产生的一种能提高抵抗病原性攻击和环境恶化的植物抗毒素<sup>[10]</sup>,还具有多种生物活性和药理作用,如抗肿瘤、抗突变、抗炎、抗血栓、抗高血脂及抗脂质过氧化等<sup>[11-12]</sup>。

花生抗青枯病机理与其体内保护酶代谢的变化有紧密关系,但国内外对这方面的研究还不多见,对于青枯菌侵染后引起花生植株体内白藜芦醇含量变化的研究更是少见。因此,本研究对花生抗感家系进行了青枯病菌的接种试验,测定接种后不同时间段花生植株体内相关的生理生化指标,并检测白藜芦醇的含量,旨在为花生抗青枯病育种提供生理生化方面的依据及为白藜芦醇的开发应用提供参考。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验材料

供试材料为花生青枯病抗病家系J109和感病家系J112,来自于青枯病抗病亲本远杂9102×感病亲本中花5号杂交后代衍生的重组近交系群体(RILs)<sup>[13-14]</sup>。花生青枯病致病性菌株从花生自然病圃中分离、纯化及保存<sup>[15]</sup>。以上材料均由中国农科院油料作物研究所花生课题组提供。

### 1.2 试验方法

1.2.1 菌株培养、接种与取材 将在-80℃冰箱中保存的菌液在马铃薯培养基(PDA)上划线,28℃培养2 d后,用无菌水洗涤菌体,形成菌悬液( $OD_{600} = 0.3$ )用于接种。挑选成熟饱满的花生种子催芽后种植于培养钵中,在温室中进行培养。当生长至4~5叶期,选取生长势较一致的花生植株,用剪刀蘸取菌液后剪其第1、2片展开叶进行接种,以蘸取无

菌水剪叶作为对照。分别在处理前(0 d)和处理后1~5 d取接种叶片以及处理后2、5、9、13、17、21 d取接种叶片以上的第1节茎段进行相关生理指标的测定。相同处理不同植株间混合取样,每个处理重复3次,每个重复3~4株。

1.2.2 酶液提取及酶活性测定 称取约0.3 g样品放入研钵中,加入液氮研磨后转至10 mL离心管,迅速加入2 mL 0.05 mmol/L pH值7.0的磷酸缓冲液,混合均匀后于4℃、4 000 r/min离心10 min,取上清即为酶提取液,置0~4℃保存备用。

CAT活性(以鲜质量计)测定采取紫外吸收法<sup>[16]</sup>,每隔30 s读取240 nm的吸光值 $A_{240}$ ,测定3 min,以每分钟内 $A_{240}$ 减少0.1的酶量为1个酶活性单位,表示为:U/g; POD活性(以鲜质量计)测定采用愈创木酚法<sup>[17]</sup>,每隔45 s读取470 nm的吸光值 $A_{470}$ ,共5 min,以每分钟内 $A_{470}$ 变化1为1个酶活性单位,表示为:U/g; SOD活性(以鲜质量计)测定参照李合生<sup>[18]</sup>的方法,以抑制氮蓝四唑(NBT)还原50%的酶量为1个酶活性单位,表示为:U/g;可溶性蛋白含量测定采用考马斯亮蓝G-250法<sup>[18]</sup>。

1.2.3 白藜芦醇的提取及测定 白藜芦醇的测定采用改良的Langcake和Pryce<sup>[19]</sup>的方法进行。称取约0.2 g样品放入研钵中,加入液氮研磨后转至2 mL离心管,迅速加入1 mL 80%甲醇,混合均匀后避光提取24 h。将提取液离心,取上清液,再用0.22  $\mu$ m的有机滤膜过滤,然后通过高效液相色谱仪进行测定。色谱柱为Agilent Eclipse XDB-C18柱,以乙腈、水为流动相梯度洗脱,100%水3 min,15%乙腈3 min,20%乙腈12 min,30%乙腈2 min,50%乙腈5 min,流速1.0 mL/min,柱温30℃,进样量10  $\mu$ L,Res在该条件下的保留时间约14.8 min。

### 1.3 数据处理

采用Excel对试验数据进行计算并绘制图表,采用SPSS 13.0对试验数据进行方差分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 几种保护酶活性的变化

2.1.1 接种叶片和茎的CAT活性 接种青枯菌后,在接种叶片中,CAT活性(以鲜质量计)的变化比较复杂,对照也表现出较大的波动。与对照相比,感病家系J112的CAT活性除第3天外,其余时间均较低,而抗病家系J109在第1、2天时与对照相比没有明显变化,从第3天起CAT活性显著高于对照( $P < 0.05$ ),并逐渐升高(图1),到第5天时,J109叶片的CAT活性是对照的2倍。在茎中,抗病家系J109的

CAT 活性均高于感病家系 J112 和未接种对照。J109 CAT 活性在第 9 天开始急剧上升,在第 13 天时达到最高,为 736.67 U/g,是 J112 的 2.06 倍,是对照的 3.54 倍。J112 的 CAT 活性变化则较为平缓,在第 5 天开始缓慢上升,在第 13 天达到峰值而后稍有下降。

2.1.2 接种叶片和茎的 POD 活性 接种处理后,在叶片中,感病家系 J112 的 POD 活性(以鲜质量计)基本与对照保持一致,仅在第 5 天时极显著高于对照( $P < 0.01$ ) (图 2)。而抗病家系 J109 的 POD 活性从第 1 天以后均极显著高于感病家系 J112 和对照( $P < 0.01$ )。J109 的 POD 活性从接种

后就开始快速上升,在第 2 天时达到峰值,此时的 POD 活性为 126.13 U/g,比对照提高了 51.66%,是 J112 的 3.8 倍。

接种处理后,在茎中,感病家系 J112 的 POD 活性(以鲜质量计)在第 2 天时略有升高,在第 5 天时回落,然后逐渐升高,并无明显峰值出现。而抗病家系 J109 的 POD 活性从第 2 天开始迅速上升,在第 9 天时达到最高(176.76 U/g)。此时,其 POD 活性比对照提高了 3.22 倍,是 J112 的 3.55 倍,之后 J109 的 POD 活性经降低后再逐渐升高。从第 5 天后抗病家系 J109 的 POD 活性一直高于感病家系 J112。

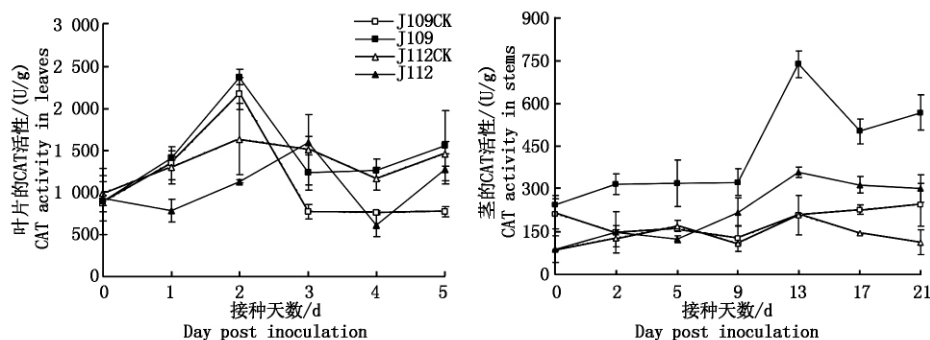


图 1 花生接种后叶片和茎中 CAT 活性的变化

Fig. 1 Changes of CAT activity in leaves and stems of peanut after inoculation of *Ralstonia solanacearum*

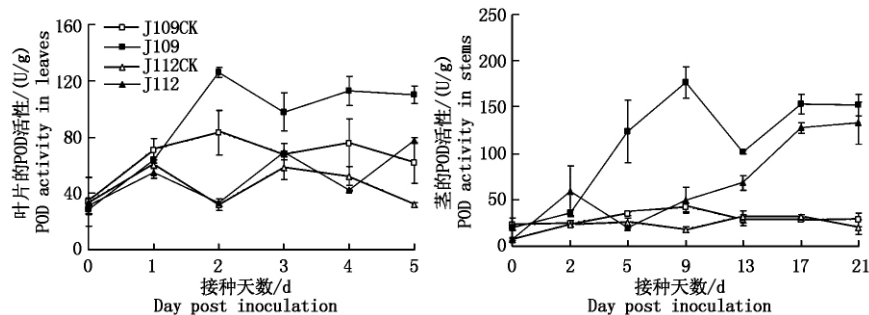


图 2 花生接种后叶片和茎中 POD 活性的变化

Fig. 2 Changes of POD activity in leaves and stems of peanut after inoculation of *Ralstonia solanacearum*

2.1.3 接种叶片和茎的 SOD 活性 从图 3 可以看出,接种后,在接种叶片中,抗病家系 J109 的 SOD 活性(以鲜质量计)与对照没有显著差别,感病家系 J112 除第 4 天 SOD 活性极显著低于对照( $P <$

0.01) 外,其余时间也与对照无明显差别。在茎中,感病家系 J112 SOD 活性的变化基本与对照一致,抗病家系 J109 在侵染前期 SOD 活性的变化也基本与对照一致,但到侵染后期其活性明显下降。

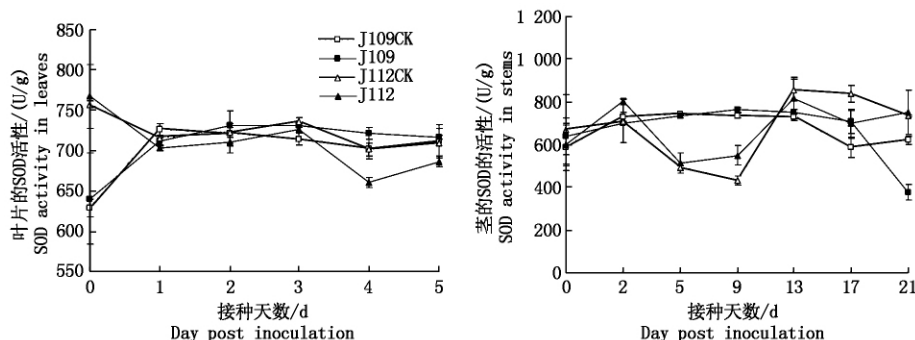


图 3 花生接种后叶片和茎中 SOD 活性的变化

Fig. 3 Changes of SOD activity in leaves and stems of peanut after inoculation of *Ralstonia solanacearum*

## 2.2 可溶性蛋白含量的变化

从图 4 可以看出, 接种后在接种叶片中, 可溶性蛋白含量(以鲜质量计)的变化比较复杂。与对照相比, 抗病家系 J109 在第 2 天以后可溶性蛋白含量均较高, 而感病家系 J112 的可溶性蛋白含量在第 1、4、5 天时均低于对照。在茎中, 抗病家系 J109 的

可溶性蛋白含量自第 5 天开始急剧升高, 在第 9 天达到最高峰, 为 7.90 mg/g, 比对照提高了 1.14 倍。之后, 其可溶性蛋白含量又快速回落, 然后保持在平稳状态。而感病家系 J112 的可溶性蛋白含量自第 5 天以后平缓上升, 并无峰值出现, 但在 17 天以后其含量超过了抗病家系 J109。

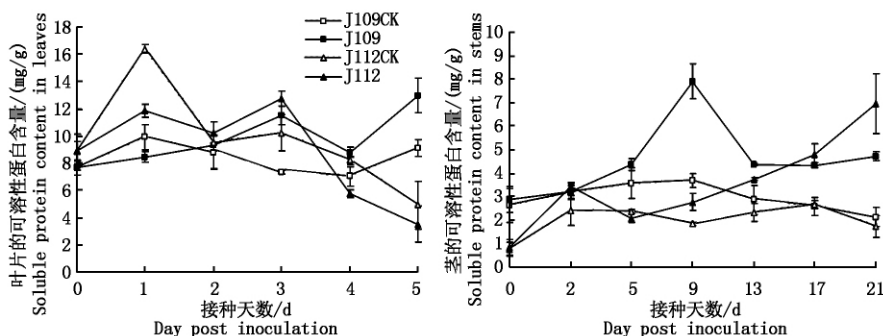


图 4 花生接种后叶片和茎中可溶性蛋白含量的变化

Fig. 4 Changes of soluble protein content in leaves and stems of peanut after inoculation of *Ralstonia solanacearum*

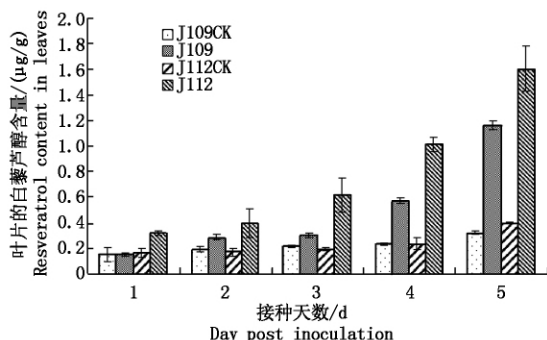


图 5 花生接种后叶片中白藜芦醇含量的变化

Fig. 5 Changes of resveratrol content in leaves of peanut after inoculation of *Ralstonia solanacearum*

表 1 接种青枯菌对茎中白藜芦醇含量的影响

Tab. 1 The effects on resveratrol content in stems after infected by *Ralstonia solanacearum*

处理 Treatments	接种后不同天数白藜芦醇的含量/( $\mu\text{g/g}$ ) Resveratrol content in different days after infected by <i>Ralstonia solanacearum</i>					
	2 d	5 d	9 d	13 d	17 d	21 d
J109CK	ND	ND	ND	0.12	ND	ND
J109	ND	0.10	0.44	0.22	1.00	ND
J112CK	ND	ND	ND	ND	ND	ND
J112	ND	0.06	0.20	0.81	3.76	17.66

注: ND. 含量在检测线以下。

Note: ND. Content below the depection level.

## 2.3 接种青枯菌对白藜芦醇含量的影响

采用高效液相色谱法(HPLC)测定了接种青枯菌后接种叶片和茎中的白藜芦醇含量(以鲜质量计)。在叶片中, 随着时间的延长, 抗病家系 J109 和感病家系 J112 的 Res 含量逐渐增加, 且感病家系 J112 增加的更多(图 5)。在第 5 天时, J109 的 Res 含量比对照提高了 2.59 倍, J112 的 Res 含量比对照提高了 3.03 倍。在茎中, 2 个家系对照的 Res 含量

均极低, 基本检测不出, 经接种处理后, 感病家系 J112 中的 Res 含量随时间的延长迅速增多, 在第 21 天时可达到 17.66  $\mu\text{g/g}$ (表 1), 而抗病家系 J109 中增加幅度远没有感病品系 J112 大。

## 3 讨论

目前, 对花生青枯病抗性机理方面的研究虽然在形态结构抗性机制方面有了一定的进展, 但对花生生理生化抗性机制的研究却很少。同时, 花生抗青枯病材料很难收集, 抗源狭窄, 这就对抗性育种造成了很大的困难。中国农业科学院油料作物研究所经多年繁育, 构建了远杂 9102  $\times$  中花 5 号杂交后代的重组近交系群体, 得到重组近交系 116 个<sup>[20]</sup>。在湖北红安青枯病自然病圃经过多年的抗性鉴定, J109 青枯病抗性为 99.6%, 为高抗家系, J112 青枯病抗性为 10.2%, 为高感家系。本研究选取的试验材料的遗传背景非常接近, 可以更好地比较花生对青枯菌侵染所产生的抗感反应, 更有利于进行花生抗青枯病相关的生理生化机制的研究。同时, 进一步确定该材料对青枯病的抗性, 为选育和大规模推广抗青枯病新品种提供试验依据。

前人研究表明, 植物的防卫反应是复杂的新陈代谢过程, 对病原物侵入及扩展的生理反应是以酶的催化活动来实现的。CAT 能消除细胞内过多的  $\text{H}_2\text{O}_2$ , 从而保护膜系统, 使细胞免受伤害。在本研究中, 抗病家系 J109 茎中的 CAT 活性高于感病家系 J112 和对照, 与 Mandal 等<sup>[9]</sup>在番茄中的研究结果一致。在叶片中, 抗病家系 J109 从第 3 天起 CAT 活性显著高于对照, 而感病家系 J112 叶片中的 CAT

活性除第 3 天外均低于对照。POD 可将植物体内的酚氧化成醌,致使病原菌中毒死亡。POD 还能催化木质素合成,木质化了的细胞壁机械性能加强,阻止营养物质、水分、色素等的扩散,使病原菌无法获得营养而死亡或抑制病原菌的扩展,从而参与了植物的抗病作用<sup>[21-22]</sup>。Joseph 等<sup>[23]</sup>和 Yubedee 等<sup>[24]</sup>的研究结果认为,抗病品种的过氧化物酶的活性较感病品种高,且在病原菌侵染的早期阶段,其活性会迅速升高,从而限制了病原菌的扩展,这与本试验的研究结论一致。接种青枯菌后抗病家系 J109 的 POD 活性高于感病家系 J112 和对照,且抗病家系中 POD 活性的提高更为迅速,叶片中其活性在第 2 天已达到最高,然后病菌通过一定时间扩展到茎中,导致茎中 POD 活性显著提高,在第 9 天时达到高峰。王辉等<sup>[25]</sup>研究表明,针刺接种青枯菌后,花生感病品种茎中的酶活性先于抗病品种升高,然后下降,而抗病品种的酶活性呈缓慢升高趋势,且前期抗病品种酶活性不是都高于感病品种。这与本试验结果不一致,可能与接种方法、菌液浓度和所选用的材料不同有关。本研究表明,CAT 和 POD 活性可以作为花生青枯病抗性的一个生理指标。

SOD 是生物体内一种重要的活性氧清除剂,是防止氧自由基对细胞膜系统伤害的保护酶。寿森炎等<sup>[26]</sup>研究表明,番茄接种青枯菌后抗病品种中的 SOD 酶活性高于对照,而感病品种的 SOD 酶活性却低于对照。在本研究中,抗感材料接菌后与对照相比 SOD 活性并没有显著差异,这可能是由于其他防御酶活性显著提高而起到了清除活性氧的目的,这也说明植物防卫反应的作用及表现特点因寄主、病原菌的组合不同而异<sup>[27]</sup>。

植物防卫反应产生植保素及其相关合成酶类、病程相关蛋白,引起可溶性蛋白含量上升,从而提高了植物的抗病性<sup>[28-29]</sup>。在本研究中,可溶性蛋白含量的变化基本反映了酶活性的高低。叶片中可溶性蛋白含量的变化比较复杂,对照也表现出较大的波动,这可能是由于剪叶的生理伤害造成了叶片内细胞生理平衡被打乱,同时使叶片更易受环境条件的影响。茎中可溶性蛋白含量的变化与 CAT 和 POD 活性的变化趋势基本一致,在 17 d 以后感病家系 J112 的可溶性蛋白含量高于抗病家系 J109 和对照,可能是因为随着接种时间的延长,大量病菌在感病家系 J112 茎部的维管束内繁殖,提取的蛋白中含有细菌蛋白。

天然的白藜芦醇存在于葡萄皮、花生及中药虎杖等植物中,是在恶劣环境下或遭到病原体侵害时,

植物自身分泌的一种可抵御霉菌感染的植物抗毒素<sup>[30]</sup>。Res 在植物中的含量极少,但可以通过一些生物或非生物刺激来提高某些植物中 Res 的含量<sup>[31-32]</sup>。本研究通过接种青枯菌可以显著提高花生中 Res 的含量,这在国内外研究中还是首次报道。前人的研究表明,在烟草<sup>[33]</sup>、番茄<sup>[34]</sup>等植物中表达 Res 合成酶基因后提高了植株的抗病性,说明 Res 的含量与植株的抗性密切相关。然而,本研究中 Res 含量的高低与花生对青枯菌的抗性反应无明显关联,可能是由于青枯菌是细菌性病害的缘故,具体原因还有待进一步探讨。

#### 参考文献:

- [1] 韦爱梅,王 军.我国植物青枯病抗病性研究新进展[J].广东林业科技,2004,20(4):46-49.
- [2] 孙大容.花生育种学[M].北京:农业出版社,1998.
- [3] 段乃雄,谈宇俊,姜慧芳,等.花生种质资源抗青枯病鉴定[J].中国油料,1993,15(1):22-25.
- [4] Mehan V K, Liao B S. Groundnut Bacterial in Asia[M]. India: International Crops Research Institute for the Semi-Arids Tropics( ICRISAT), 1998: 75-81.
- [5] 潘建菁,纪成灿,刘冬霞,等.青枯菌侵染后烟株体内过氧化物酶活性的变化及其与抗病性的关系[J].中国烟草科学,2004,25(3):28-30.
- [6] 胡青平,徐建国,薄芳芳,等.辣椒感染青枯菌后 POD 活性及同工酶的变化[J].西北大学学报:自然科学版,2007,37(3):425-428.
- [7] 段江燕,安建梅,郝 刚.感染青枯病马铃薯中几种酶及蛋白质含量变化的研究[J].农业与技术,2008,28(1):21-25.
- [8] Li S M, Hua G G, Liu H X et al. Analysis of defence enzymes induced by antagonistic bacterium *Bacillus subtilis* strain AR12 towards *Ralstonia solanacearum* in tomato[J]. Annals of Microbiology, 2008, 58(4): 573-578.
- [9] Mandal S, Das R K, Mishra S. Differential occurrence of oxidative burst and antioxidative mechanism in compatible and incompatible interactions of *Solanum lycopersicum* and *Ralstonia solanacearum* [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2011, 49(2): 117-123.
- [10] Jeandet P, Bessis R, Maume B F et al. Effect of enological practices on the resveratrol isomer content of wine[J]. J Agric Food Chem, 1995, 43: 316-319.
- [11] Fremont L. Biological effects of resveratrol[J]. Life Sciences, 2000, 66(8): 663-673.
- [12] Fabricio M B, Condori J, Rimando A M et al. Production and secretion of resveratrol in hairy root cultures of peanut[J]. Phytochemistry, 2007, 68: 1992-2003.
- [13] 田立荣,廖伯寿,王圣玉,等.花生重组近交系黄曲霉产毒抗性的变异与相关分析[J].中国油料作物学

- 报 2009 31(4):455-459.
- [14] 廖伯寿,雷 永,王圣玉,等.花生重组近交系群体的遗传变异与高油种质的创新[J].作物学报,2008,34(6):999-1004.
- [15] 晏立英,黄家权,雷 永,等.花生青枯菌红安分离物的鉴定[J].中国油料作物学报,2010,32(1):144-146.
- [16] 邓雨艳,明 建,张昭其,等.壳聚糖诱导脐橙果实抗病性、水杨酸及活性氧代谢变化[J].中国农业科学,2010,43(4):812-820.
- [17] 王学奎.植物生理生化实验原理和技术[M].北京:高等教育出版社,2006:167-168.
- [18] 李合生.植物生理生化实验原理和技术[M].北京:高等教育出版社,1999.
- [19] Langcake P, Pryce R J. The production of resveratrol by *Vitis vinifera* and other members of the Vitaceae as a response to infection or injury [J]. *Physiol Plant Pathol*, 1976, 9: 77-86.
- [20] 廖伯寿,雷 永,李 栋.利用 RIL 群体创造抗黄曲霉兼抗青枯病的高油花生新种质[J].作物学报,2010,36(8):1296-1301.
- [21] Ray H, Hammerschmidt R. Responses of potato tuber to infection by *Fusarium sambucinum* [J]. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 1998, 53(2):81-92.
- [22] Vitali A, Botta B, Monache G D, et al. Purification and partial characterization of a peroxidase from plant cell cultures of cassia didymobotrya and biotransformation studies [J]. *Biochemical Journal*, 1998, 331(2):513-519.
- [23] Joseph L M, Koon T T, Man W S. Antifungal effects of hydrogen peroxide and peroxidase on spore germination and mycelial growth of *Pseudocercospora* species [J]. *Can J Bot*, 1998, 76(12):2119-2124.
- [24] Yubedee A G. Role of polyphenol oxidase, peroxidase and total phenol content in differential resistance of *Dioscorea* species to *Fusarium moniliforme* [J]. *Indian Journal of Agricultural Sciences*, 1998, 68(10):644-646.
- [25] 王 辉,严海燕,黄家权,等.青枯菌接种的 2 个花生抗感品种中几种酶活性的变化[J].中国农学通报,2011,27(18):79-83.
- [26] 寿森炎,冯壮志,殷一平,等.番茄抗感青枯病品种的生理生化差异[J].浙江大学学报:农业与生命科学版,2005,31(5):550-554.
- [27] 张继澍.植物生理学[M].西安:世界地图出版社,1999.
- [28] 王保莉,杨 春,曲 东.环境因素对小麦苗期 SOD、MDA 及可溶性蛋白的影响[J].西北农业大学学报,2000,12(6):72-77.
- [29] 吴凤芝,黄彩红,赵凤艳.酚酸类物质对黄瓜幼苗生长及保护酶活性的影响[J].中国农业科学,2002,35(7):821-825.
- [30] Jang M, Cai L, Udeani G O, et al. Cancer chemopreventive activity of resveratrol, a natural product derived from grapes [J]. *Science*, 1997, 275:218-220.
- [31] 李晓东,郑先波,闫树堂,等.水杨酸和紫外线对诱导采后葡萄果皮内白藜芦醇合成作用研究[J].果树学报,2007,24(1):30-33.
- [32] Rudolf J R, Resurreccion A V. Elicitation of resveratrol in peanut kernels by application of abiotic stresses [J]. *J Agric Food Chem*, 2005, 53(26):10186-10192.
- [33] Hain R, Reif H J, Krause E, et al. Disease resistance results from phytoalexin expression in a novel plant [J]. *Nature*, 1993, 361:153-156.
- [34] Thomzik J E, Stenzel K, Stocker R, et al. Synthesis of a grapevine phytoalexin in transgenic tomatoes (*Lycopersicon esculentum* Mill.) conditions resistance against *Phytophthora infestations* [J]. *Physio Mol Plant Pathol*, 1997, 51:265-278.