

番茄‘Ls-89’和‘坂砧2号’幼苗活性氧代谢对南方根结线虫侵染的反应

贾双双^{1,2}, 徐坤^{2*}

(1. 安徽科技学院生命科学学院, 安徽 凤阳 233100; 2. 山东农业大学园艺科学与工程学院, 山东 泰安 271018)

摘要: 为了解番茄(*Lycopersicon esculentum*)砧木幼苗活性氧代谢与抗南方根结线虫(*Meloidogyne incognita*)的关系, 以高感品种‘Ls-89’与高抗品种‘坂砧2号’为材料, 采用盆栽人工接种法, 研究了南方根结线虫侵染对番茄砧木幼苗活性氧代谢的影响。结果表明, 未接种南方根结线虫的番茄砧木幼苗, 其根系与叶片活性氧水平及相关酶活性在品种间没有显著差异。接种南方根结线虫后, 两品种幼苗根系与叶片的 O_2^- 生成速率和 H_2O_2 含量均升高, 且‘坂砧2号’显著高于‘Ls-89’, 但‘Ls-89’的MDA含量则显著高于‘坂砧2号’。两品种幼苗根系与叶片的SOD活性均在侵染早期降低, 以‘坂砧2号’降幅较大; 但POD、CAT活性在侵染早期变化不大, 至侵染中后期则显著升高。因此, 番茄抗性品种砧木幼苗的膜脂抗氧化能力较强, 活性氧水平较高, 且SOD活性对南方根结线虫侵染敏感。

关键词: 番茄; 砧木; 南方根结线虫; 活性氧; 保护酶活性

doi: 10.11926/j.issn.1005-3395.2016.01.009

Reactive Oxygen Metabolism and Response to *Meloidogyne incognita* Infection in Tomato ‘Ls-89’ and ‘Banzhen 2’ Rootstock Seedlings

JIA Shuang-shuang^{1,2}, XU Kun^{2*}

(1. College of Life Science, Anhui Science and Technology University, Fengyang 233100, Anhui, China; 2. College of Horticulture Science and Engineering, Shandong Agricultural University, Tai’an 271018, Shandong, China)

Abstract: In order to understand the relation between reactive oxygen (ROS) metabolism of tomato (*Lycopersicon esculentum*) rootstock seedlings and their resistance to *Meloidogyne incognita*, a high sensitive rootstock ‘Ls-89’ and a high resistant rootstock ‘Banzhen 2’ were planted in pots and inoculated with *M. incognita*, the effect of *M. incognita* infection on ROS metabolism and related enzyme activities in tomato rootstock seedlings was studied. The results showed that ROS level and related enzyme activities in roots and leaves had no significant difference between two varieties uninfected by *M. incognita*. After inoculated by *M. incognita*, both O_2^- generation rate and H_2O_2 content in roots and leaves of two varieties increased, and those in ‘Banzhen 2’ were significantly higher than those in ‘Ls-89’, while MDA content in ‘Ls-89’ was significantly higher than that in ‘Banzhen 2’. At the early stage of infection, SOD activity decreased in roots and leaves of both varieties, and the decline in ‘Banzhen 2’ was bigger than that in ‘Ls-89’. The POD and CAT activities changed hardly at early stage of infection, and then significantly enhanced in middle and late infection stage. Therefore, the resistant rootstock

收稿日期: 2015-04-10

接受日期: 2015-06-19

基金项目: 安徽科技学院引进人才项目(ZRC2013351); 安徽省教育厅项目(KJ2013B078); 安徽科技学院校级重点学科项目(AKZDXK2015C05); 山东省现代农业产业技术体系专项基金(SDAIT-02-022-05)资助

This work was supported by the Project for the Induction of Talents in Anhui Science and Technology University (Grant No. ZRC2013351), the Project of Education Department of Anhui (Grant No. KJ2013B078), the Key Subject of Anhui Science and Technology University (Grant No. AKZDXK2015C05), and the Special Funds for Modern Agricultural Industry Technology System in Shandong (Grant No. SDAIT-02-022-05).

作者简介: 贾双双(1984-), 女, 讲师, 博士, 研究方向为蔬菜栽培生理及分子生物学。E-mail: jiashuang84@163.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: xukun@sdau.edu.cn

seedlings had strong lipid antioxidant ability and high ROS level, and SOD activity in tomato rootstock seedlings was sensitive to the infection of *M. incognita*.

Key words: Tomato; Rootstock; *Meloidogyne incognita*; Reactive oxygen species; Protective enzyme activity

植物寄生线虫病是农业生产中的重要病害之一, 已在世界范围内引发巨大经济损失^[1-3], 对植物线虫病的防治方法^[4-5]、抗性机制^[6]等已有较多研究, 活性氧代谢在植物抗线虫机制中起重要作用^[7]。徐小明等^[8]的研究表明, 南方根结线虫(*Meloidogyne incognita*)侵染茄子(*Solanum melongena*)砧木幼苗后, 根系超氧阴离子(O_2^-)生成速率和 H_2O_2 含量均提高, 且抗病品种的增幅显著高于感病品种; 何龙喜等^[9]的研究表明, 松树(*Pinus sp.*)幼苗感染松材线虫(*Bursaphelenchus xylophilus*)后, 针叶的 H_2O_2 含量显著升高, 但增幅因品种而异。郝玉金等^[10]的研究表明, 山定子(*Malus baccata*)感染南京毛刺线虫(*Trichodorus nanjingensis*)后, 根尖组织的POD活性升高; 刘大伟等^[11]的研究表明, 大豆(*Glycine max*)根系POD活性以抗病品种显著高于感病品种; Zacheo等^[12]的研究表明, 番茄(*Lycopersicon esculentum*)根系SOD活性与抗线虫水平呈负相关, 并认为活性氧积累引起的过敏性细胞坏死反应可能是植物防御病原侵染的机制之一。

番茄是我国设施栽培面积最大的蔬菜之一, 因其复种指数高、连作重茬栽培较为普遍, 致使番茄根结线虫病高发^[13-14]。Lopez-Perez等^[15]和Cary等^[16]指出, 采用抗性品种和利用抗性砧木嫁接栽培将成为最具潜力的防控作物根结线虫病的有效方法, 这也在番茄嫁接栽培中得到了证实^[17-18], 但关于番茄砧木抗南方根结线虫的生理机制尚鲜见报道。为此, 本试验在前文^[19]研究基础上, 选用2个抗根结线虫水平显著不同的番茄砧木品种为试材, 研究了南方根结线虫侵染对番茄砧木幼苗根系与叶片活性氧生成速率、相关保护酶活性的影响, 旨在揭示活性氧代谢与番茄砧木抗南方根结线虫水平的关系, 为作物抗南方根结线虫机制研究提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 材料

试验在山东农业大学园艺实验站进行, 供试番茄(*Lycopersicon esculentum*)砧木为抗南方根结线虫水平显著不同的2个品种‘Ls-89’(高感)和‘坂砧2号’(高抗)^[19]。种子浸种催芽后, 播种于50孔穴

盘内, 播后置日光温室内培养, 昼/夜温度为30°C/18°C, 日间晴天午间光照强度约1200 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 。待幼苗长至3~4片真叶时, 移植于直径25 cm、高18 cm的塑料盆中, 每盆2株, 每品种栽植180盆, 每30盆为1个处理小区, 其中3个小区接种南方根结线虫二龄幼虫, 另3个小区为对照。盆内栽培基质(砂:土=1:2)经160°C高温杀菌2 h。

1.2 南方根结线虫幼虫获取及接种

南方根结线虫由山东农业大学园艺科学与工程学院蔬菜栽培生理实验室提供, 先接种到用无菌土盆栽的易感番茄品种‘毛粉802’根际, 50 d后待番茄根系出现明显根瘤时, 采用刘维志^[20]的方法从根部分离线虫卵, 3~4 d后待卵孵化成二龄幼虫后, 计数备用。

移栽番茄砧木幼苗缓苗后, 在幼苗根围打孔(每盆5孔), 将南方根结线虫二龄幼虫按每盆5000条注入, 对照注入等量清水, 然后用土掩埋。

分别于接种南方根结线虫后第0、1、3、7、14、21、28、35天取样, 每次每小区随机取6株, 每株取中部叶片与根系各4 g, 将根系及叶片用流水洗净, 擦去表面水分后, 投入液氮中, 带回实验室测定 O_2^- 生成速率、 H_2O_2 含量、SOD、POD、CAT活性及MDA含量。

1.3 方法

参照王爱国等^[21]的方法测定 O_2^- 生成速率; 参照林植芳等^[22]的方法测定 H_2O_2 含量, 参照赵世杰等^[23]的方法测定SOD、POD、CAT活性及MDA含量。

1.4 数据处理

采用Microsoft Excel 2003进行数据处理与作图; 采用SPSS 17.0软件中ANOVA法进行单因素分析, Duncan法进行显著性分析。

2 结果和分析

2.1 南方根结线虫侵染对活性氧代谢水平的影响

O_2^- 生成速率 由图1看出, 未接种二龄幼虫

的对照幼苗根系及叶片的 O_2^- 生成速率相对稳定，且两品种间无显著差异($P>0.05$)，但叶片的 O_2^- 生成速率显著高于根系($P<0.01$)。‘Ls-89’和‘坂砧2号’根系的 O_2^- 生成速率均在接种线虫7 d后达峰值，分别比对照升高77.08%和159.31% ($P<0.01$)，之后降

低，至接种后28 d降至最低，随后因线虫的二次侵染， O_2^- 生成速率又升高，但‘坂砧2号’始终高于‘Ls-89’($P<0.05$)。接种后14 d内，‘Ls-89’与‘坂砧2号’叶片的 O_2^- 生成速率均缓慢升高，至21 d达峰值，分别比对照升高54.95%和113.00% ($P<0.01$)。

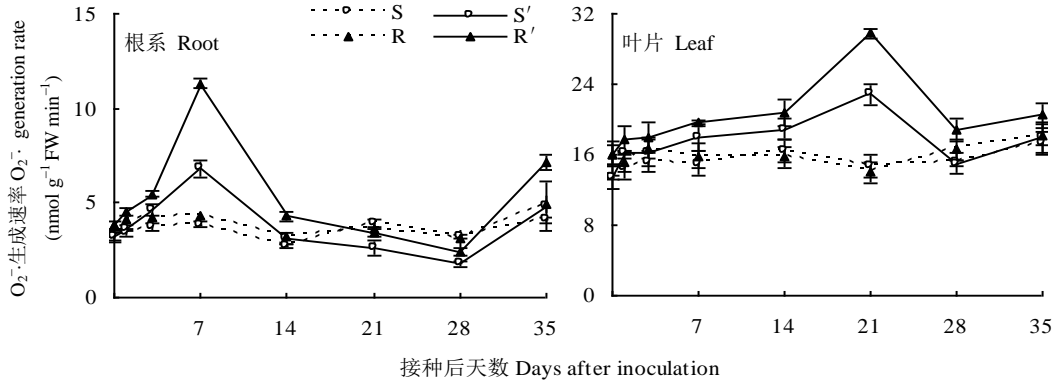


图1 南方根结线虫对番茄砧木幼苗 O_2^- 生成速率的影响。S: ‘Ls-89’对照; R: ‘坂砧2号’对照; S’: 感染的‘Ls-89’; R’: 感染的‘坂砧2号’。下同。

Fig. 1 Effect of *Meloidogyne incognita* infection on O_2^- generation rate in tomato rootstock seedlings. S: Control of ‘Ls-89’; R: Control of ‘Zhenban 2’; S’: Infected ‘Ls-89’; R’: Infected ‘Zhenban 2’. The same is following Figures.

H_2O_2 含量 从图2可见，对照幼苗根系及叶片的 H_2O_2 含量变化不大，且两品种差异不显著($P>0.05$)。但二龄幼虫侵染后 H_2O_2 含量发生剧烈变化，‘Ls-89’和‘坂砧2号’幼苗根系分别在接种后7 d和14 d达峰值，分别比对照升高117.14%和

169.12% ($P<0.01$)，之后 H_2O_2 含量均降低，至接种28 d后二次侵染初期又开始回升；两品种叶片的 H_2O_2 含量变化与根系类似，均在接种7 d达到峰值，分别比对照升高60.69%和87.57% ($P<0.01$)。

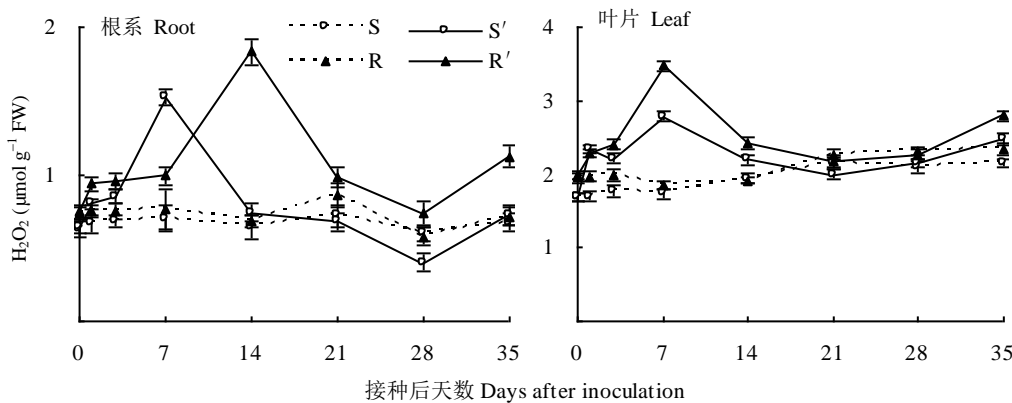


图2 南方根结线虫对番茄砧木幼苗 H_2O_2 含量的影响

Fig. 2 Effect of *Meloidogyne incognita* infection on H_2O_2 content in tomato rootstock seedlings

2.2 南方根结线虫侵染对保护性酶活性的影响

SOD活性 从图3可见，对照番茄砧木幼苗根系与叶片的SOD活性基本呈现逐渐升高的趋势，且‘坂砧2号’略高于‘Ls-89’($P>0.05$)。接种线虫初

期，两品种根系的SOD活性均降低，接种后7 d降至最低，‘Ls-89’和‘坂砧2号’根系的SOD活性分别比对照降低28.21%和47.62% ($P<0.05$)，之后SOD活性升高，接种后28 d达最高，分别为1448和

和 $1241 \text{ U g}^{-1} \text{ FW}$, 分别比对照升高 33.33% ($P < 0.05$) 和 8.20% ($P > 0.05$), 随着二次侵染, SOD 活性又降

低; 而叶片的 SOD 活性在接种后 7 d 最低, 但峰值均出现在接种后 14 d, 此后均维持在较高水平。

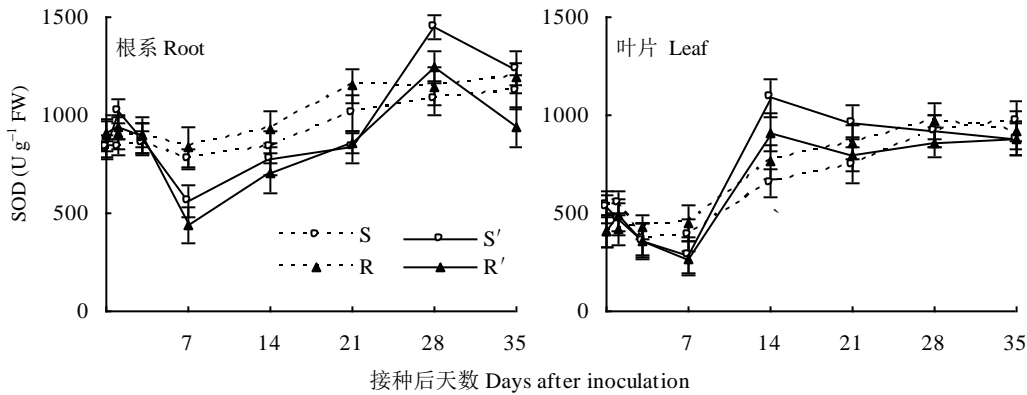


图3 南方根结线虫对番茄砧木幼苗SOD活性的影响

Fig. 3 Effect of *Meloidogyne incognita* on SOD activity in tomato rootstock seedlings

CAT活性 从图4可见, ‘Ls-89’与‘坂砧2号’的对照幼苗根系及叶片CAT活性变化无显著差异 ($P > 0.05$)。遭受线虫侵染后, 根系CAT活性均在接种后14 d达最高, 分别比对照升高158.43% ($P < 0.01$) 和40.78% ($P < 0.05$); ‘Ls-89’叶片的CAT活性也在接种后14 d达峰值, 而‘坂砧2号’叶片则在接种后28 d达峰值, 二者峰值分别比对照提高180.13%和137.82% ($P < 0.01$)。

POD活性 从图5可见, ‘坂砧2号’对照幼苗根系的POD活性显著高于‘Ls-89’ ($P < 0.05$), 但叶片的POD活性则无显著差异 ($P > 0.05$)。接种线虫后, ‘Ls-89’和‘坂砧2号’根系和叶片的POD活性基本呈逐渐升高的趋势, 均在接种后28 d达到峰

值, 但‘坂砧2号’的增幅显著高于‘Ls-89’的 ($P < 0.05$), 之后POD活性均迅速下降。

2.3 南方根结线虫侵染对膜脂过氧化水平的影响

从图6可以看出, ‘Ls-89’与‘坂砧2号’对照幼苗根系与叶片的MDA含量变化不大, 且差异不显著 ($P > 0.05$)。随着线虫侵染时间的延长, 两品种根系与叶片的MDA含量均显著增加, ‘Ls-89’根系与叶片的MDA含量在接种后7 d分别比对照增加94.77%和227.38% ($P < 0.01$), ‘坂砧2号’根系的MDA含量亦在接种后7 d迅速增加, 比对照增加28.15% ($P < 0.05$); 但叶片则于侵染后14 d迅速增加, 比对照增加150.45% ($P < 0.01$)。

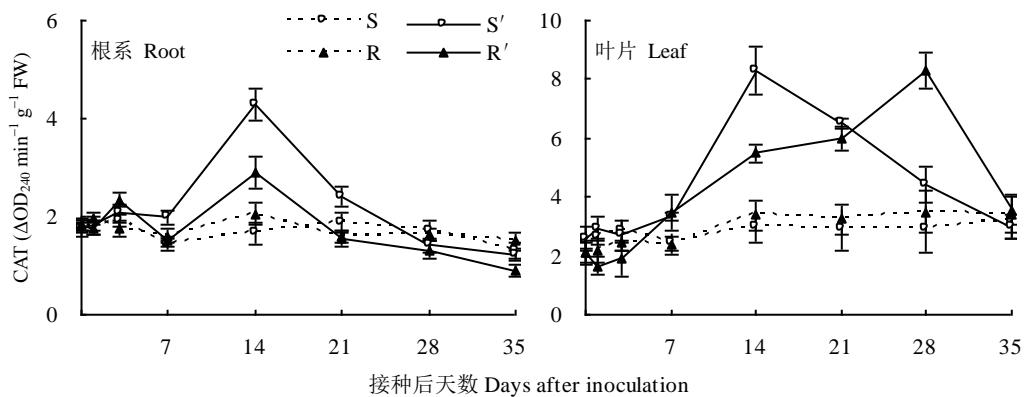


图4 南方根结线虫对番茄砧木幼苗CAT活性的影响

Fig. 4 Effect of *Meloidogyne incognita* on CAT activity in tomato rootstock seedlings

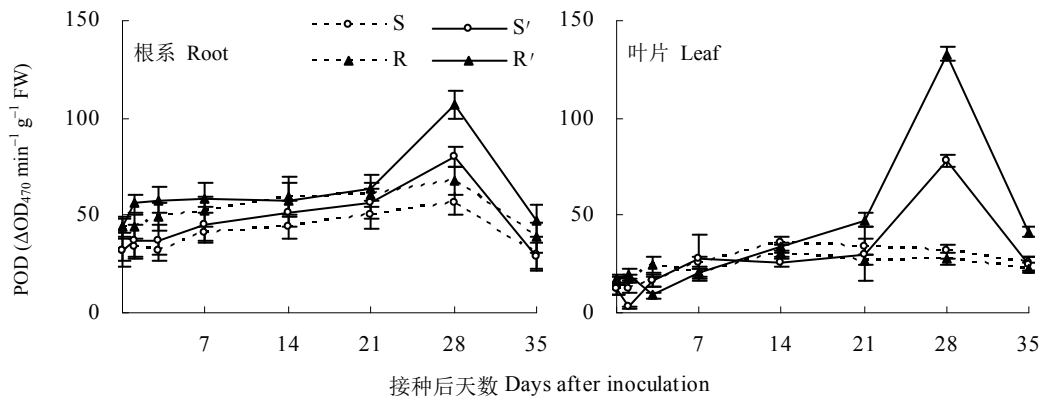


图5 南方根结线虫对番茄砧木幼苗 POD 活性的影响

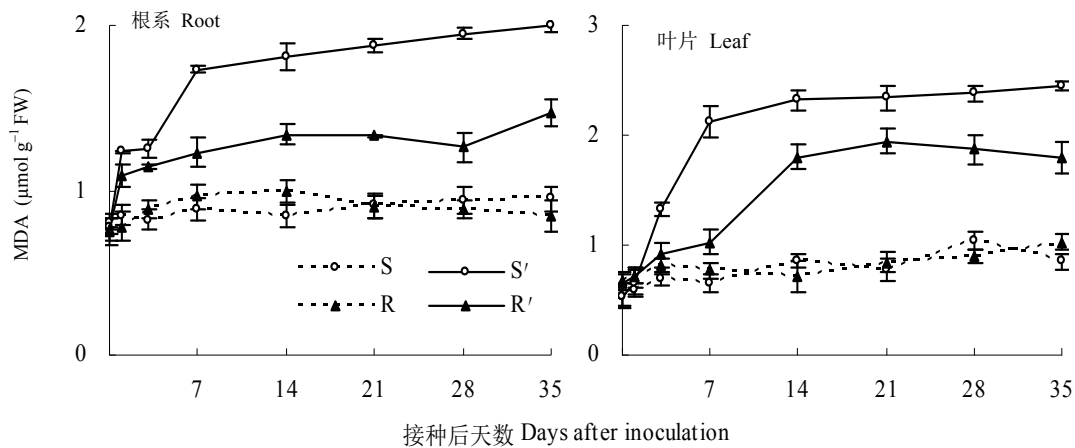
Fig. 5 Effect of *Meloidogyne incognita* on POD activity in tomato rootstock seedlings

图6 南方根结线虫对番茄砧木幼苗 MDA 含量的影响

Fig. 6 Effect of *Meloidogyne incognita* on MDA content in tomato rootstock seedlings

3 讨论

3.1 活性氧代谢水平与番茄砧木幼苗抗南方根结线虫的关系

在正常生长条件下,植物体内活性氧的产生与清除维持着动态平衡,当受到干旱、盐渍、低温及病原物侵害等逆境胁迫时,植物会产生大量 O_2^- 、 H_2O_2 、 $OH\cdot$ 、 1O_2 等活性氧,形成氧化损伤^[24-26],同时 O_2^- 与 H_2O_2 的产生被认为是植物组织对病原体做出的最早保护反应之一^[27-28]。景岚等^[29]的研究表明,不同抗性向日葵(*Helianthus annuus*)接种锈菌(*Puccinia helianthi*)后,其叶片 O_2^- 和 H_2O_2 等活性氧的积累量在侵染早期均迅速升高,且抗病品种显著高于感病品种。郭衍银等^[30]的研究表明,生姜(*Zingiber officinale*)接种南方根结线虫1~3 d后,叶片和根系中积累较高浓度的 O_2^- 和 H_2O_2 ,且叶片显著高于根系,

之后逐渐降低。陈玉惠等^[31]的研究也表明,黑松(*Pinus thunbergii*)与湿地松(*P. elliottii*)幼苗接种松材线虫后,幼茎内 H_2O_2 含量均比对照显著增加。Borden等^[32]的研究表明,多数寄主植物在对病原物的防卫反应中,较早产生 H_2O_2 ,参与寄主对病原物的过敏反应,其作用方向取决于 H_2O_2 的浓度,过高水平的活性氧则可能导致寄主膜系统完整性降低。本研究结果表明,未接种南方根结线虫二龄幼虫的番茄砧木幼苗,根系及叶片活性氧水平在抗性不同品种间没有显著差异;而接种线虫后,不同抗性幼苗根系与叶片的 O_2^- 生成速率和 H_2O_2 含量均表现出周期性升高,且高抗品种‘坂砧2号’显著高于高感品种‘Ls-89’,而MDA含量则以‘Ls-89’显著高于‘坂砧2号’,表明番茄砧木幼苗根系及叶片活性氧水平与其抗南方根结线虫能力存在正相关关系,且高抗品种膜脂抗氧化能力较强,这与郭红莲等^[33]的研

究结论一致。

3.2 保护酶活性与番茄砧木幼苗抗南方根结线虫的关系

在植物与病原物互作过程中,其活性氧清除酶类的活性变化不同^[34]。陈建明等^[35]的研究表明,不同品种水稻(*Oryza sativa*)遭受褐飞虱(*Nilaparvata lugens*)危害后,叶片SOD活性均升高,但POD、CAT活性的变化则因品种不同而异。Montes等^[36]报道,不同抗性小麦(*Triticum aestivum*)品种遭受谷物胞囊线虫(*Heterodera avenae*)侵染后,抗病品种根系SOD与POD活性的增幅均显著高于易感品种。而Zacheo等^[12]的研究表明,番茄幼苗接种南方根结线虫后,抗病品种根系SOD活性均降低,而感病品种则升高。陈玉惠等^[31]的研究表明,接种松材线虫后,黑松与湿地松幼茎SOD与CAT活性均降低。叶德友等^[37]的研究表明,黄瓜(*Cucumis sativus*)幼苗抗南方根结线虫的能力,与根系SOD活性呈负相关,与POD活性呈正相关。本研究结果也表明,不同抗性番茄砧木幼苗接种二龄幼虫后,根系与叶片SOD活性在侵染早期均迅速下降,且高抗品种‘坂砧2号’的降幅显著大于高感品种‘Ls-89’,但POD、CAT活性在侵染早期变化不大,至侵染后期,POD活性则迅速升高,且以高抗品种‘坂砧2号’增幅较大,表明番茄砧木幼苗SOD活性对南方根结线虫侵染较为敏感,这可能与侵染早期较低活性的SOD有利于维持体内较高活性氧水平,从而增强其对南方根结线虫的过敏性反应有关,而侵染后期,POD活性升高则可增强细胞壁的木质化程度^[38],有利于提高其对二次侵染的抗性。

参考文献

- [1] WILLIAMSON V M, HUSSEY R S. Nematode pathogenesis and resistance in plants [J]. *Plant Cell*, 1996, 8(10): 1735–1745.
- [2] SASSER J N. Translated by CHEN S Y. *Plant Parasitic Nematodes: The Farmer's Hidden Enemy Plant Parasitic Nematodes* [M]. Beijing: Popular Science Press, 1992: 4–5.
萨塞 J N. 陈森玉, 译. 植物寄生线虫 农业的隐蔽敌害 [M]. 北京: 科学普及出版社, 1992: 4–5.
- [3] DAN Y, HUANG Z L, WEI X Y, et al. Progress in study on natural toxins against *Bursaphelenchus xylophilus* [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2004, 12(4): 381–387. doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2004.04.018.
丹阳, 黄忠良, 魏孝义, 等. 松材线虫的天然毒素研究进展 [J]. 热带亚热带植物学报, 2004, 12(4): 381–387. doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2004.04.018.
- [4] GIANNAKOU I O, ANASTASIADIS I. Evaluation of chemical strategies as alternatives to methyl bromide for the control of root-knot nematodes in greenhouse cultivated crops [J]. *Crop Prot*, 2005, 24(6): 499–506. doi: 10.1016/j.cropro.2004.09.007.
- [5] CAO Z P, YU Y L, CHEN G K, et al. Impact of soil fumigation practices on soil nematodes and microbial biomass [J]. *Pedosphere*, 2004, 14(3): 387–393.
- [6] ZHAI H, HAO Y J, WANG S H. Preliminary study on the resistance mechanism of apple rootstock to a stubby root nematode [J]. *Acta Phytophylac Sin*, 1999, 26(3): 208–212. doi: 10.3321/j.issn:0577-7518.1999.03.004.
翟衡, 郝玉金, 王寿华. 苹果砧木对南京毛刺线虫的抗性机制初探 [J]. 植物保护学报, 1999, 26(3): 208–212. doi: 10.3321/j.issn:0577-7518.1999.03.004.
- [7] TAN J J, YE J R. Research advance in pathogenic mechanism of pine wood nematode disease [J]. *J Huazhong Agri Univ*, 2003, 22(6): 613–617. doi: 10.3321/j.issn:1000-2421.2003.06.022.
谈家金, 叶建仁. 松材线虫病致病机理的研究进展 [J]. 华中农业大学学报, 2003, 22(6): 613–617. doi: 10.3321/j.issn:1000-2421.2003.06.022.
- [8] XU X M, YU Q, XU K, et al. Effects of infection with *Meloidogyne incognita* on reactive oxygen metabolism and correlated enzyme activities in roots of eggplant rootstock seedlings [J]. *Acta Hort Sin*, 2008, 35(12): 1767–1772.
徐小明, 于芹, 徐坤, 等. 南方根结线虫侵染对茄子砧木幼苗根系活性氧代谢及相关酶活性的影响 [J]. 园艺学报, 2008, 35(12): 1767–1772.
- [9] HE L X, WU X Q, YU L Z, et al. The difference of H₂O₂ and oxidative enzyme in the interaction of different resistance pines and *Bursaphelenchus xylophilus* [J]. *J Nanjing For Univ (Nat Sci)*, 2010, 34(6): 13–17. doi: 10.3969/j.issn.1000-2006.2010.06.004.
何龙喜, 吴小芹, 俞禄珍, 等. 不同抗性松树与松材线虫互作中 H₂O₂ 及其氧化酶活性的差异 [J]. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2010, 34(6): 13–17. doi: 10.3969/j.issn.1000-2006.2010.06.004.
- [10] HAO Y J, ZHAI H, WANG S H. Change of physiochemical substances in *Malus baccata* infected with *Trichodorus nanjingensis* [J]. *Acta Phytopathol Sin*, 1999, 29(1): 82–85. doi: 10.3321/j.issn:0412-0914.1999.01.016.
郝玉金, 翟衡, 王寿华. 山定子感染南京毛刺线虫后几种生理生化物质的变化 [J]. 植物病理学报, 1999, 29(1): 82–85. doi: 10.3321/j.issn:0412-0914.1999.01.016.
- [11] LIU D W, DUAN Y X, CHEN L J, et al. Study on biochemical mechanism of Huipizhi heidou resistant to Race 3 of soybean cyst

- nematode [J]. *Acta Agri Boreali-Sin*, 2009, 24(1): 165–168.
- 刘大伟, 段玉玺, 陈立杰, 等. 灰皮支黑豆抗大豆胞囊线虫 3 号生理小种的生化机制研究 [J]. *华北农学报*, 2009, 24(1): 165–168.
- [12] ZACHEO G, BLEVE-ZACHEO T. Involvement of superoxide dismutases and superoxide radicals in the susceptibility and resistance of tomato plants to *Meloidogyne incognita* attack [J]. *Physiol Mol Plant Pathol*, 1988, 32(2): 313–322. doi: 10.1016/S0885-5765(88)80026-2.
- [13] PENG D L, TANG W H. Advance of resistance gene *Mi* to root-knot nematodes in tomato [J]. *J Shenyang Agri Univ*, 2001, 32(3): 220–223. doi: 10.3969/j.issn.1000-1700.2001.03.017.
- 彭德良, 唐文华. 番茄抗根结线虫 *Mi* 基因研究进展 [J]. *沈阳农业大学学报*, 2001, 32(3): 220–223. doi: 10.3969/j.issn.1000-1700.2001.03.017.
- [14] SASSER J N, EISENBACK J D, CARTER C C, et al. The international meloidogyne project: Its goals and accomplishments [J]. *Annu Rev Phytopathol*, 1983, 21: 271–288. doi: 10.1146/annurev.py.21.090183.001415.
- [15] LÓPEZ-PÉREZ J A, LE STRANGE M, KALOSHIAN I, et al. Differential response of *Mi* gene-resistant tomato rootstocks to root-knot nematodes (*Meloidogyne incognita*) [J]. *Crop Prot*, 2006, 25(4): 382–388. doi: 10.1016/j.cropro.2005.07.001.
- [16] RIVARD C, LOUWS F. Tomato grafting for disease resistance and increased productivity [J/OL]. *Sus Agri R Edu*, 2011: 1–8. <http://www.sare.org/factsheet/12AGI2011>
- [17] DONG D F, CAO Z P, HU J. Effect of tomato resistant rootstock on soil root-knot nematode second-stage juveniles (J_2) and free-living nematode [J]. *Chin J Eco-Agri*, 2008, 16(2): 436–440.
- 董道峰, 曹志平, 胡菊. 番茄抗性砧木对土壤根结线虫二龄幼虫和自由生活线虫的影响 [J]. *中国生态农业学报*, 2008, 16(2): 436–440.
- [18] WANG S H, KONG Y, YANG R, et al. Studies on rootstock screening and resistance to root-knot nematodes for grafted tomato [J]. *China Veget*, 2008(12): 24–27.
- 王绍辉, 孔云, 杨瑞, 等. 嫁接番茄抗根结线虫砧木筛选及抗性研究 [J]. *中国蔬菜*, 2008(12): 24–27.
- [19] JIA S S, GAO R G, XU K. Screening and evaluation of tomato rootstocks for resistance to *Meloidogyne incognita* [J]. *Sci Agri Sin*, 2009, 42(12): 4301–4307.
- 贾双双, 高荣广, 徐坤. 番茄砧木对南方根结线虫抗性鉴定 [J]. *中国农业科学*, 2009, 42(12): 4301–4307.
- [20] LIU W Z. *Plant Nematology* [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2000: 1–438.
- 刘维志. *植物病原线虫学* [M]. 北京: 中国农业出版社, 2000: 1–438.
- [21] WANG A G, LUO G H. Quantitative relation between the reaction of hydroxylamine and superoxide anion radicals in plants [J]. *Plant Physiol Commun*, 1990(6): 55–57.
- 王爱国, 罗广华. 植物的超氧化物自由基与羟胺反应的定量关系 [J]. *植物生理学通讯*, 1990(6): 55–57.
- [22] LIN Z F, LI S S, LIN G Z, et al. The accumulation of hydrogen peroxide in senescing leaves and chloroplasts in relation to lipid peroxidation [J]. *Acta Phytophysiol Sin*, 1988, 14(1): 16–22.
- 林植芳, 李双顺, 林桂珠, 等. 衰老叶片和叶绿体中 H_2O_2 的累积与膜脂过氧化物的关系 [J]. *植物生理学报*, 1988, 14(1): 16–22.
- [23] ZHAO S J, SHI G A, DONG X C. *Techniques of Plant Physiological Experiment* [M]. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2000: 95–97.
- 赵世杰, 史国安, 董新纯. *植物生理学实验指导* [M]. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2000: 95–97.
- [24] DU X M, YIN W X, ZHAO Y X, et al. The production and scavenging of reactive oxygen species in plants [J]. *Chin J Biotechn*, 2001, 17(2): 121–125. doi: 10.3321/j.issn:1000-3061.2001.02.003.
- 杜秀敏, 殷文璇, 赵彦修, 等. 植物中活性氧的产生及清除机制 [J]. *生物工程学报*, 2001, 17(2): 121–125. doi: 10.3321/j.issn:1000-3061.2001.02.003.
- [25] LUO Y L, BI T J, SU Z L, et al. Physiological response of *Kalanchoe tubiflora* leaves to drought stress and rewatering [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2014, 22(4): 391–398. doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2014.04.010.
- 罗银玲, 华婷菊, 苏志龙, 等. 棒叶落地生根对干旱与复水的生理响应 [J]. *热带亚热带植物学报*, 2014, 22(4): 391–398. doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2014.04.010.
- [26] HU X H, LI Y, ZOU T C. Studies on physiological responses to aluminum stress of *Plantago asiatica* [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2014, 22(5): 495–501. doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2014.05.011.
- 胡雪华, 李蕴, 邹天才. 车前对铝胁迫生理响应的研究 [J]. *热带亚热带植物学报*, 2014, 22(5): 495–501. doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2014.05.011.
- [27] TOMÁNKOVÁ K, LUHOVÁ L, PETŘIVALSKÝ M, et al. Biochemical aspects of reactive oxygen species formation in the interaction between *Lycopersicon* spp. and *Oidium neolycopersici* [J]. *Physiol Mol Plant Pathol*, 2006, 68(1/2/3): 22–32. doi: 10.1016/j.pmpp.2006.05.005.
- [28] OTULAK K, GARBACZEWSKA G. Localisation of hydrogen peroxide accumulation during *Solanum tuberosum* cv. Rywal hypersensitive response to potato virus Y [J]. *Micron*, 2010, 41(4): 327–335. doi: 10.1016/j.micron.2009.12.004.
- [29] JING L, WANG L F, KANG J, et al. The accumulation of active oxygens during the interactions of sunflower and rust fungus [J]. *Acta*

- Phytophylac Sin, 2009, 36(3): 246–250.
- 景岚, 王丽芳, 康俊, 等. 向日葵与锈菌互作过程中活性氧的积累 [J]. 植物保护学报, 2009, 36(3): 246–250.
- [30] GUO Y Y, WANG X F, XU K, et al. Effect of *Meloidogyne incognita* on the physiological and chemical changes in ginger [J]. Acta Phytopathol Sin, 2005, 35(1): 49–54. doi: 10.3321/j.issn:0412-0914.2005.01.009.
- 郭衍银, 王秀峰, 徐坤, 等. 生姜对南方根结线虫侵染的生理生化反应 [J]. 植物病理学报, 2005, 35(1): 49–54. doi: 10.3321/j.issn:0412-0914.2005.01.009.
- [31] CHEN Y H, YE J R, WEI C J, et al. Effects of pine wood nematode infection on metabolism of active oxygen in Japanese black pine and slash pine seedlings [J]. J Nanjing For Univ (Nat Sci), 2002, 26(4): 19–22. doi: 10.3969/j.issn.1000-2006.2002.04.005.
- 陈玉惠, 叶建仁, 魏初奖, 等. 松材线虫对黑松、湿地松幼苗活性氧代谢的影响 [J]. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2002, 26(4): 19–22. doi: 10.3969/j.issn.1000-2006.2002.04.005.
- [32] BORDEN S, HIGGINS V J. Hydrogen peroxide plays a critical role in the defence response of tomato to *Cladosporium fulvum* [J]. Physiol Mol Plant Pathol, 2002, 61(4): 227–236. doi: 10.1006/pmpp.2002.0435.
- [33] GUO H L, CHEN J, GAO Z G, et al. The role of reactive oxygen species metabolism in resistance mechanism to gray leaf spot in maize [J]. Acta Phytophylac Sin, 2003, 30(2): 133–137. doi: 10.3321/j.issn:0577-7518.2003.02.005.
- 郭红莲, 陈捷, 高增贵, 等. 玉米灰斑病抗性机制中活性氧代谢的作用 [J]. 植物保护学报, 2003, 30(2): 133–137. doi: 10.3321/j.issn:0577-7518.2003.02.005.
- [34] SONG R F, DING Y L, GONG C R, et al. Research advances in relationship between tobacco resistance and protective enzymes activity [J]. Chin Agri Sci Bull, 2007, 23(5): 309–314. doi: 10.3969/j.issn.1000-6850.2007.05.072.
- 宋瑞芳, 丁永乐, 宫长荣, 等. 烟草抗病性与防御酶活性间的关系研究进展 [J]. 中国农学通报, 2007, 23(5): 309–314. doi: 10.3969/j.issn.1000-6850.2007.05.072.
- [35] CHEN J M, YU X P, CHENG J A, et al. The changes of physiological indexes of different rice varieties after infestation by brown planthopper *Nilaparvata lugens* (Stål) [J]. Acta Phytophylac Sin, 2003, 30(3): 225–231.
- 陈建明, 俞晓平, 程家安, 等. 不同水稻品种受褐飞虱危害后体内生理指标的变化 [J]. 植物保护学报, 2003, 30(3): 225–231.
- [36] MONTES M J, LÓPEZ-BRAÑA I, DELIBES A. Root enzyme activities associated with resistance to *Heterodera avenae* conferred by gene *Cre7* in a wheat/*Aegilops triuncialis* introgression line [J]. J Plant Physiol, 2004, 161(4): 493–495. doi:10.1078/0176-1617-01165.
- [37] YE D Y, QIAN C T, JIA Y Y, et al. Cucumber and its related species for resistance to the southern root-knot nematode *Meloidogyne incognita* and respond to changes of enzyme [J]. Acta Hort Sin, 2009, 36(12): 1755–1760.
- 叶德友, 钱春桃, 贾媛媛, 等. 黄瓜及其近缘种对南方根结线虫的抗性及其酶响应变化的研究 [J]. 园艺学报, 2009, 36(12): 1755–1760.
- [38] WANG W, RUAN M H, QIU Y X, et al. Phenylpropanoid metabolism of sweet potato against *Pseudomonas solanacearum* [J]. Chin J Eco-Agri, 2009, 17(5): 944–948. doi: 10.3724/SPJ.1011.2009.00944.
- 王伟, 阮妙鸿, 邱永祥, 等. 甘薯抗薯瘟病的苯丙烷类代谢研究 [J]. 中国生态农业学报, 2009, 17(5): 944–948. doi: 10.3724/SPJ.1011.2009.00944.