

## HMC毒素引起玉米根冠活细胞凋亡的荧光显微观察

马春红<sup>1</sup>, 郑秋玲<sup>2</sup>, 董文琦<sup>3</sup>, 李秀丽<sup>1</sup>, 张红心<sup>4</sup>, 李运朝<sup>1</sup>, 商 闯<sup>1</sup>, 范尉尉<sup>5</sup>, 贾银锁<sup>1</sup>

(1 河北省农林科学院 遗传生理研究所, 河北 石家庄 050051; 2 河北省农林科学院  
滨海农业研究所, 河北 唐海 063200 3 河北省农林科学院 科技处, 河北 石家庄 050051;  
4 唐山师范学院 生命科学系, 河北 唐山 063000 5 石家庄市疾病预防控制中心, 河北 石家庄 050011)

摘要: 采用根冠细胞测定法, 以玉米小斑病菌 C小种毒素 (HMC-toxin)处理基因型为 B37的同核异质体 (Homo-caryon)雄不育 C细胞质和正常 N细胞质玉米的根冠离体细胞后, 采用吖啶橙荧光染色, 荧光显微镜下发现 HMC毒素可引起细胞凋亡, C细胞质中的凋亡细胞, 多于 N细胞质中的凋亡细胞, 在对照中未观察到凋亡现象。还记载了玉米根冠细胞凋亡的具体过程。

关键词: 玉米小斑病菌 C小种; 毒素培养滤液; 根冠细胞; 细胞凋亡

中图分类号: S13.01 文献标识码: A 文章编号: 1000-7091(2009)增刊-0135-05

Apoptosis in Detached Corn Root Cap Cells Treated by HMC-toxin  
Under Fluorescent MicroscopeMA Chun hong, ZHENG Qiu ling, DONG Wen qi, LI Xun li, ZHANG Hong xin,  
LI Yun chao, SHANG Chuang, FAN Weiwei, JIA Yin suo

(1. Institute of Genetics and Physiology Hebei Academy of Agriculture and Forestry Sciences  
Shijiazhuang 050051, China; 2. Institute of Coastal Agriculture, Hebei Academy of Agriculture and  
Forestry Sciences Tanghai 063200, China; 3. Department of Science and Technology Hebei Academy  
of Agriculture and Forestry Sciences, Shijiazhuang 050051, China; 4. Department of Life Science,  
Tangshan Teachers College, Tangshan 063000 China; 5. Shijiazhuang Center for Disease Control  
and Prevention, Shijiazhuang 050011, China)

Abstract: Apoptosis in detached corn root cap cells under fluorescent microscope was studied. A pair of homo-caryon (CB37 and B37) inbred lines in maize was tested and the detached corn root cap cells might be using acridine orange staining. Apoptosis was found under fluorescence microscope treated by filtrated culture fluid of HMC toxin. The sensitivity of HMC toxin to C cytoplasm was greater than N cytoplasm, so that the quantity of the apoptosis was great more in the detached corn root cap cells with C cytoplasm than with N cytoplasm. Besides, apoptosis was not found in the CK. These indicated that special disease response occurred in the course of apoptosis in detached corn root cap cells of C cytoplasm maize fed by HMC.

Key words: Helminthosporium maydis race C(HMC); Filtrated culture fluid of toxin; Corn root cap cell; Apoptosis

玉米小斑病是全世界普遍发生的病害之一。1970年美国玉米小斑病 T小种大流行, 减产 165亿 kg, 损失约 10亿美元。玉米小斑病菌 T小种大流行, 其病害流行的决定因素为其病原菌所分泌的专化侵染 T细胞质玉米的致病毒素<sup>[1, 2]</sup>; 同样, 玉米小

斑病菌 C小种对 C细胞质玉米专化侵染, 对其他类型的细胞质侵染较轻或不侵染<sup>[3, 4]</sup>。

1969年 Snedgard-Peterson和 Nelson<sup>[5]</sup>首次报道玉米小斑病菌毒素 (Helminthosporium maydis toxin, 简称 Hm毒素) 时曾利用抑制种子根生长法和离

收稿日期: 2009-11-20

基金项目: 河北省自然科学基金项目 (C2006000744); 科技部国际科技合作项目 (2006DFB02480); 河北省科学技术研究与发展计划项目 (07297162D); 农业部“948”项目 (2008-120)

作者简介: 马春红 (1968-) 女, 浙江金华人, 学士, 研究员, 主要从事植物病理及生物防治的研究。

通讯作者: 贾银锁 (1950-) 男, 河北新乐人, 博士, 研究员, 主要从事植物抗逆生理与分子育种研究。

体叶片法对 Hm毒素进行生物测定。以后 Lin等<sup>[6]</sup>在玉米小斑病菌 T小种毒素 (HMT-toxin)的研究中提出了抑制根伸长法在抗病性鉴定和选育抗病品种方面的应用价值。但是,抑制根伸长法,受种子个体间生活力差异的影响较大、不够理想,加上不同毒素制剂之间结果的差异大,在实际应用中存在极大的困难。1982年, Hawes首次提出了用离体的植物根冠细胞对致病毒素进行生物测定,1983年 Hawes用 T毒素对玉米离体根冠细胞进行细胞死亡率的生物学测定<sup>[7]</sup>。近年来,国内外已有利用根冠细胞测定法进行抗病性鉴定和选育品种的研究报道<sup>[8-12]</sup>。目前已经在玉米大斑病菌和玉米小斑病菌 T C O 3 个小种的研究和鉴定中获得成功<sup>[8-13]</sup>,并认为这种方法快速、准确。实践表明,根冠细胞生物测定法具有广阔的应用范围,它可以作为品种快速抗病性鉴定的一种简便方法<sup>[9-11,12]</sup>。

根冠细胞是位于根尖顶端分生区外面的一群薄壁细胞,起保护根尖分生组织的作用。在根的发育过程中,根冠细胞不断脱落,并由顶端分生组织不断产生新的细胞,从而取代位于根冠最外围不断死去的细胞,从内侧补充使根冠细胞得以保持定数。对根冠细胞脱落的研究证明,其脱落过程是典型的细胞程序性死亡 (Programmed cell death, PCD), 又称凋亡<sup>[14-15]</sup>。

诱导细胞凋亡的因子一般有两类:一种为物理因子,包括射线与温度刺激<sup>[16]</sup>等;另一种为化学及生物因子:活性氧集团和分子(细胞毒素)、DNA和蛋白合成的抑制剂,正常生理因子的失调,肿瘤坏死因子等。其中真菌毒素与植物细胞凋亡之间的关系越来越成为现在细胞凋亡的研究热点。真菌毒素是植物病原菌代谢过程中产生的在非常低的浓度范围内干扰寄主正常生理功能并对植物造成毒害的非酶类物质<sup>[17]</sup>。分为寄主选择性毒素 (HST) 和非寄主选择性毒素<sup>[18]</sup>。寄主选择性毒素能专化性引起寄主细胞凋亡现象的产生。

本试验采用根冠细胞法,以离体根冠活细胞为材料并以致病真菌毒素处理,观察了细胞凋亡的过程,为以离体根冠细胞做试材进行抗病性研究提供试验基础。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料

玉米基因型为 B37的 C型不育细胞质 CB37及其同核保持系 NB37,玉米小斑病菌 C小种菌株均由河北省农林科学院遗传生理研究所植物抗逆生理

与分子育种实验室繁种、分离并保存。

### 1.2 HMC毒素的制备及检测

将复壮后的 C小种菌株在 PDA培养基上恒温 25℃培养 7 d后,接种到 Fries液体培养基中,恒温 25℃黑暗静止培养 15 d 去菌丝之后的滤液参照崔洋等<sup>[19]</sup>的方法获得粗毒素。

### 1.3 根冠细胞的制备

种子表皮上一般都残留一些病菌的孢子、微生物核,在催芽之前应用 0.1%的升汞消毒 5 min,然后用无菌水反复冲洗,在 28℃恒温培养箱中浸泡吸水 24 h后,放于铺有湿滤纸的培养皿中,在同样条件下催芽 2 d 当初生根长至 1~2 cm时取 3根置于 25 mL的小烧杯中,加入 2 mL HMC粗毒素培养滤液,对照为 2 mL蒸馏水,在快速混合器上振荡 2 min再放入 25℃恒温箱中处理 1 h<sup>[12,20]</sup>进行观察。

### 1.4 吖啶橙染色

吖啶橙是最经典的灵敏的荧光染料,它可对细胞中的 DNA和 RNA同时染色而显示不同颜色的荧光, DNA呈绿色荧光, RNA呈橙红色荧光。

吖啶橙染色参照文献 [21-23]。具体操作方法如下:收集细胞, PBS洗一次,加适量的 PBS重悬,调节细胞浓度约为  $10^6$  /mL,吸取 95  $\mu$  L的细胞悬液和 5  $\mu$  L的 0.1% 吖啶橙染液,轻轻混匀;室温避光染色 15 min后,滴加于载玻片上,加盖玻片, OLYMPUS MT-2型荧光倒置显微镜观察,激发滤光片波长 488 nm,阻断滤光片波长 515 nm,理光型数码相机拍照。

## 2 结果与分析

### 2.1 染色后比较

玉米离体根冠活细胞取自自交系 B37的 C N两种细胞质,先分别用 HMC毒素处理连同其对照,用吖啶橙染色后,进行荧光显微观察。其结果是:细胞凋亡的病理反应两者有相同,也有不同之处。

### 2.2 相同点

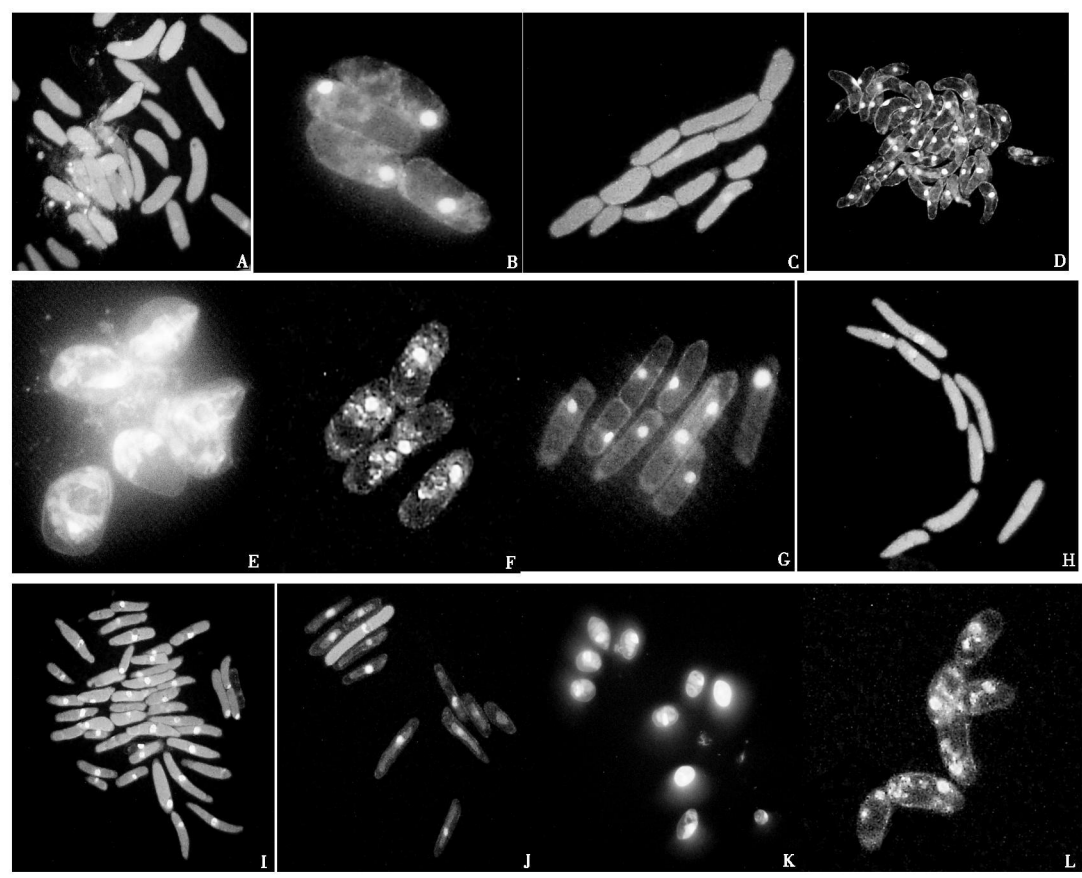
用 HMC毒素处理 B37的 C N两种细胞质玉米根冠活细胞,经吖啶橙染色后,0 h时,在荧光显微镜下,两者均可见到圆形与长形细胞;均可见到多数细胞质被均匀染成桔红色的活细胞、个别细胞核被致密浓染为绿色荧光的凋亡细胞以及染色暗淡者为绿色荧光的坏死细胞 (图 1-A)。

范尉尉等<sup>[20]</sup>在棉花根冠细胞生物学测定过程中,用大丽轮枝菌粗毒素处理棉花根冠细胞时检测到不同的振荡时间对细胞自然死亡率的影响较大。例如振荡时间过长,超过 3 min细胞自然死亡率会

大大增高, 将影响试验结果; 如时间太短, 细胞不易脱落, 活细胞总量不够。本试验 0 h 时出现凋亡细胞可能是因为用快速振荡器提取根冠细胞时根冠细胞脱落的原因。

试验中还观察到了 C N 两种细胞大致相同的

细胞凋亡的变化过程, 具体如下: 颜色上, 细胞原生质体由桔红色变为绿色, 细胞核由黄色变为绿色; 形状上, 细胞原生质体由均匀分布变为固缩, 染色不均匀, 细胞膜发生扭曲、变形, 出现严重的泡化现象及凋亡小体。



A HMC毒素处理 B37-N细胞质玉米离体根冠细胞 0 h 时, 无凋亡细胞。×200 B HMC毒素处理 B37-C细胞质玉米根冠离体细胞 0 h 时, 原生质体固缩。×400 C B37-C细胞质玉米根冠离体细胞 0 h 时 (对照) 原生质体染色均匀。×200 D HMC毒素处理 B37-C细胞质玉米根冠离体细胞 1 h 时, 原生质体着色更浅。×100 E HMC毒素处理 B37-C细胞质玉米根冠离体细胞 1 h 时, 细胞原生质膜受到严重破坏, 发生扭曲、变形和严重的泡化现象。×400 F HMC毒素处理 B37-C细胞质玉米根冠离体细胞 1 h 时, 出现凋亡小体。×200 G B37-C细胞质玉米根冠离体细胞 1 h 时 (对照), 原生质体仍染色均匀。×200 H B37-N细胞质玉米根冠离体细胞 0 h 时, 整个细胞着色均匀 (对照)。×100 I HMC毒素处理 B37-N细胞质玉米根冠离体细胞 1 h 时, 原生质体轻度收缩。×40 J HMC毒素处理 B37-N细胞质玉米根冠离体细胞 1 h 时, 细胞发生凋亡。×40 K HMC毒素处理 B37-N细胞质玉米根冠离体细胞 1 h 时, 出现凋亡小体。×100 L HMC毒素处理 B37-N细胞质玉米根冠离体细胞 1 h 时, 出现凋亡小体。×200

A Detached corn root cap cells of B37-N cytoplasm treated by culture filtrate of HMC toxin 0 h × 200 B Detached corn root cap cells of B37-C cytoplasm treated by culture filtrate of HMC toxin 0 h × 400 C Detached corn root cap cells of B37-C cytoplasm control 0 h dyeing homogeneous × 200 D Detached corn root cap cells of B37-C cytoplasm treated by culture filtrate of HMC toxin 1 h × 100 E Detached corn root cap cells of B37-C cytoplasm treated by culture filtrate of HMC toxin 1 h the cell plasma membrane is subjected serious damage in distortion deformation and serious of alveolation phenomenon × 400 F Detached corn root cap cells of B37-C cytoplasm treated by culture filtrate of HMC toxin 1 h appear apoptotic body × 200 G Detached corn root cap cells of B37-C cytoplasm control 1 h dyeing homogeneous yet × 200 H Detached corn root cap cells of B37-N cytoplasm treated by culture filtrate of HMC toxin 0 h whole cell coloring uniform × 100 I Detached corn root cap cells of B37-N cytoplasm treated by culture filtrate of HMC toxin 1 h slightly pyknotic × 40 J Detached corn root cap cells of B37-N cytoplasm treated by culture filtrate of HMC toxin 1 h apoptotic cell × 40 K Detached corn root cap cells of B37-N cytoplasm treated by culture filtrate of HMC toxin 1 h appear apoptotic body × 100 L Detached corn root cap cells of B37-N cytoplasm treated by culture filtrate of HMC toxin 1 h appear apoptotic body × 200

图 1 利用吖啶橙染色方法检测 B37 基因型玉米离体根冠细胞的凋亡现象

Fig 1 The apoptosis of detached root cap cells from B37 genotype maize and stained by AO

### 2.3 不同点

#### 2.3.1 HMC毒素对 C 细胞质玉米离体根冠细胞的影响

用 HMC毒素处理 C 细胞质玉米的离体根冠细胞 0 h 时, 荧光显微镜下可观察到一些细胞的原

生质体发生固缩、着色不均匀, 细胞呈淡桔黄色, 细胞核为绿色 (图 1-B), 可能是振荡过程中加剧了 HMC毒素对 C 细胞质玉米根冠细胞的毒害作用, 而对照中细胞着色均匀, 细胞原生质体被染成桔红色,

细胞核呈黄色(图 1-C)。

用 HMC毒素处理 C细胞质玉米的离体根冠细胞 1 h后, 荧光显微镜下可观察到细胞原生质体着色更浅, 细胞呈淡桔黄色, 细胞核为绿色(图 1-D), 原生质膜受到严重破坏, 发生扭曲、变形和严重的泡化现象, 淡黄色和绿色交织在一起(图 1-E)及强绿色荧光的凋亡小体, 细胞和细胞核均为绿色(图 1-F)。对照一直染色均匀, 细胞呈浅绿色, 细胞核呈强绿色(图 1-G)。

2.3.2 HMC毒素对 N细胞质玉米离体根冠细胞的影响 用 HMC毒素处理 N细胞质玉米的根冠离体细胞, 0 h时, 荧光显微镜下可观察到整个细胞着色均匀, 细胞原生质体被染成桔红色, 细胞核呈黄色, 正常的细胞状态(图 1-H) 与对照的根冠离体细胞 0 h整个细胞着色均匀的表现一致, 细胞染成桔红色(图 1-A)。

用 HMC毒素处理 N细胞质玉米的根冠离体细胞 1 h后, N细胞质玉米根冠离体细胞原生质体轻度收缩, 细胞染成桔黄色, 细胞核为浅绿色(图 1-I), 细胞原生质体染色仍均匀可见, 同样也可观察到有细胞发生凋亡, 细胞染成淡桔黄色, 细胞核为浅绿色(图 1-J), 出现凋亡小体, 但并未发现严重的泡化现象及细胞膜扭曲、变形, 细胞染成淡桔黄色和绿色两种, 细胞核为浅绿色(图 1-K)。N细胞质也出现了凋亡小体, 细胞染成淡绿色, 细胞核为绿色(图 1-L)。

经观察, C N细胞质在病理反应上的差异在于, C细胞质的细胞凋亡数远高于 N细胞质。C N细胞质的对照, 一直染色均匀, 原生质膜完好。

### 3 讨论与结论

自从菊池在 1933 年首次报道真菌毒素—菊池交链孢毒素以来, 尤其是 Meehan和 Murphy<sup>[24]</sup>报道维多利亚毒素以后, 国外对许多病原真菌产生的致病毒素进行了系统和细致的研究。认为致病毒素是植物病害中起重要作用的一类化合物, 是有价值的研究工具, 无论在理论上和应用上均具有重要意义<sup>[17-23]</sup>。应用致病毒素不仅可以排除寄主与病原菌这两种代谢生物间的相互干扰以及因接种而造成的污染情况, 同时也由于从生物系统中减去了病原菌因子, 就在很大程度上简化了生化分析的程序, 这对病原菌与寄主之间相互关系的分子探讨尤为方便<sup>[26-30]</sup>。

在致病真菌和寄主植物的互作过程中, 例如小斑病菌毒素在玉米叶片上产生三种病斑类型: ①感

病型 (Susceptible type), 病斑为不规则的椭圆形, 有褐色边缘或产生较大的纺锤形。当这两种病斑周围出现暗绿色浸润区时, 整个叶片很快萎蔫枯死, 称为萎蔫型 (Wiltng type)。②抗病型 (Resistant type), 出现坏死病斑 (Necrosis), 代表植株的抗病反应, 产生黄褐色坏死斑点, 特点是斑点基本不扩大。③过敏反应 (Hypersensitive response), 只在叶片上形成很小的“褪绿”斑点, 为植株的高抗类型, 是一种珍贵的抗性资源。

国内外早已证实, HMT毒素对 T细胞质、HMC毒素对 C细胞质产生萎蔫型病斑, 而对其相应的 N细胞质产生坏死型病斑<sup>[27-30]</sup>。我们早期用 C毒素分别处理 20种基因型 C N细胞质的离体根冠活细胞, 结果表明, 两者的细胞死亡百分率, C为  $19.46 \pm 4.43$  N为  $7.27 \pm 1.92$  差异极显著<sup>[10]</sup>。

那么, 以上各种形式的细胞死亡, 有无凋亡?

细胞凋亡受其体内一系列信号所激活或抑制。研究表明, 植物被病原物侵染后所引起的细胞死亡, 如上述的过敏反应便是凋亡的一种类型。它通过“失绿”, 自我牺牲被感染的细胞而体现保存整体植株的防御功能。Wang等<sup>[15]</sup>证实, 抗病植株的 HR反应具有细胞凋亡 (Apoptosis) 的典型特征。但在玉米叶片上尚未见到直接的试验证据。我们早期的试验表明, 经 Hoechst33342 染色, HMC毒素处理根冠细胞 1、3和 6 h后分别统计细胞凋亡率, 其平均值 CB37为 6.42%, NB37为 3.14%, 两者相差 2.04倍<sup>[31]</sup>。李秀丽、马春红等近期用 Hoechst33258 染色, 观察根冠细胞的最大凋亡率, CB37为 74.5%, NB37为 30.7%, 差值达 43.8%。以上结果均直观逆境胁迫因子病原菌毒素诱导玉米细胞凋亡, 由于所用 HMC毒素对 CB37产生专效性毒害, C毒素对 C细胞质敏感, 故其细胞凋亡率远远高于其正常细胞质 NB37。专效性毒素对玉米同核异质体自交系在细胞凋亡上产生不同的病理反应尚未见我实验室以外的文献报道。

本研究表明: 本试验采用离体根冠活细胞测定法。试验证明: 玉米的根冠细胞在刚分离下来时有 98% ~ 100% 是存活的, 离体后 12 h内存活率也基本上维持在 80% 以上。由于单个细胞对病菌毒素的反应灵敏, 因而精确度高, 且简便易行, 可以重复。当通过荧光显微观察, 凋亡细胞核特征性形态清晰可辨。

本试验经多次重复观察, HMC毒素处理 C N细胞质的根冠细胞后, 0 h时, 均只有个别极少数细胞凋亡; 1 h时, C细胞质的细胞凋亡数明显高于 N

细胞质。

本试验记载了玉米根冠细胞凋亡的具体荧光显微过程, 图片清晰可见。

## 参考文献:

- [1] Miller R J, Koeppe D E. Southern corn leaf blight: Susceptible and resistant mitochondria [J]. Science, 1971, 173: 67—69.
- [2] Bhullar B S, Day J M, Rehfeld D W. Inhibition of Dark CO<sub>2</sub> fixation and Photosynthesis in leaf discs of corn susceptible to the host specific toxin produced by *Helmintosporium maydis* race T [J]. Plant Physiology, 1975, 56: 1—7.
- [3] 王立安, 赵俊霞, 马春红, 等. 玉米根冠脱落细胞中微丝分布的荧光显微观察 [J]. 实验生物学报, 2003, 36(2): 149—154.
- [4] 王立安, 马春红, 赵俊霞, 等. HMC毒素对 C型不育玉米根冠细胞原生质体及微丝分布的影响 [J]. 植物病理学报, 2003, 33(3): 225—228.
- [5] Snedgarp-Peterson V, Nelson R R. The production of a host specific pathotoxin by *Cochliobolus heterostrophus* [J]. Canadian Journal of Botany, 1969, 47: 951—957.
- [6] Lin S M, Hooker A L, Smith D R. Use of *Helmintosporium maydis* race T pathotoxin to determine disease reaction of germinating corn seed [J]. Agronomy Journal, 1971, 63: 712—713.
- [7] Hawes M C. Technique for using isolated corn root cap cells in a simple quantitative assay for the pathotoxin produced by *Helmintosporium maydis* race T [J]. Phytopathology, 1983, 73(8): 1184—1187.
- [8] 张利辉, 邢继红, 董金皋. 玉米大斑病菌 2号小种毒素的生物测定与组分分析 [J]. 河北农业大学学报, 2001, 24(1): 42—45.
- [9] 郑秋玲, 顾梦贤. 稻瘟病毒毒素对水稻根冠细胞的影响 [J]. 华北农学报, 1991, 6(2): 108—111.
- [10] 郭兰凯, 刘俊芳, 马春红, 等. HMC对雄花不育及正常细胞质玉米根冠活细胞的影响 [J]. 中国农业科学, 1989, 22(3): 94—95.
- [11] 戴广辉, 刘俊芳, 李延增, 等. 棉花黄萎病抗病性鉴定新方法探讨 [J]. 华北农学报, 1989, 4(4): 92—97.
- [12] 郭兰凯, 刘俊芳, 马春红, 等. HMC毒素对雄花不育及正常细胞质玉米根冠细胞的影响 [J]. 作物学报, 1991, 17: 54—57.
- [13] 刘克明, 吴全安, 刘俊芳, 等. 玉米小班病菌三个生理小种生物学特性比较的初步研究 [J]. 华北农学报, 1989, 4(2): 74—78.
- [14] 周建华, 丛国正, 高闪电, 等. 细胞凋亡的研究进展 [J]. 生物技术通讯, 2008, 19(2): 274—276.
- [15] Wang H, Li J, Boscock R M, et al. Apoptosis: A functional paradigm for programmed plant cell death induced by a host selective Phytoxin and invoked during development [J]. Plant Cell, 1996, 8(3): 375—391.
- [16] 宁顺斌, 宋运淳, 王玲. 低温胁迫诱导玉米根尖细胞凋亡的形态和生化证据 [J]. 植物生理学报, 2000, 6(3): 189—194.
- [17] Jonathan D Walton. Host selective toxins: agents of compatibility [J]. Plant Cell, 1996, 8: 1723—1733.
- [18] Scheffer R P. Role of toxins in evolution and ecology of plant pathogenic fungi [J]. Experientia, 1991, 47: 804—811.
- [19] 崔洋, 刘克明, 魏建昆. 玉米小班病菌 C小种毒素的分离、纯化及其植物病理反应 [J]. 植物病理学报, 1991, 21(3): 187—191.
- [20] 范尉尉, 陈霞, 马春红, 等. 大丽轮枝菌粗毒素在棉花根冠细胞生物学测定方法上的研究 [J]. 华北农学报, 2006, 21(1): 55—58.
- [21] 潘耀谦, 于艳, 夏志平. 检测细胞凋亡的常用方法 [J]. 动物医学进展, 2001, 22(2): 32—36.
- [22] 金钢, 叶建仁. 植物细胞程序性死亡 (PCD) 分析测试方法的发展 [J]. 山西农业大学学报, 2006, 26(2): 113—118.
- [23] 鄂征. 组织培养技术 [M]. 第2版. 北京: 人民卫生出版社, 1986: 202—204.
- [24] Meehan F, Murphy H C. Differential Phytotoxicity of metabolic by-products of *Helmintosporium victoriae* [J]. Science, 1947, 106: 270—271.
- [25] Yoder O C. Toxins in pathogenesis [J]. Annual Review of Phytopathology, 1980, 8: 103—129.
- [26] 王敬文, 薛应龙. 植物苯丙氨酸解氨酶的研究 III: 玉米小班病菌 T小种和大斑病菌毒素对苯丙氨酸解氨酶 (PAL) 的刺激作用 [J]. 植物生理学报, 1982, 8(3): 237—244.
- [27] 马春红, 商闯, 贾银锁, 等. HMC毒素培养滤液诱导 C103玉米抗小班病的研究 [J]. 中国农业科学: 英文版, 2006, 5(9): 678—684.
- [28] 马春红, 翟彩霞, 王立安, 等. 玉米小班病菌 T小种培养滤液对玉米抗病性的诱导 [J]. 华中农业大学学报: 自然科学版, 2008, 27(5): 590—596.
- [29] 商闯, 贾银锁, 马春红, 等. HMC毒素培养滤液对专化寄主玉米叶片诱导抗病性及相关酶的影响 [J]. 中国农业科学, 2008, 41(12): 4307—4313.
- [30] 商闯, 马春红, 贾银锁, 等. 低浓度玉米小班病菌 C小种毒素培养滤液诱导寄主抗性的研究 [J]. 华北农学报, 2008, 23(2): 198—204.
- [31] 商闯, 贾银锁, 侯立白, 等. 玉米离体根冠细胞凋亡的荧光显微观察 (简报) [J]. 分子细胞生物学报, 2008, 41(4): 329—334.