

条锈病对小麦籽粒 APX 和 GR 基因表达和酶活性的影响

常玉珍¹, 高红云^{1*}, 史银佩¹, 王言景², 吴玉芳¹, 蒋沙沙¹

(1. 郑州师范学院生命科学学院, 河南郑州 450044; 2. 郑州师范学院初等教育学院, 河南郑州 450044)

摘要 [目的]揭示小麦对条锈病的抗性应答机制。[方法]以田间优势条锈菌接种抗病小麦品种赛德麦 601 和感病小麦品种郑麦 379, 采用实时荧光定量 PCR 技术和分光光度计法分析小麦籽粒中抗坏血酸过氧化物酶(APX)、谷胱甘肽还原酶(GR)的基因表达和酶活性变化。[结果]花后 15 d, 郑麦 379 中 APX 和 GR 基因表达显著升高, APX 基因表达量升高幅度大, 花后 25 d 上调至 CK 的 11.45 倍, 且持续时间较长; GR 短时间小幅度升高, 在花后 20 d 升高至 CK 的 1.65 倍。赛德麦 601 中 APX 基因仅在花后 20 d 后表达量显著升高, 上调至 CK 的 9.83 倍, 其他时期变化幅度很小; GR 基因仅在花后 25 d 和花后 30 d 表达量显著升高, 分别升高至 CK 的 2.09、1.92 倍。APX 和 GR 酶活性的变化与基因表达量的变化一致。[结论]APX 和 GR 参与了小麦对条锈菌的抗性应答反应。

关键词 小麦条锈菌; 抗坏血酸过氧化物酶; 谷胱甘肽还原酶; 酶活; 基因表达

中图分类号 S435.121.4² **文献标识码** A

文章编号 0517-6611(2021)13-0108-04

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2021.13.026

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



Effects of Stripe Rust on Gene Expression and Enzyme Activity of APX and GR in Wheat Grains

CHANG Yu-zhen, GAO Hong-yun, SHI Yin-pei et al (College of Life Science, Zhengzhou Normal University, Zhengzhou, Henan 450044)

Abstract [Objective] In order to reveal the mechanism of wheat resistance to rust. [Method] The changes of gene expression and enzyme activity of ascorbate peroxidase (APX) and glutathione reductase (GR) in wheat grains were analyzed by real-time quantitative PCR and spectrophotometry after inoculating resistant wheat Saidemai 601 and susceptible wheat Zhengmai 379 with dominant stripe rust in the field. [Result] The results showed that the expression of APX and GR genes in susceptible cultivar Zhengmai 379 increased significantly at 15 days after anthesis (DAA), and the expression of APX gene increased significantly to 11.45 times of the control at 25 DAA and lasted for a long time. And GR expression increased to 1.65 times of the control at 20 DAA. The expression of APX gene in resistant cultivar Saidemai 601 increased significantly at 20 DAA to 9.83 times of the control; the expression of GR gene increased significantly only at 25 and 30 DAA, and reached 2.09 and 1.92 times of the control, respectively. The changes of APX and GR activity were consistent with the changes of gene expression. [Conclusion] This study showed that APX and GR were involved in the resistance response of wheat to stripe rust.

Key words Wheat stripe rust; Ascorbate peroxidase; Glutathione reductase; Enzyme activity; Gene expression

小麦条锈病是由条锈菌(*Puccinia striiformis* f. sp. *Tritici*) 侵染引起的世界性气传病害^[1], 具有危害性强和发生面积广等特点, 对小麦的产量与品质造成严重影响。条锈病及其他逆境胁迫致使小麦植株过度积累 H₂O₂ 等活性氧^[2], 这些活性氧可直接攻击膜系统中的不饱和脂肪酸, 破坏细胞膜的结构与功能^[3]。细胞内有多种抗性酶, 可有效清除活性氧, 维持细胞的氧化还原平衡, 保护植物免受伤害^[4]。其中, 抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase, APX)和谷胱甘肽还原酶(glutathione reductase, GR)是抗坏血酸-谷胱甘肽(AsA-GSH)循环中的 2 个关键酶, APX 可利用 AsA 将 H₂O₂ 还原成 H₂O, GR 可借助还原力 NADPH 催化氧化型谷胱甘肽(GSSG)还原生成还原型谷胱甘肽(GSH), 对 GSH 的再生、维持胞内高比率 GSH/GSSG 及植物细胞的氧化还原平衡有重要意义^[5]。前人研究发现, 条锈菌侵染可使叶片 APX 基因表达升高^[6]、活性增强^[7-8]、GR 活性降低^[9], 感病小麦中活性氧水平比抗病小麦高^[9-11], 这些研究集中于小麦的叶片, 着重于对“源-流-库”中“源”的变化, 作为条锈菌直接侵染的营养器官, 条锈菌活体寄生于叶片, 叶片中抗性酶的变化很难排除寄生菌菌丝的影响。由于条锈菌没有直接侵染

籽粒, 尚未发现针对“库”器官籽粒中抗性酶变化的报道, 籽粒的生理功能不同于叶片, 其代谢与叶片的差异也较大^[12]。由于籽粒未受到条锈菌的直接侵染, 籽粒中抗性机制的研究更能说明小麦植株的整体变化。该研究以发育中的籽粒为材料, 分析条锈菌与小麦互作中 APX、GR 基因表达及酶活性的变化, 探讨籽粒对条锈病的抗性应答反应, 以丰富小麦的抗病机理。

1 材料与方法

1.1 供试材料与田间处理 大田试验于 2018—2019 年在河南郑州师范学院试验田(113.62°E, 34.91°N)进行。采用裂区设计, 设置 2 个主处理, 分别是对照区(CK)和条锈病发病区(T), 2 个区间隔 20 m, 间隔区域种植抗病品种赛德麦 601 作为隔离行, 使其保护隔离。副处理为抗病性不同的 2 个冬小麦品种, 分别为抗病品种赛德麦 601 和感病品种郑麦 379。副区面积为 2 m×3 m, 副区间间隔 1 m。对照区的副区之间种植 0.5 m 的抗病品种作为隔离行, 发病区的副区之间种植感病品种作为诱发行, 诱发小麦条锈病发病。于 2019 年 4 月 28 日开始, 将感条锈病叶片撒入感病区进行接种, 每隔 5 d 接种 1 次, 使其发病。其他管理同一般高产田。

1.2 田间取样与条锈病调查 在花后 15 d(15 DAA)、20 d(20 DAA)、25 d(25 DAA)和 30 d(30 DAA)进行取样, 选取典型的病情差别较大的植株麦穗, 剥取穗中部的籽粒, 于 -80 °C 超低温冰箱保存。

基金项目 2019 年度河南省高等学校重点科研项目资助计划(19A21-0025); 郑州师范学院大学生创新性实验计划项目(DCZ2018024); 2019 年度校级大学生科研创新项目。

作者简介 常玉珍(1997—), 女, 河南三门峡人, 从事小麦抗病生理研究。*通信作者, 副教授, 博士, 从事作物生理生态研究。

收稿日期 2020-11-26

使用小麦 0~9 级调查方法^[13],调查取样植株的旗叶、倒二叶、倒三叶的感病程度,以病斑占叶片面积百分比进行分级。公式为 $DI = \sum(\text{各级病叶数} \times \text{发病级别}) / (\text{调查总叶数} \times \text{最高级别}) \times 100$ 。

1.3 酶活性测定 粗酶液提取参考朱祝军等^[14]的方法,APX 活性测定参照 Nakano 等^[15]的方法。以 1 h 氧化 1 μmol AsA 的酶量为 1 个酶活单位 [$\mu\text{mol}/(\text{g} \cdot \text{h})$]。GR 活性测定参照文献^[16]的方法,以 1 h 消耗 1 μmol NADPH₂ 的酶量为 1 个酶活单位 [$\mu\text{mol}/(\text{g} \cdot \text{h})$]。

1.4 基因表达测定 参照杨阳^[17]的方法提取小麦总 RNA,用紫外分光光度计测定 RNA 浓度,吸光值 OD_{260}/OD_{280} 值为 1.8~2.0,说明所提总 RNA 质量良好。参照反转录试剂盒 (TAKARA)说明书进行反转录。根据 APX 和 GR 的 Gene-Bank 登录号,用 Primer Premier 5.0 / NCBI Primer-blast 设计引物,在小麦基因组网站 (http://plants.ensembl.org/Triticum_aestivum/Transcript/Sequence_cDNA) 寻找这 2 个基因的同源序列,通过 Snapgene 软件将设计好的引物与其进行比对,筛选出特异性引物序列(表 1),选用小麦肌动蛋白基因 (Actin) 作为内参基因,引物由河南尚亚生物技术有限公司合成。

表 1 用于 qRT-PCR 反应的引物序列

Table 1 Primer sequences for qRT-PCR reaction

基因名称 Gene name	登录号 Gi number	引物序列(5' to 3') Primer sequence (5' to 3')	片段长度 Fragment length/bp
APX	GI:226897532	TCATCGCCGAGAAGAAGCTGC GAACTGCTCCTTGATGGGCT	188
GR	GI:34334009	TGTTTGGTGGCCAGACAGTT CCACCGTTTGGATATGCTG	180
Actin	AB181991.1	CCAATCTATGAGGGATACACGC AGCGTGTGTGAGGGAG	202

依据试剂盒 (TAKARA) 使用说明进行 qRT-PCR,采用 20 μL 扩增体系,每个样品设 3 次重复。对扩增后的产物进行琼脂糖凝胶电泳,验证抗性酶基因引物扩增产物的分子量。

1.5 统计分析方法 采用 SPSS 17.0 对数据进行均值及标准误差分析。使用相对定量法进行基因的表达分析,用 $2^{-\Delta\Delta Ct}$ 法进行数据分析,试验结果采用 Excel 2003 和 SPSS 17.0 进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 小麦植株条锈病调查结果 对取样的小麦植株进行病情调查,结果(表 2)显示,无论是抗病品种还是感病品种,CK 的病情指数均为 0。15 DAA 时期,抗病品种开始发病,病情

表 2 供试小麦品种的锈病病情指数

Table 2 Rust disease index of wheat varieties tested

小麦品种 Wheat cultivar	处理 Treatment	15 DAA	20 DAA	25 DAA	30 DAA
赛德麦 601	CK	0	0	0	0
Saidemai 601	T	0.67	1.17	4.23	4.57
郑麦 379	CK	0	0	0	0
Zhengmai 379	T	7.65	26.98	41.27	42.50

指数为 0.67,在 25 DAA 和 30 DAA 时期病情指数分别为 4.23 和 4.57,整体上病情较轻;感病品种在 15 DAA 时期病情指数已达 7.65,在 20 DAA 病情指数升高至 26.98,随后一直持续升高至 30 DAA,病情较为严重。

2.2 琼脂糖凝胶电泳结果 对扩增后的产物进行琼脂糖凝胶电泳检测,条带见图 1,与设计片段长度一致。

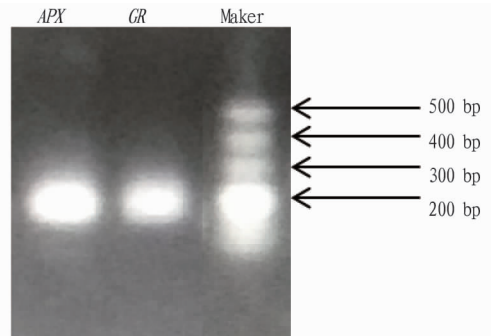


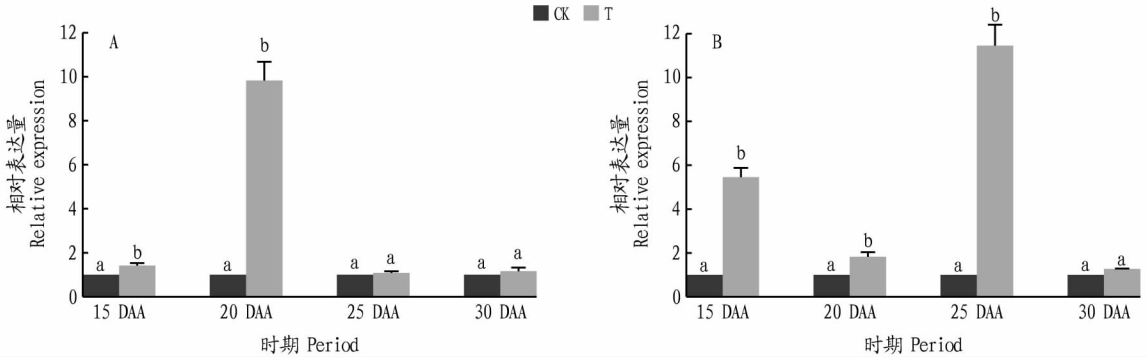
图 1 APX 和 GR 基因引物扩增产物的分子量

Fig. 1 Molecular weight of primer amplified products of APX and GR genes

2.3 小麦条锈病对 APX 基因表达量及酶活性的影响 从图 2 可见,接种条锈菌 10 d 后,即在 15 DAA 时期,抗病品种赛德麦 601 中 APX 基因表达量略有升高(为 CK 的 1.41 倍),在 20 DAA 有一个大幅度的上调表达,上调至 CK 的 9.83 倍,在 15 和 20 DAA 时期均达到显著差异水平 ($P < 0.01$),在 25 DAA、30 DAA 时期恢复至与 CK 较为接近的水平。整体上抗病品种除了 20 DAA 时期上调幅度较大之外,其他时期变化幅度很小,是 CK 的 1.08~1.41 倍。感病品种郑麦 379 的 APX 基因表达持续升高,15 DAA 至 25 DAA 时期,表达量分别是 CK 的 5.45、1.82 和 11.45 倍,15 DAA 至 25 DAA 时期均达到差异显著水平 ($P < 0.05$),在 30 DAA 时期,恢复至与 CK 几乎相同的水平。

从图 3 可见,接种条锈菌对小麦籽粒 APX 酶活性也产生了显著影响,抗病品种赛德麦 601 APX 酶活性呈持续升高趋势,升高幅度是 CK 的 0.14~1.10 倍,仅 25 DAA 时期几乎没有变化,酶活性变化趋势与基因表达一致。感病品种郑麦 379 的 APX 酶活性在 15 DAA~30 DAA 时期持续升高,达到显著差异水平 ($P < 0.05$),升高幅度在 25 DAA 时期高达 5.34 倍,高于抗病品种的升高幅度,APX 酶活性的变化与基因表达量的变化一致。

在条锈病发病较为严重的时期(15 DAA~25 DAA),抗病品种赛德麦 601 在 20 DAA 时期 APX 基因表达和酶活性升高,推测 APX 表达和酶活的升高会使细胞内的 A_sA、GSH 等消耗,以清除该时期骤然升高的活性氧。随后,在 25 DAA 时期抗病品种赛德麦 601 的 APX 表达和酶活性与 CK 持平,推测是籽粒细胞中活性氧恢复至正常水平,处于一种较为稳定的氧化还原状态,这可能是抗病品种对条锈菌胁迫的抗性应答反应。而感病品种郑麦 379 的 APX 表达和酶活性持续升高,推测是细胞中的活性氧水平较高,未得到及时、有效清除所致。

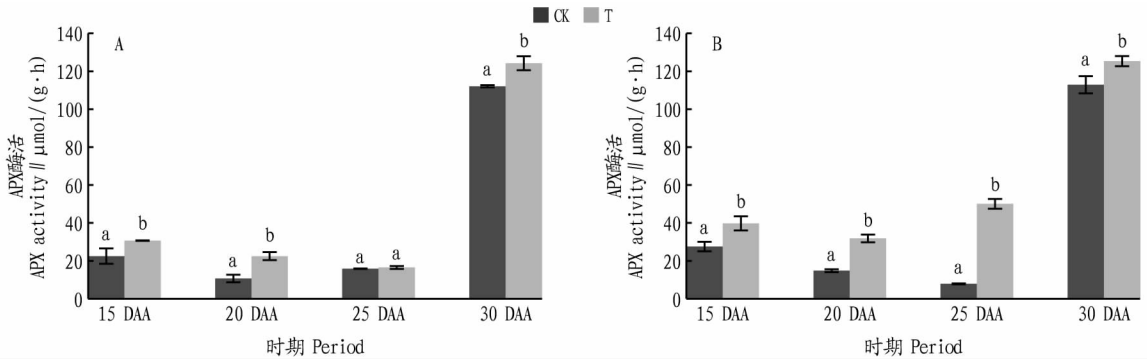


注:A 为赛德麦 601,B 为郑麦 379;不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$)

Note: A. Saidemai 601, B. Zhengmai 379; different lowercase letters mean significant differences ($P < 0.05$)

图2 小麦条锈病对籽粒 APX 基因表达的影响

Fig. 2 Effect of wheat stripe rust on APX expression in grains



注:A 为赛德麦 601,B 为郑麦 379;不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$)

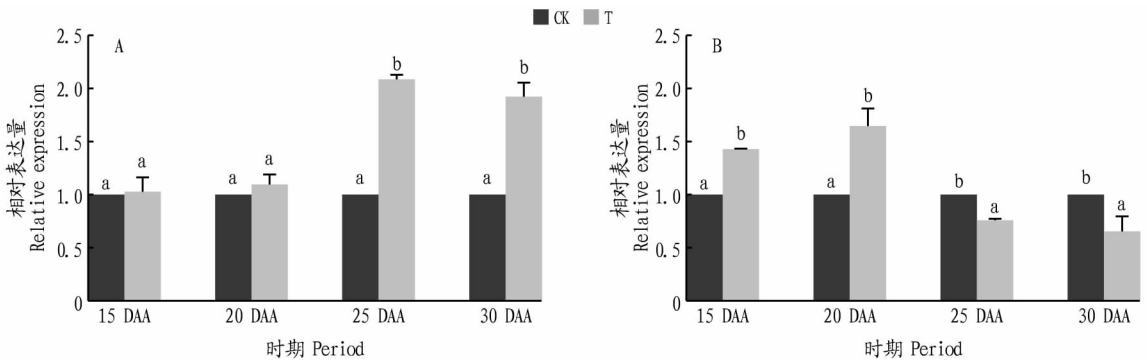
Note: A. Saidemai 601, B. Zhengmai 379; different lowercase letters mean significant differences ($P < 0.05$)

图3 小麦条锈病对籽粒 APX 酶活性的影响

Fig. 3 Effect of wheat stripe rust on APX enzyme activity in grains

2.4 小麦条锈病对 GR 基因表达量及酶活性的影响 由图 4、5 可知,抗病品种赛德麦 601 的 GR 基因表达量在 15 DAA 和 20 DAA 时期与 CK 相差不多,在 25 DAA 和 30 DAA 时期则显著升高($P < 0.05$),分别为 CK 的 2.09、1.92 倍;GR 酶活性的变化与基因表达量的变化相同,在 15 DAA、20 DAA 与 CK

相差不多,而在 25 DAA 和 30 DAA 时期则显著升高,升高至 CK 的 1.27、2.11 倍。抗病品种赛德麦 601 中 GR 基因表达水平和酶活性在 25 DAA、30 DAA 时期的升高,推测与细胞中 GSH 水平的升高有关。



注:A 为赛德麦 601,B 为郑麦 379;不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$)

Note: A. Saidemai 601, B. Zhengmai 379; different lowercase letters mean significant differences ($P < 0.05$)

图4 小麦条锈病对籽粒 GR 基因表达的影响

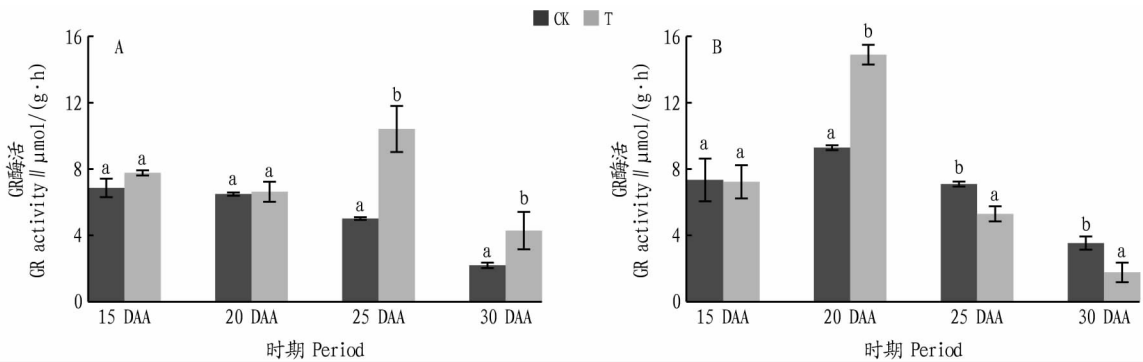
Fig. 4 Effect of wheat stripe rust on GR expression in grains

感病品种郑麦 379 的 GR 基因表达量在 15 DAA 和 20 DAA 时期显著升高($P < 0.05$),分别是 CK 的 1.43 倍和 1.65 倍,在 25 DAA 和 30 DAA 显著降低($P < 0.05$),分别是

CK 的 0.76 倍和 0.65 倍,呈先升高后降低的趋势。GR 酶活性也呈现先升高后降低的趋势,在 20 DAA 时期也显著升高($P < 0.05$),比 CK 升高 1.15 倍,在 25 DAA 和 30 DAA 时期显

著降低,这种变化与基因表达量的变化一致。在 15 DAA 和 20 DAA 时期 GR 基因表达水平和活性升高推测细胞中 GSH

水平较高,GSH 中的活泼巯基可增强小麦籽粒的抗氧化能力。



注:A 为赛德麦 601,B 为郑麦 379;不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$)

Note: A. Saideimai 601, B. Zhengmai 379; different lowercase letters mean significant differences ($P < 0.05$)

图 5 小麦条锈病对籽粒 GR 酶活性的影响

Fig. 5 Effect of wheat stripe rust on enzyme activity in grains

3 结论与讨论

该研究表明,不同感病性的小麦,籽粒 APX 和 GR 基因表达与活性对条锈病的应答也不同。条锈菌侵染抗病品种后,APX 基因表达和酶活性在籽粒发育中期短时间骤增后恢复正常水平,GR 基因表达和酶活性在籽粒发育后期升高。田间条锈病较严重的 20 DAA 时期,抗病品种赛德麦 601 虽然病情指数较低,但是细胞内 APX 表达和酶活性骤然升高,推测是应答该时期活性氧的骤然升高所致,引起 A_5A 短时间被大量消耗而降低。前人有关叶片的研究也证实,条锈菌侵染可引发 H_2O_2 含量升高, A_5A 含量降低^[9,11],与该研究 A_5A 含量降低的推测一致。抗病品种赛德麦 601 的 GR 基因表达和活性仅在 25 DAA 和 30 DAA 时期有所升高。有研究也发现,抗病小麦接种条锈菌 1、2 和 5 d 后,会引起叶片 GR 活性的升高^[9],胁迫条件下 GR 酶活性的增加,有利于提高植物的耐受性^[18-19]。由于 GR 对 GSH 的再生,维持细胞的氧化还原平衡具有重要意义^[5],推测 25 DAA、30 DAA 时期细胞中 GR 表达和活性的升高可引起 GSH 水平升高,以维持细胞内高比率 GSH/GSSG 及氧化还原平衡,这与该时期 APX 表达和酶活性恢复至正常水平的结论一致,在抗病品种中,APX 和 GR 起到接力的作用,APX 在前,GR 在后,依次应答条锈菌侵染。

条锈菌侵染感病品种后,APX 基因表达和酶活性在籽粒发育 4 个时期持续升高,GR 基因表达和酶活性在籽粒发育中期短时间升高后降低。15 DAA 至 30 DAA 时期,感病品种郑麦 379 的 APX 表达和酶活性持续升高,推测籽粒细胞处于较高的活性氧水平,未得到有效清除。前人关于叶片的研究显示,条锈菌侵染使得感病小麦比抗病小麦积累了更高水平的活性氧^[20],APX 基因表达升高^[6],APX 活性增强^[7-8],这与该研究籽粒中的变化一致。白粉菌、稻瘟病菌 (*Pyricularia-oryzae*) 等其他真菌侵染小麦后也发现叶片中 APX 活性升高^[21-22],另有白粉菌侵染大麦引发叶片中 APX 活性持续升高的报道^[23]。有研究发现有关小麦白粉病引发籽粒 APX 在蛋白水平的表达升高^[24]。这些研究与该研究结论一致。该

研究表明,感病品种郑麦 379 的 GR 基因表达和酶活性在 20 DAA 短时间升高后,在 25 DAA、30 DAA 时期降低,推测这个短暂的升高有助于细胞中 H_2O_2 等活性氧水平的降低,但不足以降低至正常的活性氧水平,这种持续的、高水平的活性氧最终引发小麦受到氧化损伤,导致后期 GR 基因表达和活性的降低。前人也有关于条锈病引发感病小麦叶片 GR 活性降低的报道^[9],与该研究 25 DAA、30 DAA 时期的降低一致。

综上所述,感病品种清除活性氧的能力有限,条锈病可诱发感病品种 APX 基因表达和活性持续升高以应对锈病引发的 H_2O_2 持续积累,而 GR 基因表达和活性短暂升高后降低。而抗病品种可有效清除细胞中短时间升高的活性氧,条锈病可诱发抗病品种 APX 基因表达和活性升高,GR 基因表达和活性的升高略为滞后,以维持细胞中的氧化还原状态的平衡,这可能是抗病品种抗性的一种体现。

参考文献

- [1] 蔺瑞明,邱焯,管秀娜,等. 中国小麦条锈病菌鉴别寄主中 4 抗病基因遗传组成分析[J]. 植物保护学报,2007,34(6):573-579.
- [2] MILLER G, SUZUKI N, CIFTCI-YILMAZ S, et al. Reactive oxygen species homeostasis and signalling during drought and salinity stresses[J]. Plant, cell & environment, 2010, 33(4):453-467.
- [3] DE PINTO M C, LOCATO V, DE GARA L. Redox regulation in plant programmed cell death[J]. Plant, cell & environment, 2012, 35(2):234-244.
- [4] ASADA K. The role of ascorbate peroxidase and monodehydroascorbate reductase in H_2O_2 scavenging in plants[M]. New York: Oxidative Stress and the Molecular Biology of Antioxidant Defenses, 1997:715-735.
- [5] 李慧, 阎家亮, 王影, 等. 豆梨中谷胱甘肽还原酶基因的分离、表达特点及酶活性分析[J]. 果树学报, 2019, 36(1):11-20.
- [6] LI H B, WEI G R, XU J R, et al. Identification of wheat proteins with altered expression levels in leaves infected by the stripe rust pathogen[J]. Acta physiologiae plantarum, 2011, 33(6):2423-2435.
- [7] MITTLER R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance[J]. Trends plant science, 2002, 7(9):405-410.
- [8] VAN BREUSEGEM F, VRANOVÁ E, DAT J F, et al. The role of active oxygen species in plant signal transduction[J]. Plant science, 2001, 161(3):405-414.
- [9] CHEN Y E, MAO H T, WU N, et al. Effects of stripe rust infection on the levels of redox balance and photosynthetic capacities in wheat[J]. International journal of molecular sciences, 2020, 21(1):268-287.

(下转第 116 页)

生动物提供良好的栖息地环境。

道路沿线村落较多,养护路的规划以安全为前提,利用现状路口作为养护路入口,不增加新的路口,提高安全性。

将现有道路与周边道路相接,增强绿地可达性,提高绿地利用率。充分利用田间小路,利用设计养护路将外围道路和场地内小路联系起来,与环境形成整体。

表1 不同分段区域主要树种

Table 1 Main tree species in different sections

分段 Sections	基调树 Keystone trees	行道树 Street trees	分区主题 Regional themes	骨干树种 Key tree species	特色花木 Characteristic flowers and trees
丘陵段 Hilly section	黑松、柿树	法桐 白蜡	法桐大道 丁香花谷 枫树林 桃花坡	法桐、银杏、柿树 丁香、龙柏 元宝枫、黄栌 山杏、山桃	金银木、红端木、红叶石楠、连翘 迎春、绣线菊、爬山虎 锦带、火棘、二月兰 紫穗槐、美人梅、二月兰
河谷段 Valley section	刺槐、枫杨、毛白杨	枫杨	多彩河滩 花乔河滩 竹林柳岸	枫杨、白蜡、紫叶李、乌桕、黄金槐 毛泡桐、海棠、杜梨、现状梨 竹、垂柳、水杉	连翘、南天竹、五叶地锦 紫荆、黄刺玫、连翘 紫叶李、忍冬、五叶地锦
平原段 Plain section	白蜡、国槐	马褂木	香槐林 水杉林 樱花林	红花香槐、银杏、现状苹果 水杉、中山杉 樱花、玉兰、蔷薇	丁香、木本绣球、喷雪花 珍珠梅、红叶石楠 贴梗海棠、棣棠

道路系统整体上形成山景段、滨河段和城市段3段路网,各段之间通过跨河桥连接。在景观好的路段设置观景台,方便停车驻足、小憩,欣赏道路周边河流、自然田园景色。

5 结语

通过对城市道路自然和人文景观的深入设计,转化消极空间,将斑块景观通过绿廊联系起来,同时赋予新生机,使场地原有的自然风貌与历史文脉得以延续,人们能够在丰富的活动空间中体验绿色自然的景观,而多元化空间的营造也融入了现代城市生活功能,更多地保证城市道路绿地的作用发挥到最大,提供绿色自然的舒适场地,维护城市生态平衡。机场连接线及220省道绿化项目通过连续纵向的林斑布局,更好地引入周边自然景色,将道路景色与周边景色融为一体,绿化设计与环境整体考虑,让人感受到海滨小城的自然田园之美,也为周边居民提供了一处郊野游乐的好去处。该项目的建成为远期发展的线性郊野公园搭建了完整的空间骨架,同时对促进周边村庄旅游和新农村发展起到了良好的推动作用。

(上接第111页)

- [10] GUO Z J, NAKAGAWARA S, SUMITANI K, et al. Effect of intracellular glutathione level on the production of 6-methoxymellein in cultured carrot (*Daucus carota*) cells[J]. *Plant physiology*, 1993, 102(1): 45-51.
- [11] FENG H, WANG X J, ZHANG Q, et al. Monodehydroascorbate reductase gene, regulated by the wheat PN-2013 miRNA, contributes to adult wheat plant resistance to stripe rust through ROS metabolism[J]. *Biochimica et biophysica acta*, 2014, 1839(1): 1-12.
- [12] BERGER S, SINHA A K, ROITSCH T. Plant physiology meets phytopathology: Plant primary metabolism and plant-pathogen interactions[J]. *Journal of experimental botany*, 2007, 58(15/16): 4019-4026.
- [13] 王静, 景元书, 黄文江, 等. 冬小麦条锈病严重程度不同估算方法对比研究[J]. *光谱学与光谱分析*, 2015, 35(6): 1649-1653.
- [14] 朱祝军, 喻景权, JOSKA GERENDAS, 等. 氮素形态和光照强度对烟草生长和 H₂O₂ 清除酶活性的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 1998, 4(4): 379-385.
- [15] NAKANO Y, ASADA K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts[J]. *Plant and cell physiology*, 1981, 22(5): 867-880.
- [16] HASANUZZAMAN M, FUJITA M. Exogenous sodium nitroprusside alleviates arsenic-induced oxidative stress in wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings by enhancing antioxidant defense and glyoxalase system[J]. *Ecotoxicology*, 2013, 22(3): 584-596.
- [17] 杨阳. 转移肽大片段缺失的质体型 AGPase 小亚基在小麦淀粉合成中

参考文献

- [1] 胡方瑶, 金凤. 滨海盐碱地区城市道路绿化植物配置设计: 以启东长江口北支新村沙道路为例[J]. *园林*, 2018(6): 60-63.
- [2] 金煜, 闫红伟. 文化、生态与景观融合的城市景观大道规划设计: 以秦皇岛市“秦皇大道”景观规划设计为例[J]. *沈阳农业大学学报(社会科学版)*, 2012, 14(4): 479-483.
- [3] 张春华. 城市道路的绿化景观设计: 以崇明东滩启动区市政道路为例[J]. *园林*, 2015(6): 48-51.
- [4] PATARASUK R, BINFORD M W. Longitudinal analysis of the road network development and land-cover change in Lop Buri Province, Thailand, 1989-2006[J]. *Applied geography*, 2012, 32(2): 228-239.
- [5] 梁国付, 许立民, 丁圣彦. 道路对林地景观连接度的影响: 以巩义市为例[J]. *生态学报*, 2014, 34(16): 4775-4784.
- [6] 吴婧舒, 关柯. 城市道路中的植物景观设计[J]. *安徽农学通报*, 2012, 18(5): 135-136.
- [7] 姚尚, 符铮砂. 道路布线与环境景观的协调配合[J]. *华南理工大学学报(自然科学版)*, 2004, 32(5): 92-96.
- [8] 林文丹. 美丽公路景观设计思考与探究[J]. *现代园艺*, 2019(11): 112-113.
- [9] 朱海雄, 朱德妮, 程昊. 城市设计中道路绿地系统特色风貌设计策略: 以岳阳市为例[J]. *中国园林*, 2019, 35(6): 99-104.
- [10] 陆磊. 浅谈道路绿化的革新[J]. *山西建筑*, 2008, 34(28): 356-357.
- [11] 宣功巧. 运用景观生态学基本原理规划城市绿地系统斑块和廊道[J]. *浙江林学院学报*, 2007, 24(5): 599-603.
- [12] 朱强, 俞孔坚, 李迪华. 景观规划中的生态廊道宽度[J]. *生态学报*, 2005, 25(9): 2406-2412.
- [13] 的功能研究[D]. 郑州: 河南农业大学, 2017.
- [18] FOYER C H, LOPEZ-DELGADO H, DAT J F, et al. Hydrogen peroxide- and glutathione-associated mechanisms of acclimatory stress tolerance and signaling[J]. *Plant physiology*, 1997, 100(2): 241-254.
- [19] DRAŹKIEWICZ M, SKÓRZYŃSKA-POLIT E, KRUPA Z. Effect of BSO-supplemented heavy metals on antioxidant enzymes in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Ecotoxicology and environmental safety*, 2010, 73(6): 1362-1369.
- [20] CHEN Y E, CUI J M, SU Y Q, et al. Influence of stripe rust infection on the photosynthetic characteristics and antioxidant system of susceptible and resistant wheat cultivars at the adult plant stage[J]. *Frontiers in plant science*, 2015, 6(9): 1-11.
- [21] 关西贞, 张卫东, 田纪春. 小麦近等基因系与白粉病菌互作的生理指标研究[J]. *华北农学报*, 2010, 25(1): 217-221.
- [22] DEBONA D, RODRIGUES F A, RIOS J A, et al. Biochemical changes in the leaves of wheat plants infected by *Pycularia oryzae*[J]. *Phytopathology*, 2012, 102(12): 1121-1129.
- [23] BURHENNE K, GREGERSEN P L. Up-regulation of the ascorbate-dependent antioxidative system in barley leaves during powdery mildew infection[J]. *Molecular plant pathology*, 2000, 1(5): 303-314.
- [24] GAO H Y, HE D X, NIU J S, et al. The effect and molecular mechanism of powdery mildew on wheat grain prolamins[J]. *Journal of agricultural science*, 2014, 152(2): 239-253.