

植物细胞程序化死亡的形态学和生理生化特征

周晓舟^{1,3}, 陈国平^{2,3}

(1. 广西农业职业技术学院, 南宁 530007; 2. 广西柑桔研究所, 广西 桂林 541004; 3. 广西大学 农学院, 南宁 530005)

摘 要: 植物细胞程序化死亡(PCD)是一种由基因控制的、主动的细胞死亡过程,它在植物正常生长发育过程中起着重要作用。发生程序化死亡的植物细胞在形态、生理生化方面表现出一些共性特点和个性特点,该文对这些特点进行了综述。

关键词: 植物细胞程序化死亡; 细胞凋亡; 特征

中图分类号: Q942 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2007)03-0522-05

Characteristics of morphology and physiological biochemistry on the programmed cell death in plants

Zhou Xiao-Zhou^{1,3}, Chen Guo-Ping^{2,3}

(1. Guangxi Agricultural Vocation Technical College, Nanning 530007, China; 2. Guangxi

Citrus Research Institute, Guilin 541004, China; 3. College of Agriculture, Guangxi University, Nanning 530005, China)

Abstract: Programmed cell death (PCD) in plants is an active and gene-regulated process which plays an important role in normal growth and development of plants. In this article, common characteristics of morphology and physiological biochemistry of PCD are discussed in detail.

Key words: plant programmed cell death; apoptosis; characteristics

细胞死亡是一种常见的生命现象,根据已有报道,细胞死亡可分为两种类型:细胞坏死(cell necrosis)和细胞程序化死亡(programmed cell death, PCD)。细胞坏死是细胞在遭受极度刺激时出现的一种被动、突发性死亡,是由各种有害条件和有毒物质引起的细胞病理性死亡过程,这种死亡造成原生质膜破裂(Chae 等, 2001),使细胞内含物炎性泄漏,故对生物体发育极为不利。

细胞程序化死亡又称细胞凋亡(apoptosis),是指细胞在一定生理或病理条件下,为了维护生物自身生长发育、适应生存环境而采取的一种主动、有序的死亡过程,这种死亡是由基因控制的(Ellisre 等, 1991),对生物体生长发育具有积极意义。动物学家 Gluchsmann(1951)首先提出细胞程序化死亡的概念; 1961 年, Carl Leopild 发表文章阐述程序化细胞死亡的形式及对植物正常生理活动的重要性; Kerr 等(1972)用细胞凋亡来形容一种与细胞坏死形态特征截然不同

的细胞死亡现象,并认为细胞凋亡是一种程序性死亡的组织形式。Wyllie(1980)进一步确定细胞程序化死亡的概念。

严格意义上讲,细胞凋亡和细胞程序化死亡不是同一概念,前者是一描述性术语和形态学概念,后者则是功能性术语和机理学上的概念。有些程序化死亡并不伴随凋亡,而有些凋亡并非由程序化死亡引起。细胞凋亡只是程序化死亡的一种特殊方式(Mittler 等, 1995a)。通常人们并未加以严格区分,而将这两个概念等同起来(张贵友等, 2001; 高丰等, 2003)。

植物 PCD 的研究起步较晚, 1985 年, 尤瑞麟首次在小麦珠心细胞衰退过程的超微结构研究中引用了 PCD 的概念(尤瑞麟, 1985), 此后, 众多研究者从组织学、细胞超微结构、细胞化学、生物化学及分子生物学机理等方面对植物 PCD 进行了研究, 发现 PCD 在植物细胞组织的平衡、特化、分化、器官建成、对病原体反应等方面起着重要作用(崔克明, 2000; 于维华等,

收稿日期: 2006-04-25 修回日期: 2007-02-01

作者简介: 周晓舟(1963-), 女, 广西全州人, 硕士, 副教授, 主要从事植物生理和植物营养教学与研究。

2004)。PCD 是生命活动中不可缺少的组成部分,在植物体整个生长发育过程中普遍存在(Schussler 等, 2000),植物从胚胎发育到根、茎、叶、花等器官的形成,都伴随有 PCD 现象。在 PCD 发生过程中,一般伴随有特定的形态、生理生化特征出现(Vex 等, 1996)。

1 植物细胞程序化死亡的形态学特征

1.1 共性特征

经历 PCD 过程的植物细胞呈现一些典型的形态学变化,主要表现在:细胞体积缩小,染色质凝集、趋边化和片段化,细胞器解体、消失,细胞膜发泡形成凋亡小体(其中包含有凝集的细胞核断片和细胞器),死亡细胞很快被邻近细胞吞噬、吸收而不留痕迹(宝福凯,1995;Mittler 等,1995a;Levinel 等,1996;Reyerson 等,1996;Chen 等,1999;陈毅坚,2000);细胞核 DNA 在核小体连接部位断裂,其片段大小约为 200bp 的倍数,在琼脂糖凝胶电泳上可见到特异性的 DNA 梯度(Katsuhara,1997;Stridh 等 1998;孙丽英等,1999a,b;宁顺斌等,2000;陈毅坚,2000)。但也有一些研究认为,植物细胞因细胞壁存在,不会形成凋亡小体而被周围细胞吞噬,有些细胞在程序性死亡过程中液泡会逐渐将细胞器吞噬降解掉,有些植物细胞程序性死亡后成为植物组织的一部分如木质部的导管分子细胞等(Hayashi 等,1965;Mittler 等,1995b)。

1.2 个性特征

植物在生长发育过程中的细胞死亡是多种多样的,尽管植物 PCD 表现出一些共性,但在不同发育阶段、不同组织器官中,细胞程序化死亡仍表现出不同的形态特征。

胚柄细胞凋亡:胚柄是被子植物受精卵第一次分裂时形成的,能建立并保持胚的极性,并为胚的发育提供营养和生长调控因子。当胚发育至一定阶段,胚柄作用结束,胚柄细胞便开始凋亡(Alvarez 等,1998)。Nomura 和 Komamine 在诱导悬浮培养的胡萝卜体细胞形成胚的实验中,用电子显微镜观察到胚柄凋亡细胞与活细胞的区别:凋亡细胞的细胞质与细胞壁分离,原生质体固缩,而活细胞观察不到这些现象。拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)的胚柄细胞在胚发育至鱼雷期时开始凋亡、消失,成熟种子中不复存在(Schwartz 等,1994)。

胚细胞凋亡:某些植物细胞经离体培养可诱导

产生体细胞胚,在这一过程中,全能性细胞第一次分裂产生两个不同的细胞,一个继续分裂产生体细胞胚,另一个则停止合成 DNA 并死亡(Nomura 等, 1985)。Havel 等(1996)观察到挪威云杉(*Picea abies*)在二倍体单性生殖和体细胞胚胎发生早期有细胞凋亡现象出现,死亡细胞的胞质分裂形成膜封闭的小泡,核 DNA 片段化, DNA 断裂产生 3'-OH 端,并有凋亡小体形成。

糊粉细胞凋亡:糊粉细胞位于单子叶植物种子的胚与胚乳之间,是一层或几层排列整齐、内含大量糊粉粒的细胞。当种子萌发时,糊粉细胞分泌水解酶类,分解胚乳贮藏的养料,为胚的发育提供营养。糊粉细胞在种子萌发时死亡,其死亡的发生具有时间性,靠近胚的糊粉细胞最先死亡,随着时间推移,远离胚的糊粉细胞死亡(Kuo 等,1996)。Wang 等(1996b)发现正趋于死亡的大麦糊粉细胞胞质浓缩,经琼脂糖凝胶电泳出现梯状 DNA 条带, TUNEL 实验表明死亡细胞的核内富含游离 3'-OH 的 DNA 片段,说明糊粉细胞解体具有 PCD 的特征。但 Fath 等观察到正趋于死亡的大麦糊粉细胞表现出膜完整性丧失,并伴随核酸酶和蛋白酶活力增加和细胞器消失,类似细胞自溶,即表现出非凋亡的程序化细胞死亡特征。

根冠细胞凋亡:根冠细胞位于根的顶端,对根尖起保护作用。根尖分生组织不断分裂产生新细胞形成根冠,根冠细胞形成几天后就会死亡。当根生长在水中时,根冠细胞也会死亡,表明这种死亡是自发的,而不是受土壤摩擦造成的(Schiefelbein 等,1997)。Wang 等(1996a)发现即将死亡的洋葱根冠细胞皱缩,细胞核发生凝聚, TUNEL 实验表明细胞存在 DNA 降解现象。

根的发育:Wang 等(1996b)用末端脱氧核糖核酸转移酶介导的 dUTP 切口末端标记法(TUNEL),证明了洋葱根冠细胞凋亡时存在 DNA 降解现象。

导管分子形成:导管分子在分化成熟过程中细胞伸长,细胞壁加厚,细胞发生自溶,细胞质和细胞核分裂成小泡,最后消失,形成维管系统(Lai 等,1976)。百日菊(*Zinnia elegans*)叶肉细胞经分离培养,可诱导分化为导管分子,导管分子原位检测证明,导管在裂解前,细胞质和细胞核已发生浓缩,接着破裂成许多小块,出现 DNA 片断,这预示着细胞降解开始(Groover 等,1997)。Mittler(1995b)对豌豆(*Pisum sativum*)根尖导管分子的原位检测也证明了这一点。Wang 等(1996a)在对番茄叶片导管分子的形成进行

研究时进一步证实了这一现象。

叶的形成与衰老:在叶的形成过程中,PCD 会对某些物种叶片的形状或图案产生影响。如天南星科龟背竹(*Monstera*)的叶片上有“奶酪”色的斑块、孔洞或裂隙,其形成与叶片生长过程中相关部位细胞的 PCD 有关(Fukuda,1997)。叶片衰老脱落是一种更大范围的细胞程序化死亡,先是叶绿体自溶,内膜系统解体,然后是细胞质收缩,胞质核糖体数目减少,衰老晚期线粒体结构和核膜受到破坏,最后液泡膜破裂,水解酶进入细胞质,引起细胞死亡(沈成国等,1994)。Orzaez 等(1997)发现豌豆心皮衰老细胞中有核酸酶积累,DNA 电泳出现寡核小体大小的片段。

花的发育:某些植物的花为单性花(雌雄同株或雌雄异株),其产生是由于花器官在成熟前,雌蕊或雄蕊原基细胞发生凋亡所致。如玉米在性别决定过程中,雄蕊发育成雄穗,原始雌蕊群则呈选择性死亡(Delong 等,1993)。拟南芥中也有某些突变体因不能合成内源赤霉素,导致花各轮器官发育受阻,产生细胞凋亡,从而造成完全雄性不育(周蕾等,2005)。高等植物胚囊发育过程中,大孢子母细胞经减数分裂形成 4 个大孢子,其中 3 个退化死亡,1 个发育成雌配子体,这种选择性死亡是 PCD 的结果(Bell,1996)。在花粉发育中期,绒毡层细胞自然降解消亡,为后期花粉发育提供营养物质并为花粉粒体积激增提供空间,但在某些情况下,绒毡层细胞会提早或延迟凋亡,从而导致花粉败育(Mittler 等,1995b)。另外,在花药开裂以及心皮、子房、引导组织等的发育过程中,都有细胞凋亡现象。如豌豆心皮衰老时具有核固缩,核 DNA 片段化的细胞凋亡形态特征,乙烯处理会加速心皮细胞 DNA 片段化(杨征等,1999)。

植物生殖:花开后,如果子房没有受到任何外来刺激(授粉或赤霉素处理),子房衰老,表现出已知动物的 PCD 特征。授粉后,助细胞退化,吸引花粉管进入胚囊,从而完成受精作用。花瓣细胞衰老死亡前,液泡膜内陷,形成囊泡并发生液泡膜自体分解(Yan 等,2000)。

种子形成:种子发育分三个阶段:形态建成期、成熟期和脱水期,谷类种子胚乳的 PCD 主要发生在种子成熟晚期,伴随着生物合成的关闭和自然脱水,到胚乳发育的最后阶段,仅外围糊粉层细胞保持活性,其余富含淀粉的贮藏组织全部死亡(田向荣等,2003)。

植物过敏反应:过敏反应(hypersensitive reac-

tion,HR)是指植物被病原物侵染时,感病部位细胞死亡,抑制病原体扩散的现象(Sun 等,1999)。具体表现为受病原物感染部位迅速出现死斑并快速水解;同时,水杨酸(salicylic acid,SA)合成增加,发病相关蛋白(pathogenesis-related proteins,PRP)及植物抗毒素等抗病原物质积累,限制了病原物扩散,使植物整体得以保护,这也是植物抗病品种的一个显著特征。如 Mittler 等(1995)发现烟草细胞的过敏反应中,细胞核 DNA 发生降解;Wang 等(1996b)从番茄茎腐病的死亡细胞中检测到 DNA 在 3'-OH 端断裂,在琼脂糖凝胶电泳上呈梯状条带,同时原生质体内有凋亡小体存在,这些包含片段化 DNA 的凋亡小体向细胞外围迁移,然后逐步由细胞向培养基中释放。

2 植物细胞程序化死亡的生理生化特征

植物细胞程序化死亡的生理生化特征主要表现在细胞核 DNA 的变化,凋亡细胞内 DNA 有一多步骤的降解过程,染色质先降成 300~500 kb 的 DNA 片段,然后进一步降解为 50 kb 的片段。最后再由核酸内切酶将其降解成以 180~200 bp 为基数的寡聚核小体片段。凋亡细胞染色质断裂发生在两个核小体核心之间,在琼脂凝胶电泳上呈现梯状,这是细胞凋亡特征的重要生化指标。另一个重要特征是组织中转谷氨酰胺酶(tTG)积累并达到较高水平。tTG 主要是通过建立谷氨酰胺和赖氨酸之间的交联以及多胺掺入蛋白质而实现的,结果导致蛋白质聚合。这类蛋白聚合物不溶于水,不为溶酶体的酶所降解,它们进入凋亡小体,有助于保持凋亡小体暂时的完整性,防止有害物质的溢出(翟中和等,2000)。

植物细胞重要的细胞器——液泡,已被发现在 PCD 中发挥着巨大的作用(Jones,2002)。液泡膜破裂,释放许多水解酶,引起细胞死亡;液泡裂解受细胞自身调节,而不是代谢下降的结果;如叶片细胞凋亡时,某些水解酶、RNA 酶、脂肪氧化酶的活性上升,以液泡内的半胱氨酸蛋白酶活性上升最为显著(杨征等,1999)。

3 研究意义及展望

植物定植于土壤中,不像动物那样可以自由自在地运动,要适应千变万化的环境,必须在形态上和

生理生化上具有高度的可塑性,细胞主动死亡便是在长期逆境中获得的一种适应性机制。植物通过 PCD,可以清除已完成使命的功能细胞,如胚柄细胞和糊粉细胞;消除无用或发育不正常的细胞,如大孢子;形成特化组织和必要结构以执行新的功能,如木质部导管;决定性别、营养再分配、提高植物抗逆性等。因此,研究植物细胞程序化死亡的形态学和生理生化特征,探讨 PCD 与植物生长、发育、衰老及病原物等的关系,不仅具有重要的理论意义,也具有广阔的应用前景。

植物 PCD 是在有机体内、外因素共同作用下表现出的生命活动,其机制非常复杂,虽然在形态学和生理生化研究方面取得了一些进展,但也仅局限于某一特定时期的特定现象,尚未能做到将这些现象与植物整体的生长发育联系起来,加上植物生命周期较长,研究起来工作难度较大,因此,很多问题目前尚未清楚。如 PCD 形态学和生理生化的调控、鉴别、快速检测,液泡在 PCD 过程中的作用,PCD 与液泡的功能表达、是否存在通用的调控途径等。这些研究将有助于对 PCD 在亚细胞水平上的进一步深入,并在分子水平上弄清 PCD 的精确机制,为人工调控植物生长发育、延缓衰老、抗病育种、逆境育种、农产品贮藏、果实和鲜花保鲜、提高农产品的产量和品质等奠定坚实基础。

参考文献:

- 沈成国,等. 1994. 植物衰老生理与分子生物学[M]. 北京:中国农业出版社:139
- 翟中和,王喜忠,丁明孝. 2000. 细胞生物学[M]. 北京:高等教育出版社
- Alvarez ME, Pennell RI, Meijer PJ, et al. 1998. Reactive oxygen intermediates mediate a systemic signal network in the establishment of plant immunity[J]. *Cell*, **92**(6):773—784
- Bao FK(宝福凯). 1995. Present situations and prospects for the programmed cell death (编程性细胞死亡的研究现状及展望)[J]. *Chin J Cell Biol*(细胞生物学杂志), **17**(3):122—126
- Bell PR. 1996. Megaspore abortion; A consequence of selective apoptosis[J]. *Int J Plant Sci*, **157**(1):1—7
- Chae HS, Lee WS. 2001. Ethylene- and enzyme-mediated superoxide production and cell death in carrot cells grown under carbon starvation[J]. *Plant Cell Reports*, **20**:256—261
- Chen HM, Yan CH, Dai YR, et al. 1999. Induction of programmed cell death by menadione in suspension culture of carrot cells[J]. *Cell Mol Life Sci*, **55**(2):303—309
- Chen YJ(陈毅坚). 2000. Apoptosis and its mechanism research (细胞凋亡及其机制研究)[J]. *J Zhaotong Teacher's Coll*(昭通师范高等专科学校学报), **22**(3):83—26
- Cui KM(崔克明). 2000. Mechanisms of programmed cell death and its relation to development in plants(植物细胞程序死亡的机理及其与发育的关系)[J]. *Chin Bull Bot*(植物学通报), **17**(2):97—107
- Delong A, Calderon Urrea A, Dellaporta, SL. 1993. Sex determination gene TASSL ESEED 20f maize encodes a short chain alcohol dehydrogenase required for stage-specific floral organ abortion[J]. *Cell*, **74**(5):757—768
- Ellisre, Yuan J, Horvitz R. 1991. Mechanisms and functions of cell death[J]. *Annu Rev Cell Biol*, **7**:663—698
- Fukuda H. 1997. Tracheary element differentiation[J]. *Plant Cell*, **9**(7):1 147—1 156
- Gao F(高丰), Jin TM(金天明), Jiang N(姜宁), et al. 2003. The progress and developmental tendency of apoptosis(细胞凋亡的研究现状与发展趋势)[J]. *Progress in Veterinary Medicine*(动物医学进展), **24**(6):1—3
- Glucksman A. 1951. Cell deaths in normal vertebrate[J]. *Ontogeny Bio Rev Cambride Philos Soc*, **26**:59—86
- Groover A, Dewitt N, Heidel A. 1997. Programmed cell death tracheary elements; differentiation *in vitro* [J]. *Protoplasma*, **196**:197—211
- Havel L, Durzan DJ. 1996. Apoptosis during diploid parthenogenesis and early somatic embryogenesis of norways pruce[J]. *Int J Plant Sci*, **157**(1):8—16
- Hayashi T, Matsui C. 1965. Fine structure of lesion periphery produced by tobacco mosaic virus[J]. *Phytopathology*, **55**:387—392
- Jones AM. 2002. Programmed cell death during tracheary element differentiation[J]. *Phytopathology*, **92**(6):94—97
- Katsuhara M. 1997. Apoptosis-like cell death in barley roots under salt stress[J]. *Plant Cell Physiol*, **38**(9):1 091—1 093
- Kerr J, Wyllie A, Currie A. 1972. Apoptosis; a basic biological phenomenon with wide ranging implication in tissue kinetics[J]. *Brit J Cancer*, **26**:239—257
- Kuo A, Cappelluti S, Cervantes MC, et al. 1996. Oksdaic acid, a protein phosphatase inhibitor, blocks calcium changes, genes expression, and cell death induced by gibberellin in wheat aleurone cells[J]. *Plant Physiol*, **8**(2):259—269
- Lai V, Srivastava LM. 1976. Nuclear changes during the differentiation of xylem vessel elements[J]. *Cytobiologie*, **2**:220—243
- Levinel A, Pennell RI, Alvarez ME, et al. 1996. Calcium-mediated apoptosis in a plant hypersensitive disease resistance response [J]. *Curr Biol*, **6**:427—437
- Mittler R, Lam E. 1995a. Identification, characterization, and purification of a tobacco endonuclease activity induced upon hypersensitive response cell death[J]. *Plant Cell*, **7**:1 951—1 962
- Mittler R, Lam E. 1995b. In situ detection of nDNA fragmentation during the differentiation of tracheary elements in higher plants [J]. *Plant Physiol*, **108**:489—493
- Ning SB(宁顺斌), Song YC(宋运淳), Wang L(王玲), et al. 2000. Apoptosis in root tip cells of maize induced by cytotoxins (药物诱导的玉米根尖细胞凋亡)[J]. *Acta Bot Sin*(植物学报), **42**(7):693—696
- Nomura K, Komamine A. 1985. Identification and isolation of single cells that produce somatic embryos at a high frequency in a carrot suspension culture[J]. *Plant Physiol*, **79**:988—99

- Orzaez D, Granell A. 1997. DNA fragmentation is regulated by ethylene during carpel senescence in *Pisum sativum* [J]. *Plant J*, **11**:137—144
- Reyerson D E, Heath M C. 1996. Cleavage of nuclear DNA into oligonucleosomal fragments during cell death induced by fungal infection or by abiotic treatments [J]. *Plant Cell*, **8**:393—402
- Schiefelbein JW, Masucci JD, Wang H. 1997. Building a root: The control of patterning and morphogenesis during root development [J]. *Plant Cell*, **9**:1 089—1 098
- Schussler EE, Longstreth DJ. 2000. Changes in cell structure during the formation of root aerenchyma in *Sagittaria lancifolia* (Alismataceae) [J]. *Am J Bot*, **87**(1):12—19
- Schwartz BW, Yeung EC, Meinke DW. 1994. Disruption of morphogenesis and transformation of the suspensor in abnormal suspensor mutants of *Arabidopsis* [J]. *Development*, **120**(11):3 235—3 245
- Stridh H, Kimland M, Jones DP, et al. 1998. Cytochrome crelease and caspase activation in hydrogen peroxide and tributyltin-induced apoptosis [J]. *Febs Letters*, **429**:351—355
- Sun YL(孙英丽), Zhao Y(赵允), Liu CX(刘春香), et al. 1999a. Programmed cell death induced by cytochrome C in plant(细胞色素 C 能诱导植物细胞编程性死亡) [J]. *Acta Bot Sin*(植物学报), **41**(4):379—383
- Sun YL(孙英丽), Zhou J(周军), Dai RR(戴尧仁), et al. 1999b. Apoptosis and its mechanism induced by VK3 in plant(VK3 诱导的植物细胞凋亡及其机理) [J]. *Chin Sci Bull*(科学通报), **44**(19):2 075—2 080
- Sun YL, Zhu HZ, Dai YR, et al. 1999. Cytochrome release and caspase activation during menadione-induced apoptosis in plants [J]. *Cell Mol Life Sci*, **55**:310—314
- Tian XR(田向荣), Ouyang XZ(欧阳学智), Song SQ(宋松泉). 2003. Programmed cell death during seed development and germination programmed cell death during seed development and germination(种子发育与萌发过程中的程序性细胞死亡) [J]. *Acta Bot Yunan*(云南植物研究), **25**(5):579—588
- Vex DL, Strasser A. 1996. The molecular biology of apoptosis [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, **93**:2 239—2 244
- Wang H, Li J, Bostock RM, et al. 1996a. A poposis; a functional paradigm for programmed plant cell death induced by a Host-selective phototoxin and invoked during development [J]. *Plant Cell*, **8**(3):375—391
- Wang H, Oppedihk BJ, Lu X, et al. 1996b. Apoptosis in barley a leuone during germination and its inhibition by abscisic acid [J]. *Plant Mol Biol*, **32**:1 125—1 134
- Wyllie AH. 1980. Glucocorticoid - induced thymocyte apoptosis is associated with endogenous nuclease activation [J]. *Nature*, **284**:255—556
- Yan Xu, Manreen R. Hanson. 2000. Programmed cell death during pollination-induced petal senescence in petunia [J]. *Plant Physiol*, **122**:1 323—1 333
- Yang Z(杨征), Cai CL(蔡陈峻), Song YC(宋运淳). 1999. Recent progress of plant apoptosis(植物细胞凋亡研究进展) [J]. *Prog Biochem Biophys*(生物化学与生物物理进展), **26**(5):439—443
- You RL(尤瑞麟). 1985. Ultrastructural research on the nucellar cells at low Ebb in wheat(小麦珠心细胞衰退过程的超微结构研究) [J]. *Acta Bot Sin*(植物学报), **27**(4):345—353
- Yu WH(于维华), Chen P(陈鹏), Wang L(王莉), et al. 2004. Advances in studies on programmed cell death(PCD) in plants(植物细胞程序性死亡(PCD)的研究进展) [J]. *Guihaia*(广西植物), **24**(2):146—151
- Zhang GY(张贵友), Tian RH(田瑞华), Dai RR(戴尧仁). 2001. Research progress in plant cell apoptosis(植物细胞凋亡的研究进展) [J]. *Progress in Biotech*(生物工程进展), **21**(6):22—26
- Zhou L(周蕾), Gao F(高峰). 2005. The genetic regulation in floral organ development(花器官形成的基因调控) [J]. *Guihaia*(广西植物), **25**(6):579—583

(上接第 517 页 Continue from page 517)

- (5):420—425
- 章元寿. 1996. 植物病理生理学[M]. 姜堰:江苏科学技术出版社,207—210
- 章骏德. 1982. 植物生理学实验法[M]. 江西人民出版社,30—31
- 薛应龙. 1985. 植物生理学实验手册[M]. 上海:上海科技出版社,191
- Guo HL(郭红莲), Cheng GW(程根武), et al. 2003. The function of phenolic metabolism in resistant mechanism of gray leaf spot of corn(玉米灰斑病抗性反应中酚类物质代谢作用的研究) [J]. *Acta Phytopathol Sin*(植物病理学报), **33**(4):342—346
- Xu JH(徐建华), Li RQ(利容千), Wang JB(王建波). 1995. Some changes of enzyme activities from susceptible and resistant cucumber cultivars after inoculation with Cucumber wilt *Fusarium*(黄瓜不同抗病品种感染镰刀枯萎菌后几种酶活性的变化) [J]. *Acta Phytopathol Sin*(植物病理学报), **25**(3):239—242
- Yang JQ(杨建卿), Xu DF(许大风), Kong J(孔俊), et al. 2005. Change of activities of some enzymes in different tobacco varieties infected with *Phytophthora nicotianae*(不同烟草品种罹黑胫病后几种酶活性的变化) [J]. *J Hefei Univ Tech(Nat Sci Edi)*(合肥工业大学学报(自然科学版)), **28**(7):816—819
- Zhang XY(张笑宇), Liu ZP(刘正坪), Hu J(胡俊), et al. 2005. Effect of *Sclerotinia sclerotiorum* toxin on some enzymes activities in sunflower(向日葵菌核病菌毒素对向日葵体内几种酶活性的影响) [J]. *J Beijing Agric Coll*(北京农学院学报), **20**(1):49—52
- Zhou ZQ(周志权), Liao YM(廖咏梅), Lin MM(林敏敏). 2003. Identification of *Phytophthora species* causing Ginko wilt(银杏疫病病原种的鉴定) [J]. *Acta Phytopathol Sin*(植物病理学报), **33**(1):30—34