

## 链格孢菌蛋白激发子对棉花主要性状及相关酶变化的研究

张志刚<sup>1,2,3</sup>, 邱德文<sup>2\*</sup>, 官春云<sup>1</sup>, 梅正鼎<sup>3</sup>, 杨晓萍<sup>3</sup>, 刘开智<sup>3</sup>, 贺云新<sup>3</sup>

(1. 湖南农业大学农学院,长沙 410128;2. 中国农业科学院植物保护研究所,北京 100081;

3. 湖南省棉花科学研究所,常德 415101)

**摘要:**研究了链格孢菌蛋白激发子粗提蛋白液对棉花主要性状及相关酶变化的影响。结果表明,链格孢菌蛋白激发子诱导后,显著提高了棉花成铃数且不同程度提高了株高、铃重、衣指、子指和衣分,降低了铃壳重,促进棉花早熟,获得了较好的产量。以浸种处理的子、皮棉产量最高,分别达到 3800.6 kg·hm<sup>-2</sup>、1598.2 kg·hm<sup>-2</sup>,比对照提高了 22.15%、26.11%;从纤维品质来看,适时适度喷施棉株,纤维各个指标得到了明显的改善,尤以浸种十现蕾期喷雾处理的综合值最高,比对照提高了 6.1%;从生理生化活性来分析,链格孢菌蛋白激发子诱导后 POD、NR、SOD 活性及 MDA 含量均有不同程度的变化,POD、NR 及 SOD 活性增强,而 MDH 活性降低。在此基础上对链格孢菌蛋白激发子诱导棉株生长及提高棉纤维品种的可能机制作了探讨。

**关键词:**蛋白激发子;链格孢菌;棉花;纤维品质;生物学特性

**中图分类号:**S562.03 **文献标识码:**A

**文章编号:**1002-7807(2008)03-0186-06

## Effect of Protein Elicitor from *Alternaria Tenuissima* on Main Characters of Cotton and Enzymatic Protection System of Plant

ZHANG Zhi-gang<sup>1,2,3</sup>, QIU De-wen<sup>2\*</sup>, GUAN Chun-yun<sup>1</sup>, MEI Zheng-ding<sup>3</sup>, YANG Xiao-ping<sup>3</sup>, LIU Kai-zhi<sup>3</sup>, HE Yun-xin<sup>3</sup>

(1. Hunan Agriculture University, Changsha 410128, China; 2. Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China; 3. Hunan Cotton Research Institute, Changde 415000, China)

**Abstract:** The effect of protein elicitor from *Alternaria tenuissima* on cotton fiber quality and biological characteristic of plant is described. By analyzing the main agronomic and economical characters, the boll number was significantly promoted by *Alternaria* protein elicitor. The plant height, weight of single bell, lint-index, seed-index and lint-percent were increased in different degrees, whereas the weight of single boll hull was decreased. The protein elicitor promoted cotton plant to be precocious, and increased cotton yield. By the treatment of soaking seeds, the unginned-yield and lint-yield reached 3800.6 kg·hm<sup>-2</sup> and 1596.2 kg·hm<sup>-2</sup>, respectively, which were 15.12% and 17.19% higher than those of control. As to the fiber quality, many parameters were remarkably improved by applying the protein activator at the right moment with the appropriate concentration. The treatment of soaking seeds plus spraying at bud period had the top comprehensive value, which was 6.1% higher than that of control. In the aspect of biological characteristic, the results showed that *Alternaria* protein elicitor influenced enzyme activity of POD, NR, SOD, and MDH in various degrees. POD, NR, and SOD increased in all treatments, while MDA decreased. Based on the above results, possible role

**收稿日期:**2007-04-15 **作者简介:**张志刚(1975-),男,博士,zhangzhig@126.com; \* 通讯作者, dewenqiu@hotmail.com

**基金项目:**国家 973 重点基础研究发展计划项目(2003CB114204)、国家 863 重点基础研究发展计划项目(2003AA241130)

of inducing the plant growth and enhancing the cotton fiber quality with *Alternaria* protein elicitor was discussed.

**Key words:** protein elicitor; *Alternaria tenuissima*; cotton; fiber quality; biological characteristic

激发子(elicitor)是一类对病原菌无直接毒杀作用而可诱导植物产生多重防御反应的化合物。能模拟病原菌和植物的相互作用,诱导植物产生防卫反应。开展病原菌激发子与植物相互作用关系及其机理的研究具有重要意义<sup>[1-2]</sup>。自 Eden 公司利用 *Ewinia amylovora* 中提取的 Harpin 蛋白激发子成功开发出 Messenger<sup>[3-4]</sup>,用于多种病虫害的防治以来,激发子已成为抗病性研究的热点问题。国内外已有多人从多种病原菌中分离纯化出蛋白激发子,如从 *Phytophthora* spp. 和 *Pythium* spp. 中提取的 Elicitin<sup>[5]</sup>,从 *P. boehmeriae* 中提取的 PB90 等<sup>[6]</sup>。Kano 等和 Schaf-frath 等分别用稻瘟菌来源的糖蛋白激发子处理水稻叶片,发现可诱导叶片不同抗性反应的发生<sup>[7]</sup>。国内毕咏梅等从稻瘟病菌细胞壁及培养滤液中获得抽提物处理水稻,对水稻苯丙烷类途径酶类和绿原酸具有诱导作用<sup>[8]</sup>。相对而言,从链格孢菌获得的纯化激发子与植物相互作用方面的研究很少。笔者所在研究室首次从多种病原真菌中分离出一类新型蛋白激发子,被命名为链格孢菌蛋白激发子。分析表明其氨基酸和基因的序列完全不同于过敏蛋白和隐地蛋白,是一种全新的蛋白,专利号为 ZL011286660。目前此类新型蛋白激发子的研究工作处于发展阶段。田间试验表明,该蛋白对植物病毒病的诱抗效果达 72.87%,略优于常规的抗病毒剂;对白菜不仅具有明显的抗病增产作用,同时能大幅度改善品质<sup>[9-11]</sup>。为了系统地研究链格孢菌蛋白激发子的诱导效果及作用机理,本文以棉花为研究对象,从生长和生理生化方面探讨了链格孢菌蛋白激发子促进生长发育等生物学功能的机理,为田间施用提供依据。

## 1 材料和方法

供试棉种湘杂棉 3 号 F<sub>1</sub> 为湖南省棉花科学研究所提供;链格孢蛋白激发子粗提液的浓度为 6 g · L<sup>-1</sup>,保存于 -20℃ 冰箱中,使用前配成 3 mg · L<sup>-1</sup>。

试验设 6 个处理:1)浸种;2)浸种+幼苗期喷雾;3)浸种+蕾期喷雾;4)浸种+初花期喷雾;5)初花期喷雾;6)清水对照(CK),浸种与喷雾浓度

均为 3 mg · L<sup>-1</sup>。试验在 2004 年预备试验的基础上于 2005 年在湖南省棉花科学研究所试验基地进行。土壤肥力中等,采用营养体育苗,4 月 15 日播种,5 月 10 日移栽。随机区组排列,密度为每公顷 2.4 万株,设 4 次重复,4 行区,共 24 个小区,小区面积为 20 m<sup>2</sup>,按随机区组设计,移栽期及田间管理,除严格按照试验设计不同处理分别实施外,均按高产、高效管理。

于 7 月 15 日、8 月 15 日、9 月 15 日对每小区调查 20 株的单株成铃数、吐絮率。分小区采摘实收计产,收获计产截至 11 月 30 日。每小区收获中部正常吐絮的棉铃 100 个,供室内考种,考查单铃重、子指、单铃壳重、衣指、衣分。同时,取 20 g 皮棉送中国农业科学院棉花研究所农业部纤维检验室测试中心,用美国 HVI900 测试系统按规范测量其纤维长度、整齐度、比强度、麦克隆值、反射率和纺纱均匀性指数,每项指标重复测量三次取平均值。

纤维品质多目标综合值综合评价<sup>[12]</sup>。由于表示纤维品质的 6 个指标量各不一,难以进行直接加权比较,为此,利用 DPS 数据处理系统对棉纤维的长度、比强度、整齐度、伸长率、麦克隆值、纺纱指数数据进行标准化处理。

$$X_{i(k)} = (X_{i(k)} - X_i) / S_i$$

$X_{i(k)}$  为原始数据标准化处理结果; $X_{i(k)}$  为各原始数据;

$X_i$  为同一性状平均值; $S_i$  为同一性状标准差。

根据对纤维品质的重要性,将 6 个评价指标进行排序,从大到小依次为:比强度、长度、麦克隆值、纺纱均匀性指数、反射率、整齐度。

根据二项式系数法确定各指标的权重系数  $W_i$ :

$$W_i = 1/2^m \cdot C_m^{i-1}$$

式中  $W_i$  表示第  $i$  个目标的权重系数。其中  $W_1$ 、 $W_2$ 、 $W_3$ 、 $W_4$ 、 $W_5$ 、 $W_6$  分别代表比强度、长度、麦克隆值、纺纱均匀性指数、反射率、整齐度。

$$W_1 = 0.3125, W_2 = 0.3125,$$

$$W_3 = 0.15625, W_4 = 0.15625,$$

$$W_5 = 0.03125, W_6 = 0.03125$$

计算第  $j$  个方案的得分数:

$$\text{按 } U_{j(x)} = \sum_{i=1}^n W_i \cdot r_{ij} \quad (j=1, 2, \dots, n)$$

生物学活性测定。在7月15日取主茎上长势基本一致、无病虫害的功能叶，将叶片洗净，吸干水，去中脉，准确称重后参照张志良、李合生等方法<sup>[13-14]</sup>进行测定。其中，过氧化物酶(POD)活性测定采用愈创木酚法；超氧化物歧化酶(SOD)活性测定采用NBT法；丙二醛(MDA)含量测定采用TBA法；离体法测定硝酸还原酶(NR)。

本研究采用的数据统计系统有：Excel2000，DPSV8.1数据处理系统。

## 2 结果分析

### 2.1 对主要农艺性状与经济性状的影响

**2.1.1 链格孢菌蛋白激发子对株高的影响。**从图1可知，链格孢菌蛋白激发子诱导后在一定时期内对株高有明显的促进作用，7月15日与8月15日均达到了显著水平，其F值分别为23.678、3.525。就不同生育时期来分析，7月15日以处理4的株高最高，为(97.25±4.41)cm；比对照提高了33.11%；8月15日以处理2的株高最高，为(139.8±4.91)cm，而9月15日各个处理经链格孢菌蛋白激发子诱导后与对照相比均没有达到显著水平，这可能与湖南特殊的气候环境与棉花的生育特性有关。

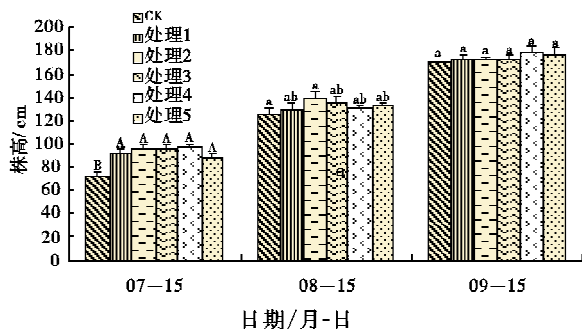


图1 链格孢菌蛋白激发子对株高的影响  
Fig.1 Effect of protein elicitor from *Alternaria tenuissima* on shoot height

**2.1.2 链格孢菌蛋白激发子对成铃数的影响。**从图2可知，链格孢菌蛋白激发子诱导后对成铃数有显著提高且都达到极显著水平，其F值分别为6.015、4.797、12.062。特别是9月15日调查分析表明诱导后各个处理的均值为38.95个，比对照提高了29.60%。其中，处理1、2、3、4、5分别提高了38.94%、33.42%、31.29%、23%和21.60%。

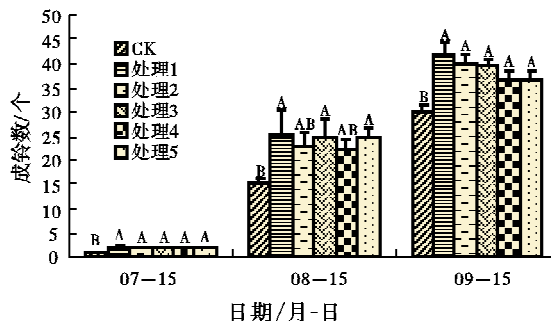


图2 链格孢菌蛋白激发子对单株成铃数的影响  
Fig.2 Effect of protein elicitor from *Alternaria tenuissima* on the number of boll per cotton plant

**2.1.3 链格孢菌蛋白激发子对吐絮率的测定。**从图3可知，链格孢菌蛋白激发子诱导后显著促进了棉花吐絮，获得了较好的霜前产量，各个时期均达到了极显著水平，其F值分别为19.184、4.853、6.67、10.248。除了8月15日调查结果外，其余均以处理1的吐絮率最高，分别比对照提高了66%、21.26%和17.35%。就霜前花率(10月20日)来说，其均值为60.67%，比对照提高了14.75%。其中处理1、2、3、4、5分别提高了21.26%、15.15%、19.46%、12.09%和15.34%。

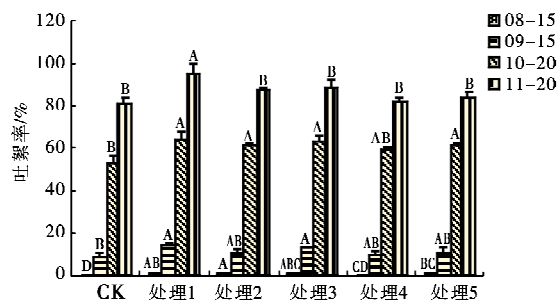


图3 链格孢菌蛋白激发子对吐絮率的影响  
Fig.3 Effect of protein elicitor from *Alternaria tenuissima* on spitting garrulous ratio

**2.1.4 链格孢菌蛋白激发子对主要经济性状的影响。**从图4分析可知，除衣指达到极显著水平外(F值为8.608)，其余指标均没有达到显著水平。从单铃壳重来分析，诱导后各个处理均降低了单铃壳重，以处理4的诱导效果最显著，比对照降低了1.38%；而单铃重、衣指、子指、衣分诱导后均有不同程度提高，分别比对照提高了3.08%、7.02%、4.58%、1.67%，但差异不显著。

**2.1.5 链格孢菌蛋白激发子对子、皮棉产量的影响。**从图5可知，利用DPS数据处理系统分析表明不同处理之间子棉产量达到了显著水平，F值为4.819，而皮棉产量则达到了极显著水平，F值为6.346。其中子、皮棉产量均以处理1最高，分别达到3800.6 kg·hm<sup>-2</sup>、1598.2 kg·hm<sup>-2</sup>，分别

比对照提高了 22.15%,26.11%。其产量大小顺序为处理 1>处理 2>处理 3>处理 5>处理 4>CK,其提高幅度为 7.34%~22.15%。

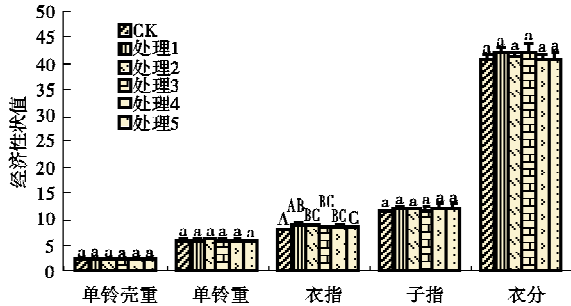


图 4 链格孢菌蛋白激发子对主要经济性状的影响  
Fig. 4 Effect of protein elicitor from *Alternaria tenuissima* on economic characters

2.2 链格孢菌蛋白激发子对纤维品质性状的影响

2.2.1 链格孢菌蛋白激发子对主要纤维品质指标影响。从表 1 可知,长度、整齐度、比强度、麦克隆值、反射率、纺纱均匀性指数均达到了显著水平。就主要指标分析来看,链格孢菌蛋白激发子适时适度喷施棉株,纤维各个指标得到了明显的改善,其中长度、整齐度、纺纱均匀性指数均以处

表 1 对纤维品质主要指标各个指标的平均测量

Table 1 Average data of various treatment with *Alternaria spp* protein elicitor on fiber quality

处理	长度/mm	整齐度/%	比强度/(g·tex <sup>-1</sup> )	麦克隆值	反射率/%	纺纱均匀性指数
CK	29.4±0.1b	83.47±0.29b	27.8±0.1b	5.53±0.06a	75.43±0.6c	157.33±0.58c
1	30.1±0.46ab	84.6±0.7ab	30.53±2.05ab	5.37±0.15ab	76.63±0.25abc	167.0±9.54ab
2	30.53±0.55a	84.87±1.01ab	29.8±0.61a	5.33±0.15ab	77.5±0.56a	168.0±0.57ab
3	30.7±0.36a	85.73±0.45a	29.9±0.98a	5.33±0.06ab	75.6±0.78bc	171.67±4.16a
4	29.93±0.25ab	84.23±0.35ab	28.97±0.23ab	5.20±0.10ab	76.9±0.46ab	162.33±1.15bc
5	30.0±0.4ab	84.57±0.64ab	29.13±0.86ab	5.17±0.12b	75.53±0.35c	163.67±0.58abc

2.2.2 对纤维品质指标综合评价的研究。棉花纤维品质是一个综合指标,不能单凭一个指标的好坏对其进行评价。因此,为了获得链格孢菌蛋白激发子提高棉纤维品质的最佳处理方式,必须对纤维品质指标进行综合评价,再择优处理进行推广。从图 6 可知,链格孢菌蛋白激发子不同处理对棉花纤维品质指标综合评价值的影响有一定差异,每个处理的综合评价值均比对照高。浸种+现蕾期喷雾处理(处理 3)的综合值最高,为 0.8659,比对照提高了 6.1%;其次为浸种处理(处理 1),比对照提高了 5.59%。不同处理综合值大小顺序为处理 3>处理 1>处理 2>处理 5>处理 4>CK。

2.3 链格孢菌蛋白激发子对生物学活性及功能的分析

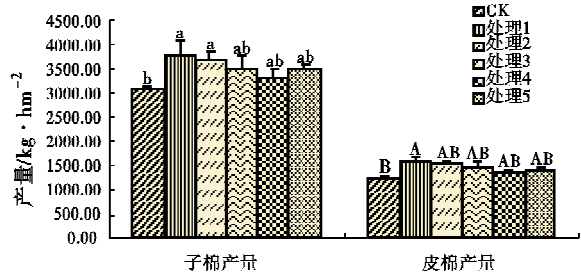


图 5 不同处理子皮棉产量的平均测量值  
Fig. 5 Effect of protein elicitor from *Alternaria tenuissima* on gross/lint yield

理 3 的诱导效果最明显,均值分别达到(30.7±0.36) mm、(85.73±0.45)%、171.67±4.16,分别比对照提高了 4.42%,2.71%,9.11%。即浸种+蕾期喷雾能明显改善长度、整齐度、纺纱均匀性指数;比强度以处理 1 的诱导效果最明显,均值为(30.53±2.05)g·tex<sup>-1</sup>,比对照提高了 9.82%,即浸种是影响比强度的最有效方式;麦克隆值以处理 5 的诱导效果最好,均值为 5.17±0.12,比对照降低了 6.97%,即初花期喷雾能使麦克隆值降低,超着优质方向改善。

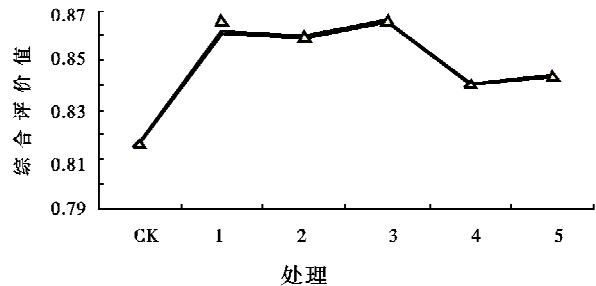


图 6 链格孢菌蛋白激发子对纤维品质指标综合评价值的影响

Fig. 6 Comprehensive evaluation data of various treatment with *Alternaria spp* protein elicitor on fiber quality

生物体的生长是一系列酶共同作用的结果。从表 2 分析可知,棉株体内的 POD、SOD、MDA、NR 经链格孢菌蛋白激发子诱导后均达到了极显著水平。植物体内 SOD 和 POD 是内源活性氧清除剂的重要酶类,在本试验范围内,POD 以处理 2

最高,比对照提高了 65.13%; SOD 以处理 1 的值最高,比对照提高了 25.01%。说明链格孢菌蛋白激发子诱导后,其体内酶活性增强,从而氧化某些酚类、芳香胺和抗坏血酸等一些还原性物质且能及时排除有害自由基对植物结构、功能等的破坏作用,促进了棉株的新陈代谢,棉株的抗衰老能力强,叶功能期长,使植株生长旺盛有利其获得高产;NR 是植物体内硝酸盐同化的关键酶,在体内 N 素代谢中起重要作用,它直接影响植物的生长发育和作物的产量及品质。在本试验范围内,

诱导后显著提高其活性,尤以处理 1 的处理方式最明显,比对照提高了 58.95%。同时,在本试验范围内,链格孢菌蛋白激发子诱导处理均能不同程度降低 MDA 值,其中处理 3 的均值仅为  $(2.814 \pm 0.0909) \mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ ,比对照降低了 25.23%。这表明链格孢菌蛋白激发子处理棉种均能显著降低 MDA 值。而对照的 MDA 值明显较高,说明其保护酶系统已无力清除自由基,细胞膜受到严重伤害,这可能是对照农艺性状较差的重要生理基础。

表 2 对主要生理指标的平均测量值

Table 2 Average data of various treatment with *Alternaria* spp protein elicitor on physiology quality

处理	POD/[ $\text{U} \cdot (\text{g} \cdot \text{min})^{-1}$ ]	SOD/[ $\text{U} \cdot (\text{mg} \cdot \text{min})^{-1}$ ]	MDA/( $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ )	NR/[ $\mu\text{g} \cdot (\text{g} \cdot \text{h})^{-1}$ ]
CK	304±2.2E	302.66±3.77D	3.5241±0.0457A	106.3±1.41E
1	491.31.4B	378.36±0.43A	3.1917±0.0994B	168.96±2.3A
2	502±1.1A	349.82±2.85C	3.1894±0.1771B	155.58±1.68B
3	385.3±3.5C	362.85±2.98B	2.814±0.0909C	123.05±2.07C
4	369.3±0.4D	359.01±2.02B	3.2443±0.0535AB	126.63±0.87C
5	386±2.1C	374.85±3.18A	3.2443±0.1326AB	113.96±2.87D

### 3 小结与讨论

#### 3.1 链格孢菌蛋白激发子对主要性状的影响

过敏蛋白(harpin)和隐地蛋白(elicitin)等具有诱导激活植物自身的生长和防御系统的功效,并已得到普遍的认同<sup>[15-16]</sup>。它们都是胞外的分泌蛋白,其来源分别是原核生物与属于低等真菌的卵菌纲。而植物链格孢菌蛋白激发子是从真菌中分离得到的一种胞内可溶性蛋白,是完全不同于 harpin 和 elicitin 的新型蛋白激发子。本试验表明,链格孢菌蛋白激发子诱导后显著提高了棉株成铃数且不同程度提高了单铃重、衣指、子指和衣分,降低了单铃壳重,特别是促进棉花早熟,获得了较好的霜前花产量。这就可能说明链格孢菌蛋白激发子主要通过激活植物体内一系列代谢调控,促进植物根茎叶生长和叶绿素含量提高,从而达到提高作物产量的目的,为高产奠定了基础。

#### 3.2 链格孢菌蛋白激发子对产量与品质的影响

在试验范围内,链格孢菌蛋白激发子诱导后均显著提高子、皮棉产量和明显改善纤维品质。其中,浸种、浸种+幼苗期喷施处理对产量的诱导效果比较明显,浸种+现蕾期喷雾处理对纤维的诱导效果相对显著。两者达到最优的处理方式存在一定的差异,这可能与纤维品质形成的机制有关,其原因还需进一步进行探讨。故链格孢菌蛋

白激发子的诱导的适当时期还应根据所追求的目标不同而调整。

#### 3.3 链格孢菌蛋白激发子对相关酶活性的影响

以 SOD、POD 为主的保护酶系统组成一个清除活性氧的防御过程,使活性氧的产生和清除处在平衡状态,起到保护作用。本试验表明:经链格孢菌蛋白激发子诱导后,显著提高了 SOD、POD 酶的活性。这说明经链格孢菌蛋白激发子浸种处理后,由此造成细胞内氧化还原态势的改变和下游信号转导的活化,从而使许多跟氧化还原反应有关的基因表达被加强,从而使体内 SOD、POD 活性升高。说明可能与来自植物病原细菌的过敏蛋白和来自植物病原疫霉菌的隐地蛋白具有同样的激活植物自身的生长和防御系统的功效。同时,链格孢菌蛋白激发子诱导后均能促进 NR 活性,催化植物体内的硝酸还原反应,将硝酸盐还原为亚硝酸盐,提高了植物对氮素的利用率,从而达到促进生长与改善品质的目的。

用链格孢菌蛋白激发子诱导后,棉株叶片的酶的活性都有明显的变化,这可能是链格孢菌蛋白激发子影响细胞内微环境的氧化还原状态激发体内保护酶体系。至于酶活增加,是链格孢菌蛋白激发子从基因水平上促进酶的生物合成,增加酶浓度,还是链格孢菌蛋白激发子本身刺激酶的活性,尚待进一步研究。同时,这些酶的变化还受

到各种环境因素的影响。限于实验条件和时间,生理机理研究实验仅以湘杂棉 3 号为试验材料,其试验结果和相关结论能否推及其它棉花品种还需要进一步研究探讨。

#### 参考文献:

- [1] 范 军,彭友良. 水稻悬浮细胞中稻瘟菌激发子诱导性受体类似激酶 cDNA 的克隆及特征分析[J]. 植物病理学报,1999,29(3):235-241.
- [2] ARASE S, Katsuka M, Itoi S. Some observations on hyphal growth and host responses in leafsheath of rice cultivars inoculated with *Pyricularia fungi*[J]. Ann Phytopathol SocJpn,1983,49: 698-703.
- [3] 张志刚,邱德文,杨秀芬,等. 链格孢菌蛋白激发子诱导棉苗基因表达差减文库构建及 EST 分析[J]. 棉花学报,2007,19(4):248-254.
- [4] WEI Z M, Laby R J, Zumoff C H, et al. Harpin, elicitor of the hypersensitive response produced by the plant pathogen *Erwinia amylovora*[J]. Science, 1992,257(5066):85-88.
- [5] RICCI P, Bonnet P, Huet J C, et al. Structure and activity of proteins from pathogenic fungi *Phytophthora* eliciting necrosis and acquired resistance in tobacco[J]. J Eur Biochem, 1989, 183:555-563.
- [6] WANG Y C, Hu D W, Zhang Z G, et al. Purification and immunocytolocalization of a novel *Phytophthora boehmeriae* protein inducing the hypersensitive response and systemic acquired resistance in tobacco and Chinese cabbage [J]. Physiol & Mol Plant Pathol, 2003, 63: 223-232.
- [7] BRADFORD M M. A rapid and sensitive method after the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding[J]. Anal Biochem, 1976,72:248-252.
- [8] BI Y M, Ouyang G C. Induction effects of elicitor from *Pyricularia oryzae* on enzymes of phenylpropane pathway and chlorogenic acid[J]. Plant Physiol Commun,29(3):10-20.
- [9] 邱德文. 微生物蛋白农药研究进展[J]. 中国生物防治,2004,20(2):91-94.
- [10] 邱德文. 植物用多功能真菌蛋白质[P]. 中国, CNI344727A, 2002.
- [11] 邱德文,杨秀芬,刘 峥,等. 植物交链孢菌蛋白激发子对白菜生长和品质的影响[J]. 中国生物防治, 2005,21(增刊):183-186.
- [12] 陈金湘. 农业系统工程学[M]. 长沙:湖南科技出版社,2001.
- [13] 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,2003.
- [14] 张志良,吴兴耀. 植物生物化学技术和方法[M]. 北京:农业出版社,1986:60-61.
- [15] DEWEN Q, Clayton K, Wei Z M. Effects of Messenger on plant growth & disease resistance in cucumber and strawberry[J]. Phytopathology, 2002, 92(6):67-69.
- [16] KAMOUN S, Young M, Glascock C B, et al. Extracellular protein elicitors from *Phytophthora*: host-specificity and induction of resistance to bacterial and fungal phytopathogens[J]. Mol Plant Microbe Interact,1993,6:15-25. ●