

糜子叶片内源激素及保护系酶对黑穗病菌胁迫的响应

吴恩果, 张大众, 刘佳佳, 刘元霞, 高小丽, 高金锋, 冯佰利*

西北农林科技大学农学院, 旱区作物逆境生物学国家重点实验室, 陕西杨凌712100

摘要: 为了探究不同品种糜子叶片的内源激素及保护系酶对黑穗病菌胁迫的响应, 本实验以4个不同抗性水平的糜子品种为材料, 测定了各材料各时期顶三叶的内源激素含量以及保护系酶的活性。结果表明, 感染黑穗病菌后, 各品种糜子叶片的生长素和赤霉素含量降低, 细胞分裂素、脱落酸、水杨酸、茉莉酸和丙二醛含量增加, 超氧化物歧化酶和过氧化物酶活性增加。大部分时期, 抗病品种糜子叶片的细胞分裂素、水杨酸和JA含量均显著高于感病品种, 而生长素、赤霉素和脱落酸含量在抗、感品种间无显著差异。抗病品种糜子叶片的过氧化物酶活性显著高于感病品种, 而丙二醛含量显著低于感病品种。感病早期, 抗病品种叶片超氧化物歧化酶活性显著高于感病品种, 但在后期则显著低于感病品种。

关键词: 糜子; 黑穗病; 内源激素; 保护系酶

糜子(*Panicum miliaceum*)生育期短, 抗旱, 耐瘠薄, 是干旱半干旱地区的重要粮食作物(程炳文2009)。黑穗病(smut)是威胁糜子生产的重要病害之一。而选育糜子抗黑穗病品种是防治糜子黑穗病最有效的途径, 明确其抗性机制是选育抗病品种的基础。相关研究表明, 植物在逆境胁迫下, 会调节自身激素代谢以应对胁迫带来的损伤, 从而表现出植物的抗病性(Fortunato等2015)。高增贵等(2011)研究发现, 生长素(indole-3-acetic acid, IAA)参与了玉米对丝黑穗病的抗病性。罗宝杰等(2014)研究发现细胞分裂素(cytokinin acid, CTK)促进细胞分裂和扩大, 对植物生长有显著影响, 有可能参与植物的抗病性。刘清等(2014)研究发现, 赤霉素(gibberellic acid, GA)具有调节作物的株高、分蘖等性状的作用, 在病害胁迫中也起到重要调节作用; 脱落酸(abscisic acid, ABA)参与作物生长发育的多个过程, 并参与植物抵御病菌入侵的过程。骆琰妍等(2013)研究发现, 水杨酸(salicylic acid, SA)在植物应对逆境胁迫时起到积极的防御作用。朱家红和彭世清(2006)认为, 茉莉酸(jasmonic acid, JA)具有广谱的生理效应, 并作为抗病信号转导途径中的重要信号分子, 参与植物的防御反应。

与此同时, 植物在逆境胁迫下会产生大量有害物质。张树生等(2006)研究植物抗病相关酶与抗病性的关系时发现, 病原菌胁迫下植物细胞会产生大量活性氧, 进而产生有损细胞膜的有害物

质丙二醛(malondialdehyde, MDA), 为减轻活性氧(reactive oxygen species, ROS)对细胞的伤害, 植物体内存在多种保护机制(Ma等2011)。其中抗氧化保护酶包括超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶(peroxidase, POD)等。张骥如飞等(2015)研究发现, SOD和POD活性与糜子发病率呈显著负相关关系, 说明其活性在一定程度上反应抗性水平。糜子黑穗病研究起步较晚, 目前研究主要集中在资源抗性鉴定和药剂防治等方面, 关于糜子黑穗病抗病机制的研究鲜有报道。因此, 本试验通过研究各时期糜子叶片在黑穗病菌胁迫下激素含量和酶活性等的变化, 筛选鉴定糜子黑穗病抗性的生理生化指标, 为选育糜子抗黑穗病品种提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

在2014~2016年连续3年对375份糜子(*Panicum miliaceum* L.)资源综合抗性鉴定的基础上, 以筛选出的不同抗性水平的4个品种为材料进行试验, 品种名称及抗性水平见表1。糜子黑穗病菌采于本校试验田发病植株, 阴干保存。抗性分级根据发

收稿 2018-11-07 修订 2019-05-18

资助 国家谷子高粱产业技术体系(CARS-06-A2)和陕西省小杂粮产业技术体系项目(2009-2017)。

* 通讯作者(fengbaili@nwsuaf.edu.cn)。

表1 供试糜子品种信息

Table 1 Information of each cultivars in *P. miliaceum* for test

编号	品种名称	平均发病率%	抗性水平
G1	‘黄粳糜’	44.25	感病
G2	‘粳糜09-01’	35.00	感病
K1	‘巴盟小黑糜’	4.59	高抗
K2	‘黄糜子’	3.09	高抗

病率高低按照王星玉(1990)的标准划分。发病率(%)=发病株数/总株数×100。

1.2 试验设计

实验于2017年在本校试验田进行,6月12日播种,播种前以饱和接种法接种糜子黑穗病菌,试验采用随机区组设计,3次重复。糜子生长至四叶期进行取样,即从7月10日开始,每隔10 d取样一次,直至8月30日。每个重复选取1株糜子植株顶三叶的完整叶片混合后作为样品,样品保存于-80℃冰箱,用于测定IAA、CTK、GA、ABA、SA、JA和MDA的含量以及SOD、POD的活性。于成熟期取‘黄粳糜’的健康植株与发病植株,分别将茎进行横切,固定染色后于光学显微镜下观察组织病变情况,并拍照记录糜子植株农艺性状变化情况。

1.3 测定项目与方法

激素含量测定采用间接酶联免疫法,试剂盒由上海抚生公司提供,测定IAA、CTK、GA、ABA、SA和JA含量。MDA含量与SOD、POD活性测定前叶片提取液采用张盼盼等(2010)的方法制备。

MDA含量测定采用硫代巴比妥酸法(Heath和Packer 1968),结果单位为 $\text{mmol}\cdot\text{g}^{-1}$ (FW)。SOD活性测定采用NBT光化学还原法(王爱国等1983),以反应条件下抑制NBT还原达50%时所需要的酶量为1个SOD活性单位(U),结果单位为 $\text{U}\cdot\text{g}^{-1}$ (FW)。POD活性测定利用Sigma法(施特尔马赫1992),以反应条件下每20 s内引起 A_{420} 增加0.1的酶量为1个POD活性单位(U),结果单位为 $\text{U}\cdot\text{g}^{-1}$ (FW)。

1.4 数据处理与分析

所有数据作图通过Excel 2010软件进行,利用SPSS 22.0软件进行方差分析。

2 实验结果

2.1 黑穗病菌胁迫下糜子组织及农艺性状的变化

图1-A显示,10倍镜下观察到发病糜子植株的茎边缘出现凹陷。40倍镜下观察到病株的维管束鞘不同于健康植株,并且病株薄壁组织细胞内存在大量被染为蓝色的颗粒状物质,而健康植株薄壁组织细胞内不存在。黑穗病菌侵染后,糜子植株出现分蘖增多(图1-B)、节间缩短节数变多(图1-C)和株高降低(图1-D)的情况,而这些情况与其激素异常代谢有关。

2.2 黑穗病菌胁迫下糜子品种内源激素的含量变化

2.2.1 IAA含量变化

各糜子品种叶片的IAA含量在不同时期呈现出不同的变化趋势,大部分时期不同抗性品种间叶片IAA含量无显著差异(图2-A),仅7月30日、8

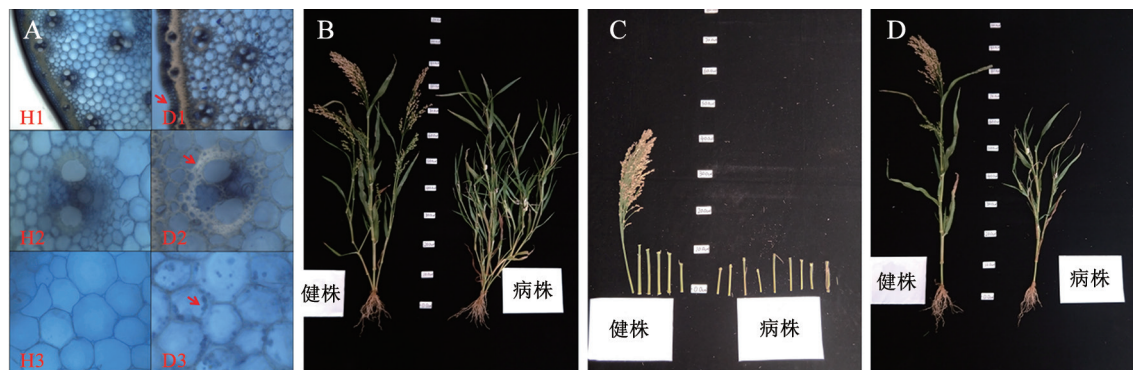


图1 黑穗病菌胁迫下糜子植株组织及农艺性状的变化

Fig.1 Changes in agronomic traits of *P. miliaceum* cultivars under stress smut

A: 糜子的茎、维管束组织和薄壁细胞, H1、D1均为10×, H2、D2、H3、D3为40×, H1~H3: 健康植株的茎、维管束组织和薄壁细胞, D1~D3: 感病植株的茎、维管束组织和薄壁细胞; B: 健康植株与感病植株分蘖数; C: 健康植株与感病植株节间长度; D: 健康植株与感病植株株高。

月30日抗病品种显著低于感病品种。黑穗病菌感染后, 叶片IAA含量降低, 抗病品种降幅小于感病品种(图2-B)。感病后, 叶片IAA含量变化趋势与健康植株一致, 大部分时期不同抗性品种间叶片IAA含量也无显著差异。

2.2.2 CTK含量变化

植株体内CTK含量可以反映植株的抗病性。从图3-A可以看出, 抗病品种叶片CTK含量呈现先升高后降低的趋势, 而感病品种呈现先升高后降低再升高的趋势, 生育前期抗病品种叶片CTK含量均显著高于感病品种, 而在生育后期则相反。

糜子感染黑穗病后, 叶片CTK含量增加, 且抗病品种增幅大于感病品种。感病后(图3-B), 各品种叶片CTK含量变化规律与健康植株一致, 除8月30日外, 抗病品种叶片CTK含量均显著高于感病品种。病原菌侵入后, 抗性越高的品种叶片CTK含量增幅越大, 且含量越高, 表明CTK含量与抗病性可能呈正相关关系。

2.2.3 GA含量变化

总体来看, 不同糜子品种叶片GA含量呈现先降低后升高的变化趋势, 且大部分时期叶片GA含量没有显著差异(图4-A)。糜子感染黑穗病后, 叶片

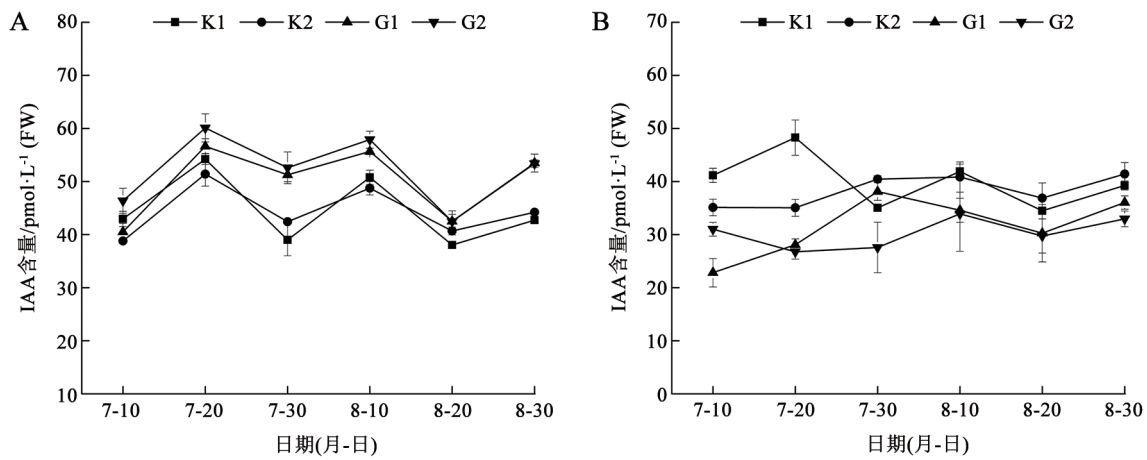


图2 不同时期不同糜子品种叶片的IAA含量变化

Fig.2 Changes of IAA contents in leaves of different *P. miliaceum* cultivars in different growth stages
A: 健康植株; B: 感病植株。下图同此。

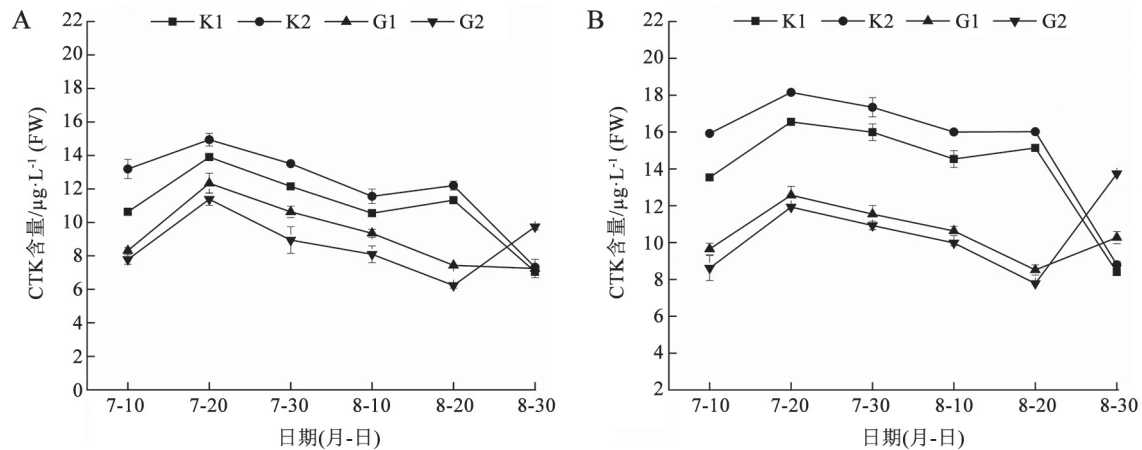


图3 不同时期不同糜子品种叶片的CTK含量变化

Fig.3 Changes of CTK contents in leaves of different *P. miliaceum* cultivars in different growth stages

GA含量下降,感病品种降幅高于抗病品种。感病后(图4-B),各品种叶片GA含量也呈现出先降低后升高的变化趋势且仅7月20日抗病品种显著高于感病品种,其余时期各品种叶片GA含量无显著差异。

2.2.4 ABA含量变化

由图5-A可以看出,抗病品种糜子叶片ABA含量呈现先降低再升高再降低的变化趋势,而感病品种的变化趋势则与之相反。大部分时期抗、感品种之间ABA含量无显著差异,仅7月10日、8月10日抗病品种叶片ABA含量显著高于感病品种。感病后,叶片ABA含量增加,抗、感品种之间的增

幅大致相同。黑穗病菌侵染后,各品种叶片的ABA含量变化规律与健康植株一致(图5-B)。大部分时期抗、感品种间叶片的ABA含量差异不显著。

2.2.5 SA含量变化

SA在植物免疫反应中起着重要作用,SA含量的异常增加会激发机体的防御机制。如图6-A所示,总体来看,随着生育期的推进,不同糜子品种叶片SA含量呈现先上升后降低的变化规律,叶片SA含量具有K2>K1>G1>G2的规律,但各品种间无显著差异。感病后,叶片SA含量增加,感病前期,

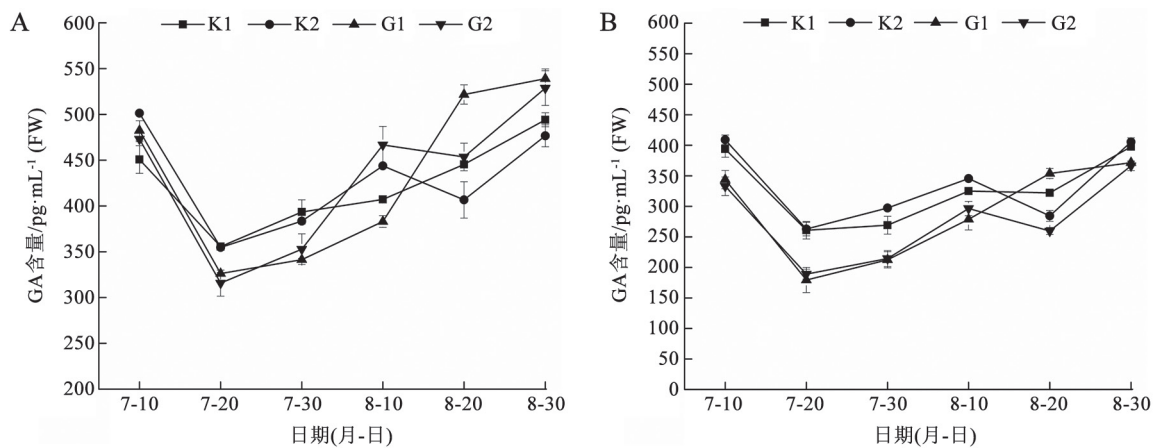


图4 不同时期不同糜子品种叶片的GA含量变化

Fig.4 Changes of GA contents in leaves of different *P. miliaceum* cultivars in different growth stages

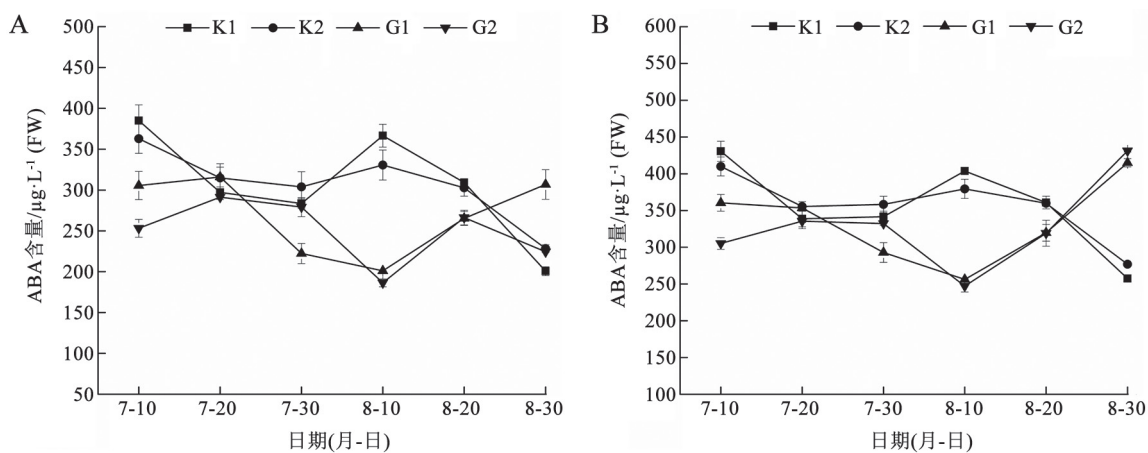


图5 不同时期不同糜子品种叶片的ABA含量变化

Fig.5 Changes of ABA contents in leaves of different *P. miliaceum* cultivars in different growth stages

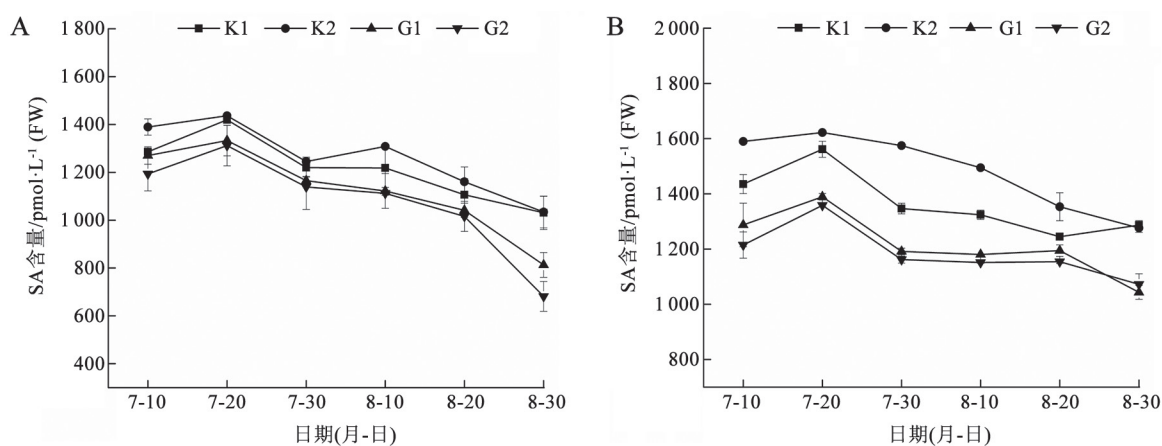


图6 不同时期不同糜子品种叶片的SA含量变化

Fig.6 Changes of SA contents in leaves of different *P. miliaceum* cultivars in different growth stage

抗病品种增幅大于感病品种, 到后期增幅逐渐趋于一致(图6-B)。感染黑穗病后, 叶片SA含量变化规律与健康植株一样, 但不同抗性品种间差异显著, 且抗病的不同品种间差异也显著。

2.2.6 JA含量变化

JA是植物应答各种逆境胁迫的信号分子, 可激发植物产生抗病性。如图7-A所示, 不同糜子品种叶片JA含量呈先升高后降低的变化趋势, 且大部分时期各品种间无显著差异。病菌侵入后, 叶片JA含量上升, 抗病品种的增幅大于感病品种。感病后(图7-B), 各品种叶片JA含量的变化规律与健康植株一致, 且抗、感品种间存在差异, 且同一抗性品种间也存在差异。

2.3 黑穗病菌胁迫下糜子品种MDA含量和保护系酶活性变化

2.3.1 MDA含量变化

随时间推移, 各品种叶片MDA含量均呈上升趋势, 且感病品种叶片MDA含量均显著高于抗病品种, 呈现出G1>G2>K1>K2的规律(图8-A)。病菌侵入后, 叶片MDA含量增加, 抗病品种的增幅低于感病品种。如图8-B所示, 感病后的叶片MDA含量及变化规律与健康株一致。叶片MDA含量在抗、感病品种间差异显著, 抗性越高的品种, MDA含量越低, 说明抗病品种能有效防治脂膜过氧化, 从而抵御病害侵入。

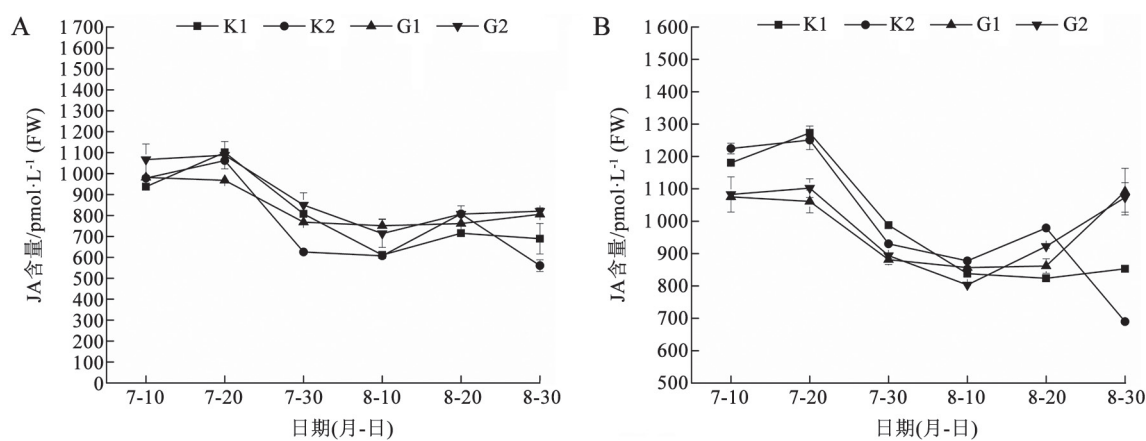


图7 不同时期不同糜子品种叶片的JA含量变化

Fig.7 Changes of JA contents in leaves of different *P. miliaceum* cultivars in different growth stages

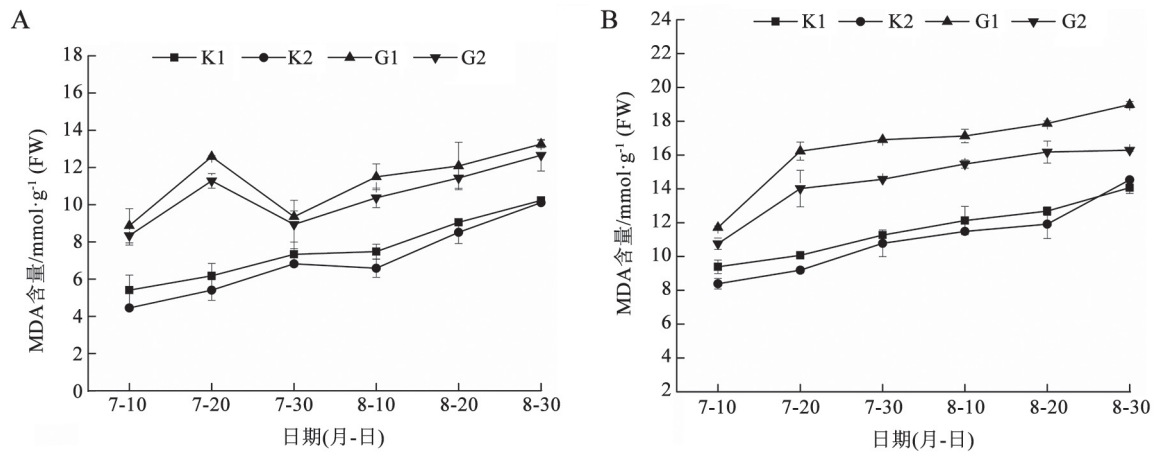


图8 不同时期不同糜子品种叶片的MDA含量变化

Fig.8 Changes of MDA contents in leaves of different *P. miliaceum* cultivars in different growth stages

2.3.2 SOD活性变化

由图9-A所示, 整个生育期内, 各品种糜子叶片SOD活性呈先上升后下降的变化趋势, 且在生育前期抗病品种叶片的SOD活性显著高于感病品种, 而在后期则与前期相反。感染黑穗病菌后, 叶片SOD活性增加, 感病前期, 抗病品种的增幅较大, 而后期则小于感病品种。如图9-B所示, 感病后, 叶片SOD活性的变化规律与健康植株一致。整个生育期内, 抗、感品种间叶片SOD活性差异显著, 这说明SOD活性与抗病性可能具有相关关系。

2.3.3 POD活性变化

总体来看, 随着生育期的推进, 叶片POD活性

呈先上升后下降的变化趋势, 抗病品种叶片POD活性显著高于感病品种(图10-A)。感病早期, 叶片POD活性增加, 且抗病品种增幅大于感病品种。感病后期, 叶片POD活性降低, 抗病品种下降幅度低于感病品种, 但抗病品种叶片POD活性均显著高于感病品种(图10-B)。

3 讨论

内源激素是调节植物生长发育、应对逆境胁迫的重要物质。抗性不同的植株在病菌胁迫下, 体内激素会呈现出不同变化趋势, 这是植物本身抗性机制应对胁迫做出的不同响应(骆琰妍等

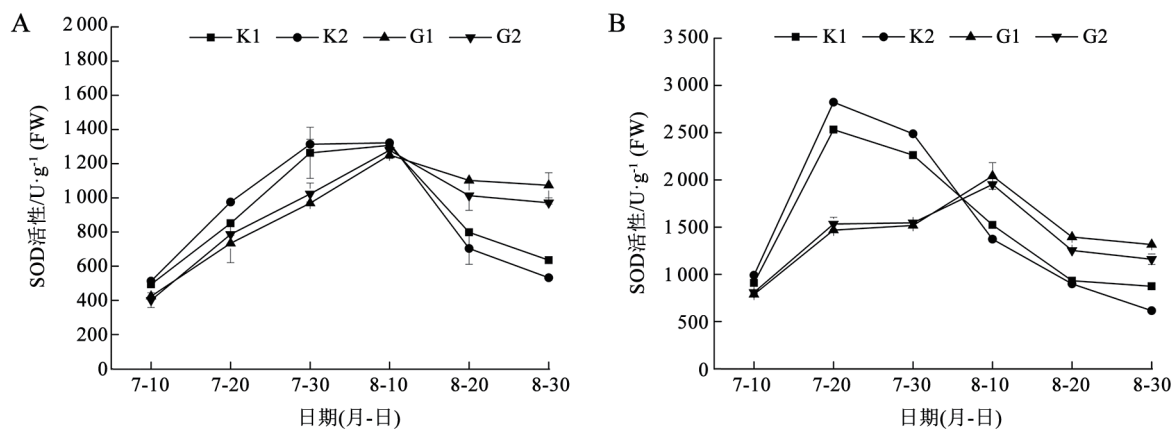


图9 不同时期不同糜子品种叶片的SOD含量变化

Fig.9 Changes of SOD activities in leaves of different *P. miliaceum* cultivars in different growth stages

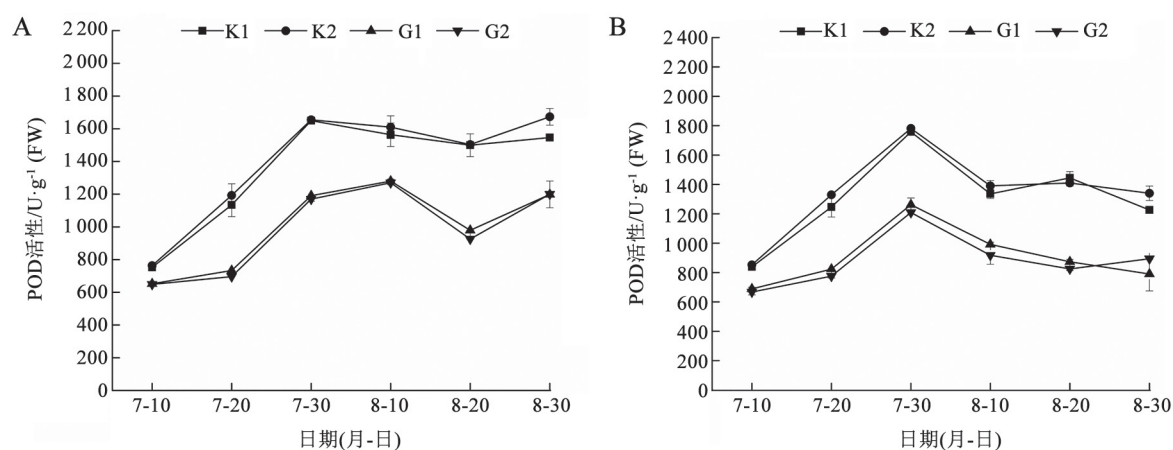


图10 不同时期不同糜子品种叶片的POD含量变化

Fig.10 Changes of POD activities in leaves of different *P. miliaceum* cultivars in different growth stages

2013)。已有研究表明(Llorente等2008), IAA可以增强拟南芥对腐生型病菌的抵御能力, 但不利于对寄生性病菌的免疫反应, 即侵染菌种不一样, IAA的作用也不一样。本研究结果显示, 黑穗病菌侵染后, IAA未增加糜子植株的抗病能力, IAA含量与抗病性可能无相关关系, 其原因可能是因为糜子黑穗病菌是寄生型病菌, IAA对其侵入没有抵御作用。

薛芑(2016)认为, CTK含量增加幅度与植株的抗性呈正相关关系。本试验结果表明, 感病后, 糜子叶片CTK含量增加, 且与抗性可能呈正相关关系, 这与薛芑(2016)的研究结果一致。但在生育后期, 感病品种叶片CTK含量高于抗病品种, 这可能是病原菌侵入后, 感病品种不能很好抑制病菌生长, 病原菌编码产生CTK, 致使植株体内CTK增多(黄强等2010)。黑穗病菌侵染后, ABA含量增加, 但ABA含量与糜子的抗病性可能无相关关系, 其原因可能是ABA含量的增加阻碍了系统获得性免疫的生成, 不利于糜子对寄生性病菌的防御反应。然而, 有研究表明(Audenaert等2002), 病菌侵入后, ABA与胍胍质结合后产生胞间沉积物以应对病菌的入侵, 增加了植物的抗病性, 这与本研究结果不一致, 可能是病原体的菌种不一样造成的。本研究还发现到感病后期, 感病品种ABA含量高于抗病品种, 这可能是因为ABA积累到一定量后对不同抗性品种造成胁迫, 使植株不能正常完成生理周期, 如感病后植株叶片保持长绿不凋落的状态,

而抗性越低这种现象越明显。Yang等(2008)研究表明, GA可以协助水稻抵御水稻矮化病毒(Rice dwarf virus, RDV)的侵染, 但不利于水稻对细菌和真菌的抵抗。而糜子黑穗病属于真菌寄生型侵染病害, 病菌侵入后GA含量降低, 究其原因可能是因为病菌侵入后, 相关抗病基因表达, 使GA发生降解, 并对黑穗病菌表现敏感。

本研究发现, 糜子感染黑穗病后JA含量升高, 且JA含量与抗性可能呈正相关关系, 其作用机理可能是病菌侵入后, JA途径下的相关抗病基因过度表达, 增加了植株的抗病性。莫凤连等(2012)研究黑穗病菌与甘蔗互作也有同样结论。Malamy等(1990)在烟草中注射SA后发现, 叶片坏死面积大幅度减小, 这是SA增强了烟草抗病性的直观表现。本研究中, 糜子感病后, SA含量迅速增加, 然而, 在表观形态上看不出SA增加了糜子的抗病性, 但显微结构表明, 同一时期, 抗病品种组织结构相对完整, 病斑小且侵入的菌丝量少于感病品种, 这也说明了SA增强了糜子植株对病害的抵御能力, 与Malamy等(1990)的研究结果一致。

作物感病后各种激素发生变化, 而激素代谢异常会造成其农艺性状的改变, 如出现株高降低、茎干变细等。吴建国等(2010)认为, 较低的IAA、GA与较高的ABA含量是导致病株株高降低、节间缩短的直接原因。而较低的IAA含量和较高的CTK含量可以促进小麦和水稻分蘖芽的生长(罗宝杰等

2014), CTK的异常增加会导致植株出现小叶丛生的现象(黄强2010)。本试验中发病糜子叶片IAA和GA含量低于健康植株, ABA、CTK含量高于健株, 且田间农艺性状也表现出分蘖增多、小叶丛生等症状。

在病害等逆境胁迫下, 植物细胞产生的大量活性氧会使膜脂过氧化。而SOD是应对活性氧胁迫的第一道防线, 对作物抵御病菌侵入起到重要作用。本试验结果表明, 感病前期, 抗病品种SOD活性和增幅均高于感病品种, 说明抗病材料对活性氧十分敏感, 能够更有效地抑制活性氧的产生, 而后期抗病品种SOD活性低于感病品种, 其原因是随着时间的推移病菌侵入越多, 植株体内活性氧大量产生, 此时的SOD活性较低, 大量活性氧不能被有效排除, 形成了对植株的氧化胁迫, 从而诱导植株发生免疫反应。已有研究表明(朱莲等2008), 抗病品种POD活性增幅较小, 但是降幅也小, 而有关甘蔗与丝黑穗病互作的研究表明POD活性下降程度越大, 甘蔗对丝黑穗病抗性水平越低(莫凤连等2012)。本研究发现, 感病后, 抗病品种POD活性上升快, 但下降则比较慢, 关于POD活性上升的程度与对黑穗病抗性水平的关系与前人研究结果不一致, 有待进一步研究。

本研究中, 糜子感病后, 抗病品种MDA含量显著低于感病品种, 且MDA上升幅度也低于感病品种。其原因是抗病品种中与抗病相关的酶活性较高, 可有效清除植株体内过氧化物, 膜脂过氧化程度较低, MDA含量也较低, 而感病品种抵御病菌的能力弱, 病菌大量侵入后, 膜脂过氧化严重, 从而产生较多MDA, 这与烟草青枯病的研究(柯玉琴等2002)结果一致。

本研究表明, 糜子感染黑穗病菌后, 抗病品种较感病品种来说, 能够通过更高强度地提高保护酶活性和能抵御病害入侵相关的内源激素来抵御病原菌的侵入。当糜子植株受到病菌侵入时, 与植株抵御病害入侵可能无关的内源激素如IAA、GA和ABA等在植株中的变化不大, 致使抗、感品种无显著差异。可能参与植株抵御病害入侵的内源激素或酶如CTK、SA、JA、SOD和POD等在病菌侵入后其含量和活性急剧增加。而这些激素和

酶在感病品种中含量和活性上升慢, 在抗病品种中则较快致, 这使抗、感品种之间存在差异, 所以CTK、SA、JA和MDA含量、SOD和POD活性可以作为植物抗病性鉴定的参考指标, 作为植物抗病性鉴定的常规方法。

参考文献(References)

- Audenaert K, De Meyer GB, Höfte MM (2002). Abscisic acid determines basal susceptibility of tomato botrytis cinerea and suppresses salicylic acid-dependent signaling mechanisms. *Plant Physiol*, 128 (2): 491–501
- Cheng BW (2009). Pioneer Crop in Dryland - Broomcorn Millet. Yingchuan: Ningxia People's Publishing Press (in Chinese) [程炳文(2009). 旱地先锋作物—糜子. 银川: 宁夏人民出版社]
- Fortunato AA, Debona D, Bernardeli AMA, et al (2015). Defence-related enzymes in soybean resistance to target spot. *Pathology J*, 163 (9): 731–742
- Gao ZG, Zhang BY, Zhang XF, et al (2011). The change impact of endogenous hormones in maize plant infected by *Sporisorium reilianum*. *J Maize Sci*, 19 (2): 80–83 (in Chinese with English abstract) [高增贵, 张宝艳, 张小飞等(2011). 玉米丝黑穗病菌对植株体内内源激素水平改变的影响. *玉米科学*, 19 (2): 80–83]
- Heath RL, Packer L (1968). Steady-state fluorescence of spinach chloroplasts and electron flow. *Arch Biochem Biophys*, 125 (3): 1019–1022
- Huang Q (2010). Studies on variations of endogenous hormone levels in relation to maize rough dwarf associated with RBSDV (dissertation). Chengdu: Sichuan Agricultural University (in Chinese with English abstract) [黄强(2010). 玉米粗缩病症与内源激素水平变化的关系研究(学位论文). 成都: 四川农业大学]
- Ke YQ, Pang TG, Fang SM (2002). Effects of *Pseudomonas solanacearum* infection on H₂O₂ metabolism and chlorophyll fluorescence parameters in tobacco leaves and its relationship with disease resistance. *Chin J Ecol-Agric Sin*, 10 (2): 36–39 (in Chinese with English abstract) [柯玉琴, 潘廷国, 方树民(2002). 青枯菌侵染对烟草叶片H₂O₂代谢、叶绿素荧光参数的影响及其与抗病性的关系. *中国生态农业学报*, 10 (2): 36–39]
- Liu Q, Dong JH, Shi Q, et al (2014). Dynamic changes of phytohormones as influenced by different plant growth substances in a dwarf-multi rice mutant. *Sci Agric Sin*, 47 (13): 2519–2528 (in Chinese with English abstract) [刘清, 童建华, 史齐等(2014). 一个矮秆多分蘖水稻突变体的植物激素动态特性分析. *中国农业科学*, 47 (13): 2519–2528]
- Llorente F, Muskett P, Sánchez-Vallet A, et al (2008). Repres-

- sion of the auxin response pathway increases *Arabidopsis* susceptibility to necrotrophic fungi. *Mol Plant*, 1 (3): 496–509
- Luo BJ, Xu JX, Ding YF, et al (2014). Effects of endogenous hormone balance on dormancy and germination of tiller bud. *Acta Agron Sin*, 40 (9): 1619–1628 (in Chinese with English abstract) [罗宝杰, 许俊旭, 丁艳锋等(2014). 内源CTK和IAA平衡对水稻分蘖芽休眠与萌发的影响. *作物学报*, 40 (9): 1619–1628]
- Luo YY, Li W, Dai LY (2013). The Progress of the cross-talk among the signaling pathways of phytohormones in plant defense responses. *Chin Agri Sci Bull*, 29 (18): 153–157 (in Chinese with English abstract) [骆琰妍, 李魏, 戴良英 (2013). 不同激素信号途径在植物抗病中的相互作用研究进展. *中国农学通报*, 29 (18): 153–157]
- Ma YH, Ma FW, Wang YH, et al (2011). The responses of the enzymes related with ascorbate-glutathione cycle during drought stress in apple leaves. *Acta Physiol Plant*, 33 (1): 173–180
- Malamy J, Carr JP, Klessig DF, et al (1990). Salicylic acid: a likely endogenous signal in the resistance response of tobacco to viral infection. *Science*, 250 (4983): 1002–1004
- Mo FL, Yang LT, Pan RK, et al (2012). Changes of endogenous hormone content in sugarcane under smut pathogen stress. *J Southern Agric*, 43 (11): 1676–1681 (in Chinese with English abstract) [莫凤连, 杨丽涛, 潘如科等(2012). 甘蔗黑穗病菌胁迫对甘蔗内源激素含量的影响. *南方农业学报*, 43 (11): 1676–1681]
- Stellmach B (1992). *Enzyme Assay*. Beijing: China Light Industry Press (in Chinese) [施特马赫(1992). 酶的测定方法. 北京: 中国轻工业出版社]
- Wang AG, Luo GH, Shao CB, et al (1983). A study on the superoxide dismutase of soybean seeds. *Acta Phytophysiol Sin*, (1): 79–86 (in Chinese with English abstract) [王爱国, 罗广华, 邵从本等(1983). 大豆种子超氧化物歧化酶的研究. *植物生理学报*, (1): 79–86]
- Wang XY (1990). *Chinese Alfalfa Variety Resource Characterization Set*. Beijing: Agriculture Press (in Chinese) [王星玉(1990). 中国黍稷品种资源特性鉴定集. 北京: 农业出版社]
- Wu JG, Wang P, Xie LY, et al (2010). Affection of *Rice dwarf virus* on three phytohormones and transcriptional level of related genes in infected rice. *Acta Phytopathol Sin*, 40 (2): 151–158 (in Chinese with English abstract) [吴建国, 王萍, 谢荔岩等(2010). 水稻矮缩病毒对3种内源激素含量及代谢相关基因转录水平的影响. *植物病理学报*, 40 (2): 151–158]
- Xue Y (2016). *Functional characterization and mechanism on rice sheath blight resistance of jasmonic acid and cytokinin signal related genes and resistant QTL *QSB-11^{LE}** (dissertation). Yangzhou, Jiangsu: Yangzhou University (in Chinese with English abstract) [薛芎(2016). 水稻茉莉酸和细胞分裂素信号相关基因及QTL *QSB-11^{LE}*的抗纹枯病功能和机理研究(学位论文). 江苏扬州: 扬州大学]
- Yang DW, Li QD, Yi W, et al (2008). Altered disease development in the *Eui* mutants and *eui* overexpressors indicates that gibberellins negatively regulate rice basal disease resistance. *Mol Plant*, 1 (3): 528–537
- Zhang JRF, Zhou Y, Yang P, et al (2015). Study on physiological changes and correlation with resistance level to the head smut of broomcorn millet after an infection with *Sphacelotheca destruens*. *J China Agric Univ*, 20 (3): 108–113 (in Chinese with English abstract) [张骥如飞, 周瑜, 杨璞等(2015). 糜子感染黑穗病菌后的生理变化及与抗病性关系. *中国农业大学学报*, 20 (3): 108–113]
- Zhang PP, Feng BL, Wang PK, et al (2010). Leaf senescence and protective enzyme system of broomcorn millet under drought condition. *Agric Res Arid Area*, 28 (2): 99–103 (in Chinese with English abstract) [张盼盼, 冯佰利, 王鹏科等(2010). 干旱条件下糜子叶片衰老与保护酶活性变化. *干旱地区农业研究*, 28 (2): 99–103]
- Zhang SS, Hu L, Liu ZL, et al (2006). Relationship between the disease defense-related enzymes and the disease resistance of plants. *Anhui Agri Sci Bull*, 12 (13): 48–49, 5 (in Chinese with English abstract) [张树生, 胡蕾, 刘忠良等(2006). 植物体内抗病相关酶与植物抗病性的关系. *安徽农学通报*, 12 (13): 48–49, 5]
- Zhu JH, Peng SQ (2006). Jasmonic acid and its signal transmission. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 26 (10): 2166–2172 (in Chinese with English abstract) [朱家红, 彭世清(2006). 茉莉酸及其信号传导研究进展. *西北植物学报*, 26 (10): 2166–2172]
- Zhu L, Liu YG, Li XW (2008). Physiological and biochemical changes in *Litsea coreana* var. *lanuginosa* infected by powdery mildew. *J Huazhong Agric Univ*, 27 (1): 41–45 (in Chinese with English abstract) [朱莲, 刘应高, 李贤伟等(2008). 毛豹皮樟感染白粉病菌后生理生化的变化. *华中农业大学学报*, 27 (1): 41–45]

Study on responses of leaf protective enzyme and endogenous hormone to smut fungus stress in broomcorn millet

WU En-Guo, ZHANG Da-Zhong, LIU Jia-Jia, LIU Yuan-Xia, GAO Xiao-Li, GAO Jing-Feng, FENG Bai-Li*

College of Agronomy, Northwest A&F University, State Key Laboratory of Crop Stress Biology for Arid Areas, Yangling 712100, China

Abstract: In order to explore the response of endogenous hormones and protective enzymes to the stress of head smut in the leaves of different varieties of broomcorn millet, four broomcorn millet cultivars with different resistance levels were used as materials. The endogenous hormones contents and protective enzymes activities of the top three leaves were determined at various stages. The results showed that, after infecting with smut, the contents of auxin and gibberellin in the leaves were decreased, the contents of cytokinin, abscisic acid, salicylic acid, jasmonic acid, and MDA were increased, and the activities of SOD and POD were increased. In most periods, the contents of cytokinin, salicylic acid and jasmonic acid in resistant cultivars were significantly higher than those in susceptible cultivars, while there were no significant differences in the contents of auxin, gibberellin and abscisic acid between resistant and susceptible cultivars. The POD activities of resistant varieties were significantly higher than those of susceptible varieties, while the MDA contents were significantly lower than those of susceptible varieties. During the early stage of smut infection, the SOD activities in resistant varieties were significantly higher than those of susceptible varieties, but in the late infection stage, they were significantly lower than those of susceptible varieties.

Key words: broomcorn millet (*Panicum miliaceum*); head smut; endogenous hormones; protective enzyme

Received 2018-11-09 Accepted 2019-05-18

This work was supported by The National Industrial Technology System of Broomcorn Millet and Sorghum (CARS-06-A26) and Industrial Technical System Project of Shanxi Grain (2009-2017).

*Corresponding author (fengbaili@nwsuaf.edu.cn).