

王珊珊, 乜兰春, 李 潘, 等. 植物病原真菌毒素的分类、致病机制及应用前景[J]. 江苏农业科学, 2019, 47(3): 94–97.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2019.03.022

植物病原真菌毒素的分类、致病机制及应用前景

王珊珊, 乜兰春, 李 潘, 王 政

(河北农业大学园艺学院/河北省蔬菜种质创新与利用重点实验室/河北省蔬菜产业协同创新中心, 河北保定 071000)

摘要: 研究植物病原真菌毒素及其致病机制, 对于了解植物与病原互作具有重要意义。从植物病原真菌毒素的分类、致病机制、分离纯化、应用前景等方面综述植物病原真菌毒素研究的最新进展, 对今后植物病原真菌毒素的研究具有重要的参考价值。

关键词: 植物病原菌; 真菌毒素; 分类; 致病机制; 分离纯化; 应用前景; 研究思路

中图分类号: S182 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2019)03-0094-04

病菌毒素是在植物病原菌代谢过程中产生的对植物有害的非酶类化合物, 它能在很低的浓度范围内破坏植物的正常生理功能^[1]。自从菊池链格孢菌毒素被首次报道以来^[2], 尤其在维多利亚毒素被报道以后, 国内外植病学者开始对许多病原菌产生的毒素展开研究。植物病原真菌毒素的作用机制复杂, 它主要是作用于寄主植物的细胞质膜、线粒体和叶绿体等细胞结构, 从而破坏和干扰寄主植物的代谢; 此外, 它还会抑制寄主植物蛋白质和核酸的合成, 从而导致寄主植物生理失调、细胞死亡以至整个植株死亡。研究病原真菌毒素及其致病机制, 对于了解寄主与病原互作, 以及利用病菌毒素进行植物抗病性鉴定、抗病突变体筛选和病害防治等都具有重要意义。本文从植物病原真菌毒素的分类、致病机制、分离纯化及应用前景等方面进行综述, 以期对今后病原真菌毒素致病机制的研究提供思路。

1 植物病原真菌毒素的分类

真菌毒素可根据对寄主植物的特异性作用分为寄主专化性毒素(host-selective toxin, 简称 HST) 和非寄主专化性毒素(non-host-selective toxin, 简称 NHST)。

收稿日期: 2017-10-22

基金项目: 河北省现代农业产业技术体系蔬菜创新团队项目(编号: HBCT2013050201)。

作者简介: 王珊珊(1991—), 女, 河北邢台人, 硕士研究生, 主要从事蔬菜逆境生理与分子生物学研究。E-mail: 15028256911@126.com。

通信作者: 乜兰春, 博士, 教授, 博士生导师, 主要从事蔬菜生理生态及生长调控研究。E-mail: 13784960296@139.com。

1.1 寄主专化性毒素

HST 是由病原微生物产生的代谢产物, 它对寄主植物具有特异性生理活性和高度专化性作用。HST 对寄主选择性强, 例如草莓黑斑病病菌所产生的 AF-毒素只对 Morioka-16 草莓和 Nijisseiki 梨具有致病作用; 此外, 北美燕麦疫病病菌产生的 HV-毒素和玉米小斑病病菌产生的 HMT-毒素也都属于寄主专化性毒素, 它们不仅对寄主植物的致病性强, 而且对寄主有专一性。目前, 已报道了棒孢霉属、长蠕孢属、刺盘孢属、镰刀菌属、叶点菌属、链格孢属等 9 个真菌属的 21 种植物病原真菌可产生寄主专化性毒素^[3]。它们分别为燕麦维多利亚疫病病菌毒素(HV-毒素)、玉米圆斑病病菌毒素(HC-毒素)、甘蔗眼斑病病菌毒素(HS-毒素)、玉米小斑病病菌 T 小种毒素(HMT-毒素)、玉米小斑病病菌 C 小种毒素(HMC-毒素)、玉米大斑病病菌毒素(HT-毒素)、日本梨黑斑病病菌毒素(AK-毒素)、苹果斑点落叶病病菌毒素(AM-毒素)、柑橘褐斑病病菌毒素(ACT-毒素)、番茄茎枯病病菌毒素(AAL-毒素)、草莓黑斑病病菌毒素(AF-毒素)、粗皮柠檬褐斑病病菌毒素(ACR-毒素)、白菜黑斑病病菌毒素(AB-毒素)、高粱买罗病病菌毒素(PC-毒素)、玉米叶枯病病菌毒素(PM-毒素)、番茄轮斑病病菌毒素(CC-毒素)、小麦褐斑病病菌毒素(PTR-毒素)、烟草萎蔫病病菌毒素(FON-毒素)、大豆褐斑病病菌毒素(SG-毒素)、欧洲梨褐斑病病菌毒素(PT-毒素)、烟草赤星病病菌毒素(AT-毒素)等。

1.2 非寄主专化性毒素

NHST 是由病原菌产生的代谢产物, 它对寄主或非寄主植物都具有生理活性和非专化性作用。目前, 已发现了 60 多种寄主非专化性毒素。其中, 研究报道的非寄主专化性毒素大多为镰刀菌属、尾孢菌属、轮枝孢属、梨孢属、疫霉属、核盘

效果研究[J]. 现代农业科技, 2017(1): 100–108.

[6] 农业部农药检定所生测室. 农药田间药效实验准则(一)[M]. 北京: 中国标准出版社, 1994.

[7] 章烈辉, 刘占山, 肖启明, 等. 我国水稻病虫害综合防治技术研究现状及发展建议[J]. 中国稻米, 2009(1): 6–9.

[8] 陆亚琴, 葛海军, 华卫国, 等. 如东县水稻破口期用药现状及科学安全用药的对策初探[J]. 上海农业科技, 2014(6): 137–149.

[2] 王才林, 朱 镇, 张亚东, 等. 江苏省粳稻品质改良的成就、问题与对策[J]. 江苏农业学报, 2008, 24(2): 199–203.

[3] 王才林, 张亚东, 朱 镇, 等. 水稻优质抗病高产育种的研究与实践[J]. 江苏农业学报, 2012, 28(5): 921–927.

[4] 刘贤金, 余向阳, 王冬兰, 等. 优质粳稻组合用药过程管控技术研究与示范[J]. 农产品质量与安全, 2018(1): 12–18.

[5] 黄志宽, 姜 威, 高 波, 等. 灌南县水稻农药减量使用技术示范

菌属、链格孢属、长蠕孢属、茎点霉属、刺盘孢属等。这些 NHST 的致病范围很广,并且对寄主和非寄主都会产生一定的毒性作用。例如,菜豆毒素和栗疫病菌寄生隐丛壳菌毒素^[4]均可危害多种植物,并对寄主和非寄主植物都能产生毒性。

2 病原真菌毒素的致病机制

植物病原真菌毒素的致病机制复杂,它主要作用于寄主植物的细胞质膜、线粒体和叶绿体等细胞结构,进而影响植物的生理生化过程。

2.1 真菌毒素作用位点

2.1.1 细胞质膜 有些种类的真菌毒素可作用于植物细胞质膜。真菌毒素对寄主细胞质膜的伤害可以分为对膜脂部分的伤害和对膜蛋白部分的伤害。有些病菌毒素对细胞质膜的毒害作用是通过诱导寄主细胞产生活性氧,使质膜膜系统中的膜脂部分发生氧化,从而破坏细胞膜系统;同时还会使细胞膜的透性发生变化,细胞内电解质发生外渗等。例如,于丽娜等研究表明,冬枣黑疔病菌产生的毒素能引起寄主植物细胞膜透性的增大,细胞电解质渗漏,膜系统损坏,生物体的物质代谢紊乱,从而使其丧失正常的生理功能,甚至死亡^[5]。徐艳研究表明,水稻立枯丝核菌产生的毒素可引起水稻细胞膜透性发生变化,同时也会造成水稻细胞膜的损伤^[6]。贾蕊鸿研究表明,用马铃薯立枯丝核菌产生的毒素处理马铃薯幼苗时,该毒素可引起幼苗细胞膜透性的增大和胞内电解质的外渗^[7]。除此之外,还有一些种类的毒素可作用于质膜的膜蛋白部分,例如,文彬等研究表明,扁桃壳孢孢菌产生的 FC 毒素可破坏寄主植物细胞质膜的膜蛋白部分^[8]。

2.1.2 叶绿体 不少种类真菌毒素的主要作用位点是叶绿体。它可破坏叶绿体组织,抑制植物的光合作用,从而对寄主植物造成伤害。例如,徐玲等研究表明,用烟草野火病菌产生的毒素处理烟草叶片时,该毒素会损坏烟草叶片的叶绿体内膜系统,同时也会导致烟草叶片的基粒片层发生解体,并且使得其叶绿体形成泡囊,从而对烟草造成严重的毒害作用,甚至导致其死亡^[9]。张云霞等研究表明,用莲子草假隔链格孢毒素处理空心莲子草时,该毒素会使空心莲子草的叶绿体组织受到损坏;用低浓度毒素处理时,空心莲子草的少数叶绿体会变形、膨大,同时基粒片层发生肿胀,甚至出现离散状;用高浓度毒素处理时,空心莲子草的多数叶绿体会出现畸形、膨胀,同时基粒片层出现严重离散状,甚至发生紊乱,并出现空泡化^[10]。

2.1.3 线粒体 有些种类的病菌毒素的作用位点是线粒体。例如,寄主专化性毒素中的玉米小斑病菌 T 小种产生的 HMT 毒素、玉米叶枯病病菌产生的 PM 毒素等的毒素作用位点都位于线粒体上。毒素作用于寄主植物线粒体上会损伤线粒体,影响细胞呼吸,导致呼吸作用氧化磷酸化解偶联。随着伤害程度的加深,线粒体将会在超微结构上发生显著变化,如线粒体膜结构受到破坏,嵴发生膨胀,并出现空泡化,线粒体基质及嵴数减少,甚至消失等。例如,台莲梅等研究表明,用大豆尖孢镰刀菌产生的毒素处理大豆时,该毒素会导致大豆胚根的线粒体膜发生局部断裂;线粒体发生肿胀、变形,甚至内部电子会出现透明化和空泡化^[11]。魏松红等研究表明,用稻瘟病病菌产生的毒素处理水稻愈伤组织时,该毒素会造成

水稻愈伤组织线粒体的双层膜与嵴模糊,线粒体出现空泡化,并且发生质膜断裂等危害^[12]。

2.2 真菌毒素对寄主植物生理生化的影响

病原真菌毒素能对寄主植物生理生化代谢产生各种各样的影响。

2.2.1 对水分代谢的影响 植物病原真菌毒素可使寄主植物的细胞质膜发生破裂而失水,从而影响寄主植物的水分代谢,导致植株出现萎蔫状。例如,镰刀菌酸就是通过对细胞质膜产生伤害,从而造成植株萎蔫。还有许多种类的毒素是通过堵塞维管束或使木质部内的汁液黏度增大,从而降低水分流动速度,这些种类的毒素大多属于多糖或糖肽。例如,青枯假单胞菌产生的毒素就是通过增大导管液黏度,从而使水分运输速度降低;除此之外,病原真菌毒素还会影响气孔的调节,有些病菌毒素能使寄主植物的气孔长期处于开放状态,从而出现萎蔫症状。例如,张韶杰等研究表明,壳孢毒素毒素可促进蚕豆气孔处于开放状态。因此,蚕豆在感染壳孢毒素毒素(FC 毒素)后常出现迅速萎蔫的症状^[13]。

2.2.2 对防御酶体系的影响 寄主植物体内的防御系酶在其抗性及生长发育等方面都有重要的地位,其中研究最多且起主要作用的酶有超氧化物歧化酶(superoxide dismutase,简称 SOD)、过氧化物酶(peroxidase,简称 POD)、过氧化氢酶(catalase,简称 CAT)、苯丙氨酸解氨酶(phenylalanine ammonia lyase,简称 PAL)、多酚氧化酶(polyphenol oxidase,简称 PPO)等^[14]。其中,POD 与寄主植物的呼吸作用、光合作用及生长素的氧化等都有关系,同时 POD 还能清除细胞内的有害物质;SOD 能够清除氧自由基,而 POD 和 CAT 主要是清除经 SOD 歧化而产生的 H_2O_2 和超氧自由基,从而避免对细胞的伤害;PAL 与 PPO 是酚代谢的主要酶,可使木质素大量产生并积累在细胞壁的周围,还能够将病原菌限制在一定的细胞范围内,从而来修复伤口^[15]。当寄主植物受到真菌毒素胁迫后,寄主体内的一些防御系统的保护酶活性会发生变化^[16]。例如,张涛研究表明,*Pilidium concavum* 产生的毒素能够改变牡丹叶片内的防御酶活性。其中,牡丹叶片在受到 *Pilidium concavum* 毒素胁迫后,寄主体内的 SOD、CAT、POD 活性增加;而 PPO 活性受到抑制,这种抑制作用可能与供试品种的抗性有关;当毒素浓度高于一定量时,PAL 的活性也将受到抑制^[17]。

2.2.3 对蛋白质代谢的影响 在蛋白质的代谢过程中,病原真菌毒素可抑制寄主蛋白质的合成。例如,康振生等研究表明,通过对禾谷镰刀菌产生的脱氧镰刀菌烯醇(deoxynivaleno,简称 DON)毒素侵染小麦穗部过程的定位分析发现,DON 毒素能与寄主植物细胞的内质网、细胞质和细胞质膜结合。从而为 DON 毒素抑制寄主蛋白质的合成提供了有力证据^[18]。此外,尖孢镰刀菌毒素、灰葡萄孢毒素、黄瓜枯萎病病菌毒素、根瘤毒素和串珠镰刀菌毒素等都能抑制寄主蛋白质合成,从而使寄主受到强烈的毒害作用^[11,19-21]。

2.2.4 对核酸代谢的影响 某些种类的毒素能够影响核酸代谢,抑制 DNA 指导下的 RNA 的合成,干扰基因的表达。例如,Yoshiyuki 等研究表明,马铃薯早疫病病菌产生的 solanapyrone A 可选择性抑制 DNA 聚合酶^[22]。陈茹等研究表明,在产毒的黄曲霉菌菌株中均有明显的 *aflR* 基因转录;而

在不产毒的黄曲霉菌菌株中,有些 *aflR* 基因无转录,另一些仅有较低水平的转录^[23]。

2.2.5 对酚代谢的影响 植物病原真菌毒素引起寄主植物的坏死或褐变往往与酚代谢密切相关。实际上,这并非是真菌毒素的直接作用造成的,而是酚代谢增加的结果。寄主植物的抗菌物质通常被认为是酚代谢的产物,如果酚代谢产物的积累受到抑制,寄主植物的抗病性势必会降低^[24]。例如,榆长喙壳菌产生的毒素(CU-毒素)可抑制榆树体内那龙多酚的积累,因此寄主植物的抗病性降低;另外,镰刀菌酸及其衍生物都能抑制与产酚有关的多酚氧化酶的活性^[25]。

3 病原真菌毒素的分离纯化与应用

3.1 病原真菌毒素的产生及分离纯化

植物病原真菌毒素是一类很重要的致病因子,病原真菌毒素的获得及分离纯化是当今植物病理学研究的热点之一。

3.1.1 病原真菌毒素的产生条件 病原物的产毒条件根据病菌的特性不同而异。影响植物病原真菌产毒的条件很多,其中,培养基的种类是影响病原菌产毒的关键条件^[26]。此外,培养时间、培养基的 pH 值、培养温度、光照条件、振荡条件等都会影响病菌的产毒量。例如,刘志恒等研究表明,豇豆轮纹病病菌的最佳产毒条件是在 pH 值为 7~8 的 Czapek 培养液中,在 20~25℃ 光照条件下连续振荡培养 15 d^[27]。而唐爽爽等研究表明,西瓜炭疽病病菌的最适产毒条件是在 pH 值为 6 的 Richard 液体培养基中,在 25℃ 的黑暗条件下连续振荡培养 20 d^[28]。李俊萍研究表明,芦笋茎枯病病菌的最适产毒条件是在 pH 值为 7 的 Fries 液体培养基中,在 27℃ 黑暗条件下 120 r/min 连续振荡培养 12 d^[29]。辣椒褐斑病病菌最适产毒条件是在 pH 值为 7 的 Fries 液体培养基中,在 25℃ 条件下连续培养 25 d^[30]。

3.1.2 病原真菌毒素的分离纯化 植物病原真菌毒素通常是由多种组分混合在一起的物质。因此,要想得到其中的主要致病组分,关键是要选用合适的分离纯化方法。目前,最常用的分离纯化方法是色谱纯化法^[24],它能够对组分复杂的毒素进行很好的分离纯化。层析法包括柱层析、薄层层析、凝胶过滤层析和液相层析等方法,它是通过利用混合物中各组分理化性质的差别,使各组分以不同程度分布在 2 个相(固定相和流动相)中,并以不同速度移动,从而达到分离纯化的目的。例如,栗疫病寄生隐从壳菌产生的毒素就是采用柱层析和高效液相色谱相结合的方法对此毒素进行分离纯化的^[4]。郑露等研究表明,大蒜白斑病病菌产生的 SS-毒素是采用薄层层析和高效液相色谱法进行分离纯化的^[31]。梁颖等研究表明,使用反相液相色谱分别对玉米小斑病病菌毒素及小麦镰刀菌毒素进行纯化^[32]。

3.2 病原真菌毒素的应用

植物病原真菌毒素的研究不仅能够揭示植物病害的致病机制,而且应用价值广泛。

3.2.1 植物抗病性鉴定 由于病原真菌毒素的致病作用与病原菌相同,因此可用病菌毒素来代替病原菌进行品种的抗病性鉴定。利用毒素代替病原菌可简单、快速地筛选出具有初步抗病作用的材料^[11]。此方法能使抗病性鉴定工作在室内完成,从而避免了繁重的田间工作,且能快速、简便地完成

抗病性鉴定工作。大量研究表明,植物病原真菌毒素可诱导寄主体内防御酶活性的变化。因此,真菌毒素可作为抗病性鉴定的生理生化指标。例如,刘慧芹等研究表明,用番茄叶霉病菌毒素处理番茄时,该毒素会使番茄抗病品种的 CAT 酶活性显著高于感病品种^[33]。李晓敏研究表明,用大蒜紫斑病菌毒素处理不同抗性品种的大蒜幼苗后,抗病品种叶片的 SOD、POD、PAL 活性均高于感病品种^[34]。此外,利用病原真菌毒素已对不少植物病害如枸杞根腐病^[35]、芦笋茎枯病^[29]、草莓枯萎病^[36]、香蕉枯萎病^[37]、水稻稻瘟病^[38]等进行了抗病性鉴定。

3.2.2 植物抗病突变体筛选 目前,利用病原真菌毒素进行植物抗病突变体的筛选^[39-41]已成为植物抗病性离体筛选中比较成熟的体系,同时它是细胞工程育种中的一个新兴领域^[42-43]。其具有选择压力,易于量化,毒素能与培养材料充分接触,突变体易分离等优点^[44]。从 Carlson 首次利用致病毒素筛选得到能稳定遗传的抗烟草野火病突变体之后,各国学者相继在甘蔗、玉米、油菜、番茄、马铃薯、茄子、辣椒、草莓、香蕉、大蒜、豇豆等多种作物上筛选出了抗病突变体^[45-47,27]。

3.2.3 病害防治 研究植物病原真菌毒素,对新型杀菌剂的开发具有重要意义。杀菌剂是通过抑制病原菌产生毒素或钝化毒素,或使寄主细胞的毒素受体失活等作用方式来达到病害防治的效果。例如,张淑珍研究表明,利用甘蔗眼斑病病原菌产生的毒素结构类似物或类毒素作用于病原体,部分地抑制或限制了甘蔗眼斑病菌产生的 HS-毒素^[48]。

4 展望

随着研究的不断深入,还将会有更多新的毒素被发现,以期在毒素的性质、作用机制及生物合成等方面取得更大的进展^[49]。有些种类的植物病原真菌可产生许多人工难以合成的,且具有天然活性的复杂化合物类毒素,其在商业上具有一定的开发应用前景。例如,张金林等研究表明,用葱紫斑病菌毒素处理稗草时,发现该毒素会抑制稗草的生长。因此,有望开发成为除草剂^[50]。万佐玺等研究表明,通过对链格孢菌粗毒素致病范围的研究,可进一步研究和开发链格孢菌及其毒素来防治紫茎泽兰^[51]。除此之外,有些种类的植物真菌毒素还可作为类激素制剂使用,或用于医药卫生、工业领域等。现如今,植物病原真菌毒素的应用仍处于实验室研究阶段。利用细胞工程、组织培养等生物工程技术有望突破这一难题,从而使天然真菌毒素的实际应用得到迅速发展。

参考文献:

- [1] 张笑宇. 向日葵菌核病菌毒素产生条件及致病机理的研究[D]. 呼和浩特:内蒙古农业大学,2005.
- [2] Tanaka S. Studies on black spot disease of the Japanese pear (*Pirus serotina* Rehd.) [J]. Mem Coll Agr Kyoto Imp Univ, 1933, 28: 1-31.
- [3] 时 焦,王凤龙,张成省,等. 寄主专化性毒素及其在烟草上的研究进展[J]. 中国烟草科学,2013,34(3):113-117.
- [4] 韩 珊. 寄生隐从壳菌毒素化学及其致病机理的研究[D]. 雅安:四川农业大学,2009.
- [5] 于丽娜,闫红飞,宗淑萍,等. 冬枣黑痣病病原菌毒素致病机制研究[J]. 河北农业大学学报,2008,31(1):33-36,47.

- [6]徐 艳. 水稻纹枯病菌毒素的致病机理及对寄主防御酶活性的影响[D]. 扬州:扬州大学,2006.
- [7]贾蕊鸿. 马铃薯立枯丝核菌毒素对植株细胞膜伤害机理的研究[D]. 兰州:甘肃农业大学,2016.
- [8]文 彬,宾金华,陈雄伟,等. 壳梭孢素对质膜 $H^+ - ATPase$ 活力影响机制的研究进展[J]. 植物学通报,2001,18(5):540-545.
- [9]徐 玲,张世晓. 烟草野火病毒素对烟草叶片组织超微结构的影响[J]. 云南农业大学学报,2006,21(1):57-60.
- [10]张云霞,范兰兰,施祖荣,等. 莲子草假隔链格孢毒素对空心莲子草叶片和根尖组织超微结构的影响[J]. 华中农业大学学报,2011,30(1):84-88.
- [11]台莲梅,许艳丽,闫风云. 尖孢镰刀菌毒素对大豆胚根组织影响的超微结构研究[J]. 植物病理学报,2006,36(6):512-516.
- [12]魏松红,刘文合,俞孕珍,等. 稻瘟病菌毒素对水稻愈伤组织防御酶系的诱导[J]. 沈阳农业大学学报,2000,31(4):328-330.
- [13]张韶杰,韩玺柱,余小平. 壳梭孢素促进蚕豆气孔开放与保卫细胞 H_2O_2 的关系[J]. 陕西师范大学学报(自然科学版),2009,37(2):78-80.
- [14]钟小刚. 甘肃省苹果链格孢叶斑病病原鉴定及诱导抗病性研究[D]. 兰州:甘肃农业大学,2013.
- [15]李姝江. 杂交竹梢枯病菌蛋白毒素及其精确作用机制研究[D]. 雅安:四川农业大学,2013.
- [16]丁 丁. 抗镰刀菌百合无性系离体筛选及抗病生理的初步研究[D]. 长沙:湖南农业大学,2009.
- [17]张 涛. *Pilidium concavum* 毒素产生条件及致病机理的研究[D]. 洛阳:河南科技大学,2011.
- [18]康振生,黄丽丽,Buchenaue H. 小麦穗组织中脱氧镰刀菌烯醇毒素的免疫细胞化学定位[J]. 植物病理学报,2004,34(5):419-424.
- [19]郑 莉,杨 斌,胡小龙. 灰葡萄孢毒素诱发紫茎泽兰电解质渗漏化学物质的研究——可溶性蛋白质和可溶性糖含量变化[J]. 西南林学院学报,2006,26(6):29-32.
- [20]田雪亮,刘鸣韬,杨家荣. 黄瓜枯萎菌粗毒素对不同抗性黄瓜种子萌发及幼苗胁迫作用研究[J]. 中国生态农业学报,2008,16(6):1495-1498.
- [21]田雪亮,郎剑锋,周 建,等. 串珠镰刀菌粗毒素对玉米根系细胞膜的影响[J]. 广东农业科学,2012,39(6):87-88,97.
- [22]Yoshiyuki M, Shinji K, Nobuyuki K, et al. A plant phytotoxin, solanapyrone A, is an inhibitor of DNA polymerase beta and lambda[J]. Journal of Biological Chemistry,2002,277(1):630-638.
- [23]陈 茹,刘钟滨. 黄曲霉菌 *aflR* 基因启动子序列变异与黄曲霉毒素产生相关联[J]. 细胞生物学杂志,2006,28(6):912-916.
- [24]郑 露. 大蒜白斑病病原学、防治技术及其毒素致病机理研究[D]. 武汉:华中农业大学,2010.
- [25]韩 珊,朱天辉,李芳莲. 植物病原真菌毒素作用机理研究进展[J]. 四川林业科技,2008,29(6):26-30.
- [26]Lardner R, Mlahoney N, Zanker T P, et al. Secondary metabolite production by the fungal pathogen *Eutypa lata*; analysis of extracts from grapevine cultures and detection of those metabolites in planta[J]. Australian Journal of Grape and Wine Research,2006,12(2):107-114.
- [27]刘志恒,李健冰,安 心,等. 豇豆轮纹病病菌产毒条件筛选及毒素活性测定[J]. 植物保护,2014,40(2):53-57.
- [28]唐爽爽,刘志恒,余朝阁,等. 西瓜炭疽病菌产毒条件优化及其生物活性测定[J]. 中国蔬菜,2014(5):19-25.
- [29]李俊萍. 芦笋抗茎枯病突变体的离体筛选及抗性生理研究[D]. 保定:河北农业大学,2015.
- [30]孙 俊,刘志恒,杨 红,等. 辣椒褐斑病菌产毒培养条件的研究[J]. 江苏农业科学,2010(3):149-151.
- [31]郑 露,刘 伟,陈长水,等. 大蒜白斑病菌 SS-毒素的结构鉴定[J]. 植物病理学报,2014,44(5):478-485.
- [32]梁 颖,刘邻渭,张春晖. 液质联用同时检测小麦中三种镰刀菌毒素[J]. 中国粮油学报,2006,21(6):160-162.
- [33]刘慧芹,刘慧平,韩巨才,等. 叶霉粗毒素对番茄幼苗 CAT 酶及保护性物质的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版),2005,33(5):65-68.
- [34]李晓敏. 大蒜抗紫斑病体细胞无性系变异筛选技术研究[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2012.
- [35]李 捷. 甘肃省枸杞根腐病病原及生理生化抗病机理研究[D]. 兰州:甘肃农业大学,2015.
- [36]刘雪静. 草莓抗枯萎病突变体的筛选及其抗性生理研究[D]. 保定:河北农业大学,2009.
- [37]刘海瑞. 应用病菌毒素筛选香蕉抗枯萎病突变体[D]. 福州:福建农林大学,2007.
- [38]胡运高,谢崇华,杨国涛,等. 稻瘟菌毒素对水稻生理化的影响[J]. 湖北农业科学,2011,50(1):4-8.
- [39]钟小仙,余建明,顾洪如,等. 利用粗毒素离体筛选苏丹草抗叶斑病体细胞突变体[J]. 江苏农业科学,2006(6):293-296.
- [40]马龙彪,张悦琴,吴则东. 抗甜菜褐斑病体细胞无性系变异的研究[J]. 中国糖料,2001,5(1):3-7.
- [41]Kaepler S M, Kaepler H F, Rhee Y. Epigenetic aspects of somaclonal variation in plants[J]. Plant Molecular Biology,2000,43(2/3):179-188.
- [42]晏 娟,黎定军. 筛选烟草抗黑胫病细胞突变体的粗毒素浓度的初步研究[J]. 湖南农业科学,2011,22(5):66-68.
- [43]赵明敏,刘正坪,霍秀文. 利用病原真菌毒素离体筛选茄子抗黄萎病突变体的研究[J]. 华北农学报,2006,21(1):92-95.
- [44]程智慧,牛 青,孟焕文. 大蒜抗叶枯病变异系的离体筛选及其抗性分析[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版),2012,40(2):109-115,120.
- [45]黄 炜,巩振辉,李大伟. 离体筛选抗枯萎病辣椒新种质[J]. 西北植物学报,2007,27(6):1096-1101.
- [46]李梅婷. 香蕉枯萎病菌毒素在香蕉抗病品种选育和抗病性鉴定中的应用[D]. 福州:福建农林大学,2010.
- [47]李晓敏,程智慧,孟焕文. ‘改良蒜’抗紫斑病变异株系的离体筛选[J]. 园艺学报,2014,41(1):99-106.
- [48]张淑珍. 植物病原菌毒素研究进展[J]. 黑龙江农业科学,2001,42(2):42-43.
- [49]沈永杰. 大蒜紫斑病病菌生物学特性及粗毒素培养条件研究[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2007.
- [50]张金林,董金皋,樊嘉贞,等. 葱紫斑病菌毒素的纯化及除草活性[J]. 植物保护学报,2000,27(3):285-286.
- [51]万佐坚,强 胜,徐尚成,等. 链格孢菌的产毒培养条件及其毒素的致病范围[J]. 中国生物防治,2001,17(1):10-15.