

立枯丝核菌对高粱幼苗活性氧及抗氧化酶活性的影响

郭怀刚^{1,2}, 赵长江^{2*}, 吴亚滨¹

(1 河南省农业科学院长垣分院, 河南长垣 453400; 2 黑龙江八一农垦大学 农学院, 黑龙江大庆 163319)

摘 要:以立枯丝核菌 AG1-IA 接种‘龙杂 19 号’高粱幼苗, 通过盆栽试验在不同侵染时间观测分析高粱幼苗生长及生理代谢相关指标, 揭示立枯丝核菌侵染对高粱生长、渗透调节物质及其抗氧化酶活性的影响机理。结果表明, (1) 高粱幼苗株高、根长、地上(茎和叶片)鲜质量和干质量、地下(根)鲜质量和干质量均随接种时间延长呈下降趋势, 且在接菌 72 h 时较对照依次分别显著下降了 41.0%、29.2%、50.0%、50.0%、53.3% 和 50.0%。(2) 幼苗叶片叶绿素 a 含量在接菌 72 h 时较对照显著下降 45.3%, 叶片 PS II 最大光化学效率(F_v/F_m)值随接菌时间增加而逐渐下降。(3) 幼苗叶片内 MDA、 $O_2^{\cdot-}$ 和 H_2O_2 含量随接菌时间增加均呈逐渐上升趋势, 在接菌 72 h 时较对照分别显著上升 244.6%、140.4% 和 137.0%; 叶片 SOD、POD、APX 和 CAT 的活性在接菌后变化趋势不尽相同, 但在接菌 72 h 时较对照分别显著上升了 16.5%、60.3%、50.0% 和 36.5%。(4) 幼苗叶片可溶性蛋白和可溶性糖含量随接菌时间增加均呈逐渐上升趋势, 并在接菌 24~72 h 增幅均达到显著水平。研究发现, 接种立枯丝核菌可致高粱幼苗植株产生病斑, 体内活性氧过量积累, 膜质发生显著氧化损伤; 侵染前期高粱植株主要以积累更多的渗透调节物质来抵御立枯丝核菌带来的伤害, 侵染后期随植株受到伤害加重, 同时诱导植株抗氧化酶类活性显著增强, 以维持高粱体内活性氧代谢稳态平衡, 减少植物膜进一步氧化损伤。

关键词:高粱; 立枯丝核菌; 活性氧; 抗氧化酶

中图分类号: Q945.78; S435.14

文献标志码: A

Effects of *Rhizoctonia solani* on Reactive Oxygen Species and Antioxidant Enzyme Activities of Sorghum Seedlings

GUO Huaigang^{1,2}, ZHAO Changjiang^{2*}, WU Yabin¹

(1 Changyuan Branch of Henan Academy of Agricultural Sciences, Changyuan, Henan 453400, China; 2 College of Agriculture, Heilongjiang Bayi Agricultural University, Daqing, Heilongjiang 163319, China)

Abstract: Sorghum seedlings of ‘longza 19’ were inoculated with *Rhizoctonia solani* AG1-IA. We investigated the growth and physiological and metabolic indexes of sorghum seedlings at different infection times through pot experiment, so as to reveal the effects of *R. solani* infection on sorghum growth, osmotic regulatory substances and antioxidant enzyme activities. The results showed that: (1) the plant height, root length, aboveground (stem and leaf) fresh and dry mass, underground (root) fresh and dry mass of sorghum seedlings decreased with the extension of inoculation time, which decreased by 41.0%, 29.2%,

收稿日期: 2021-10-30; 修改稿收到日期: 2022-03-20

基金项目: 国家“十三五”重点研发项目(2017YFD0200803); 中央引导地方科技发展专项(ZY16A06); 黑龙江农垦总局科技攻关项目(HNK135-02-05); 黑龙江省农垦总局重点科研计划项目(HKKY190210)

作者简介: 郭怀刚(1993—), 男, 硕士, 研究实习员, 研究方向为作物逆境生理。E-mail: 839290138@qq.com

* 通信作者: 赵长江, 副教授, 硕士生导师, 主要从事寒地作物逆境生理及秸秆炭化利用工作。E-mail: zhaocj15@126.com

50.0%, 50.0%, 53.3% and 50.0%, respectively compared with the control at 72 h after inoculation. (2) The chlorophyll a content of seedling leaves decreased significantly by 45.3% compared with the control 72 h after inoculation, and the maximum photochemical efficiency (F_v/F_m) of PSII decreased gradually with the increase of inoculation time. (3) The contents of MDA and $O_2^{\cdot-}$ and H_2O_2 in seedling leaves increased gradually with the increase of inoculation time, and increased significantly by 244.6%, 140.4% and 137.0% compared with the control 72 h after inoculation; The activities of SOD, POD, APX and CAT in leaves changed differently after inoculation, but increased significantly by 16.5%, 60.3%, 50.0% and 36.5% compared with the control at 72 h. (4) The contents of soluble protein and soluble sugar in seedling leaves increased gradually with the increase of inoculation time, and reached a significant level at 24—72 h; It was found that inoculation with *R. solani* could cause disease spots in sorghum seedlings, excessive accumulation of reactive oxygen species and significant oxidative damage to membrane; In the early stage of infection, sorghum plants mainly accumulate more osmoregulation substances to resist the damage caused by *R. solani*. In the later stage of infection, the damage is aggravated with the plant, and the activities of antioxidant enzymes are significantly enhanced, so as to maintain the steady-state balance of reactive oxygen species metabolism in sorghum and reduce the further oxidative damage of plant membrane.

Key words: *Sorghum bicolor* L.; *Rhizoctonia solani*; reactive oxygen species; antioxidase

中国是种植高粱(*Sorghum bicolor* L.)最早的国家之一,目前虽然高粱已不再是主粮作物,但其在农业生产中仍是不可或缺的。高粱抗旱性好,在中国东北、华北、西北干旱地区和盐碱地区的农作物生产体系中具有不可替代的优势,值得一提的是,高粱产业也是国民经济发展所必需的,例如用于酿酒、饲料和能源等^[1]。但是,高粱的种植过程中不同病害常年普遍发生,例如立枯丝核菌(*Rhizoctonia solani*)引起的高粱立枯病,发病严重时幼苗枯萎死亡。立枯丝核菌是一种土传病原菌,寄主范围广且腐生性强,广泛存在于大自然中,可以侵染 300 多种植物,造成作物减产及品质下降^[2-3]。但是,迄今为止未发现对立枯丝核菌免疫的抗性材料,抗性品种的选育和利用十分有限,除了药剂防治外,科研工作者还在生物防治方面进行了探索。例如,在水稻-油菜轮作土壤中发现弯曲芽胞杆菌(*Bacillus flexus*)和枯草芽胞杆菌(*Bacillus subtilis*)对立枯丝核菌具有拮抗效应^[4];蚯蚓粪和活性污泥浸提液对立枯丝核菌抑制作用分别可高达 78.3% 和 98.8%,能有效防治马铃薯茎溃疡^[5];利用立枯丝核菌低毒菌株防治有机马铃薯生产中的土传病害,可以减少土传疾病,提高有机马铃薯生产的产量^[6]。

其中关于水稻与立枯丝核菌互作机制研究较为系统,取得了长足的进展^[2-3]。但是关于高粱与立枯丝核菌互作研究鲜有报道。高卫东等^[7]从高粱上得到 26 个分离物,发现侵染高粱的立枯丝核菌主要有 AG-1-IA, AG-4 和 AG5,其中多数为 AG1-IA。其中的优势种群与水稻纹枯病一致^[8],给探讨高粱的

抗性机制研究提供了较好的借鉴。本研究以立枯丝核菌 AG1-IA 侵染高粱,根据侵染时间的不同对高粱生长指标和代谢生理指标进行分析,揭示立枯丝核菌侵染高粱幼苗生理代谢过程,以期为高粱抗性育种和栽培提供理论指导。

1 材料和方法

1.1 试验材料

立枯丝核菌(*Rhizoctonia solani*)‘AG1-IA’由四川农业大学郑爱萍教授惠赠;供试高粱(*Sorghum bicolor* L.)品种‘龙杂 19 号’由黑龙江省农科院姜艳喜研究员提供。

1.2 植物种植

试验于 2017—2018 年在黑龙江八一农垦大学黑龙江省秸秆资源化利用工程技术研究中心进行。挑选大小饱满一致无破损的种子,用 10% NaHClO 消毒 15 min,期间不断搅拌,无菌水冲洗 4 次,于培养箱中 28℃ 暗催芽 48 h,将芽长一致的高粱种子播种于基质营养土(蛭石:土=1:1,V:V)中,每盆定植 20 株。生长室培养条件为:昼夜温度(25±2)℃/(20±2)℃,光照 14 h,光强 1000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,相对湿度 60%~80%。

1.3 病原菌接种及表型分析

高粱幼苗长至三叶一心时,采用叶鞘牙签嵌入法进行立枯丝核菌菌丝接种,把长满菌丝的牙签嵌入高粱第一片和第二片叶叶鞘中,喷蒸馏水保湿,在 28℃ 培养室内的塑料小棚中控温保湿培养 72 h。分别在培养 6 h(R6)、12 h(R12)、24 h(R24)、48 h

(R48)、72 h(R72)和不接菌同期对照 72 h(R0)时观测幼苗表型并拍照,同时采用 OS-30p 叶绿素脉冲制荧光分析仪(美国 Opti-Sciences 公司)测定功能叶叶绿素荧光参数最大光化学效率(F_v/F_m),并测定 15 株幼苗株高、根长、地上和地下鲜/干质量,然后取叶片部分用锡箔纸包裹,投入液氮中速冻,−80℃冷藏备用,用于生理指标测定。每个处理 3 次重复。

1.4 相对电导率

剪取不同处理高粱植株相同叶位的叶片,取相同质量,用去离子水冲洗干净,避开主脉剪成大小适宜的长条。称取 0.5 g,置于玻璃试管中,加入 10 mL 去离子水,试管塞封口,室温条件下静置浸泡 24 h,用电导率仪(DDSJ-308F,上海仪电科学仪器股份有限公司)测定浸提液电导率 A,然后将玻璃试管置于沸水中煮沸 30 min,取出冷却至室温,用电导率仪测定电导率 B,重复 3 次,据此计算相对电导率($A/B \times 100\%$)^[9]。

1.5 光合色素含量

参照王学奎^[10]的方法测定 665 nm、649 nm 和 470 nm 波长处测量吸光度值,并计算叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素(Car)的含量。

1.6 可溶性糖和可溶性蛋白含量

参照刘明杨等^[11]用蒽酮法测定可溶性糖含量,在 620 nm 下测定其吸光度值。参照李合生^[12]用考马斯亮蓝 G-250 染色法测定可溶性蛋白含量,在 595 nm 的条件下测定其吸光度值。

1.7 抗氧化相关指标

(1)丙二醛(MDA)含量:参照 Hodges 等^[13]用硫代巴比妥酸法测定,在 450 nm、532 nm、600 nm 下测定其吸光度值。(2)超氧化物歧化酶(superox-

ide dismutase, SOD)活性:参照 Jiang 等^[14]的氮蓝四唑法测定,在 560 nm 波长下测定其吸光度值。(3)过氧化氢酶(catalase, CAT)活性:参照 Jiang 等^[14]的方法测定,在 240 nm 波长下测定其吸光度值。(4)抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase, APX)活性:参照 Jiang 等^[14]的方法测定,在 290 nm 的波长下测定其吸光度值。(5)过氧化物酶(peroxidase, POD)活性:参照 Chen 等^[15]的愈创木酚法测定,在 470 nm 的波长下测定其吸光值。

1.8 活性氧相关指标

超氧阴离子产生速率($O_2^{\cdot -}$)参照 Jiang 等^[14]的羟胺氧化法测定,在 390 nm 的波长下测定其吸光度值。过氧化氢(H_2O_2)的含量参照 Wang 等^[16]的方法测定,在 390 nm 的波长下测定其吸光度值。

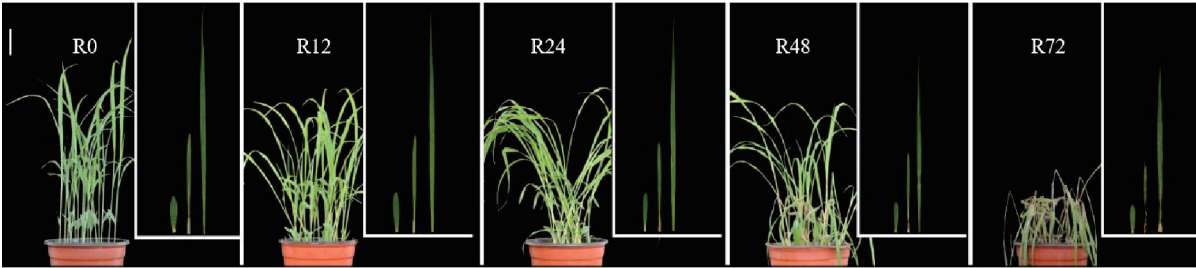
1.9 数据分析

利用 Excel 2010 对数据进行整理和图表制作,利用 SPSS 21 软件进行单因素方差分析,采用 Duncan's 检验法进行多重比较及差异显著性分析。

2 结果与分析

2.1 立枯丝核菌接种对高粱幼苗生长的影响

与对照(R0)相比,高粱幼苗在接种立枯丝核菌 48 h 表现出明显的症状,接种 72 h 所有高粱幼苗因接种部位坏死而表现为枯死、垂折表型(图 1)。同时,随病程的发展接菌高粱幼苗株高、根长、地上(茎和叶片)鲜质量和干质量、地下(根)鲜质量和干质量均随着接种时间延长呈下降趋势,且各指标在 R24、R48 和 R72 处理时均显著降低,其中在 R72 时较对照分别下降了 41.0%、29.2%、50.0%、50.0%、53.3%和 50.0%(表 1),说明立枯丝核菌侵染会阻碍高粱生物量的积累,影响植株正常生长。



R0、R12、R24、R48、R72 分别表示接种立枯丝核菌 0 h、12 h、24 h、48 h、72 h,下同;各时间点右上小图为单株表型图,标尺=5 cm

图 1 接种立枯丝核菌后的高粱幼苗表型

R0, R12, R24, R48, R72 stand for inoculated with *Rhizoctonia immedieate* for 0 h, 12 h, 24 h, 48 h, 72 h, respectively, the same as below; The upper right small picture at each time point is a single plant phenotype picture. Bar=5 cm

Fig. 1 The phenotype of sorghum seedlings inoculated with *Rhizoctonia solani*

表 1 接种立枯丝核菌后高粱幼苗生物量的变化

Table 1 The biomass of sorghum seedlings inoculated with *R. solani*

处理 Treatment	株高 Plant height /cm	根长 Root length /cm	地上鲜重 Shoot fresh weight/g	地下鲜重 Root fresh weight/g	地上干重 Shoot dry weight/g	地下干重 Root dry weight/g
R0	38.47±0.62a	16.43±1.51a	1.68±0.06a	0.15±0.02a	0.56±0.02a	0.12±0.02a
R12	37.20±1.24a	15.12±1.54b	1.54±0.18a	0.14±0.03a	0.54±0.03a	0.11±0.03a
R24	31.32±1.71b	14.43±1.41c	1.27±0.12b	0.11±0.03b	0.41±0.03b	0.08±0.03b
R48	26.40±1.41c	13.40±0.95d	0.92±0.03c	0.08±0.00c	0.31±0.00c	0.06±0.00c
R72	22.68±0.38d	11.63±1.02e	0.84±0.07d	0.07±0.02c	0.28±0.02d	0.06±0.02c

注:同列不同小写字母表示差异显著($P<0.05$),下同
Note:Different lowercase letters in the same column indicate significant differences ($P<0.05$), the same as below

表 2 接种立枯丝核菌后高粱幼苗叶片光合色素含量和 F_v/F_m 的变化

Table 2 The photosynthetic pigment content and F_v/F_m in leaves of sorghum seedlings inoculated with *R. solani*

处理 Treatment	叶绿素 a 含量 Chla content /(mg·g ⁻¹)	叶绿素 b 含量 Chlb content /(mg·g ⁻¹)	总叶绿素含量 Chl content /(mg·g ⁻¹)	类胡萝卜素含量 Car content /(mg·g ⁻¹)	F_v/F_m
R0	0.3073±0.0037a	0.1041±0.0391d	0.4114±0.0353a	0.0253±0.0084b	0.758±0.012a
R12	0.3064±0.0147a	0.1059±0.0291d	0.4123±0.0438a	0.0354±0.0013a	0.734±0.019a
R24	0.3022±0.0064b	0.1168±0.0041c	0.4190±0.0105a	0.0391±0.0012a	0.652±0.013b
R48	0.2850±0.0016c	0.1824±0.0348b	0.4674±0.0335a	0.0447±0.0058a	0.438±0.024c
R72	0.1682±0.0093d	0.2219±0.0421a	0.3901±0.0327b	0.0468±0.0114a	0.220±0.012d

2.2 立枯丝核菌接种对高粱叶片叶绿素含量和最大光化学效率的影响

由表 2 可知,与对照(R0)相比,接种高粱叶片叶绿素 a 含量随处理时间延长逐渐降低,在 R24、R48 和 R72 显著降低,降幅分别达到 1.7%、7.3%和 45.3%;然而,叶片叶绿素 b 和类胡萝卜素含量却呈现增加趋势,两种色素含量在 R72 处理中分别显著增加 35.2%和 19.1%。说明立枯丝核菌侵染高粱后显著影响光合色素的含量,且随发病严重度逐渐明显。进一步分析接种后高粱幼苗叶片 F_v/F_m ,且随立枯丝核菌株接种时间的增加呈逐渐下降趋势,在 R24、R48 和 R72 时较对照分别显著下降了 14.0%、42.3%和 70.9%。由此可见,病菌侵染高粱会导致叶片最大 PSII 的光能最大光化学效率下降。

2.3 立枯丝核菌接种对高粱幼苗叶片丙二醛含量和相对电导率的影响

与对照(R0)相比,处理组高粱叶片中 MDA 含量和相对电导率随立枯丝核菌接种时间增加均呈逐渐上升趋势,且在 R24、R48 和 R72 处理下均与对照差异显著。其中 MDA 含量分别显著上升了 32.7%、128.8%和 244.6%(图 2,A),相对电导率分别相应显著上升了 72.0%、120.4%和 149.1%(图 2,B)。可见,病菌侵染导致高粱膜质发生氧化

损伤、膜透性增大。

2.4 立枯丝核菌接种对高粱幼苗叶片超氧阴离子产生速率和过氧化氢含量的影响

总体来看,处理组高粱幼苗叶片内活性氧含量随病程的发展逐渐显著增加。在 R24、R48 和 R72 处理下,超氧阴离子自由基产生速率较对照分别显著上升了 109.7%、68.3%和 140.4%(图 2,C),过氧化氢含量则分别显著上升了 82.8%、147.0%、137.0%(图 2,D)。说明病菌侵染导致高粱幼苗体内超氧阴离子自由基和过氧化氢含量显著升高。

2.5 立枯丝核菌接种高粱幼苗叶片抗氧化酶活性的影响

与对照(R0)相比,接种病菌高粱叶片中抗氧化酶活性随病程的发展均发生了显著变化,除 POD 外,SOD、CAT 和 APX 活性变化趋势相似,即都出现低于对照的处理点(图 3)。其中,SOD 活性呈先上升后下降再上升的趋势,R24 和 R72 分别显著增加了 8.3%和 16.5%,而 R48 显著下降了 11.3%(图 3,A);POD 活性呈先上升后下降的趋势,但均不同程度地高于对照,在 R24、R48 和 R72 分别显著上升了 34.5%、63.8%和 60.3%(图 3,B);CAT 和 APX 活性呈先下降后上升的趋势,并均在 R24 处理下达到最低值,两种酶活性在 R12~R48 时分别较对

照显著降低了 9.1%~68.2%和 44.2%~78.8%，在 R72 处理时较对照分别显著增加了 50.0%和 36.5%(图 3,C,D)。由此可见，病菌接种致使高粱幼苗体内抗氧化酶活性不同程度增强，用于清除

ROS,维持体内 ROS 稳态,避免膜的氧化损伤。
2.6 立枯丝核菌接种对高粱幼苗叶片可溶性物质含量的影响
与对照(R0)相比,随病程的发展处理组高粱幼

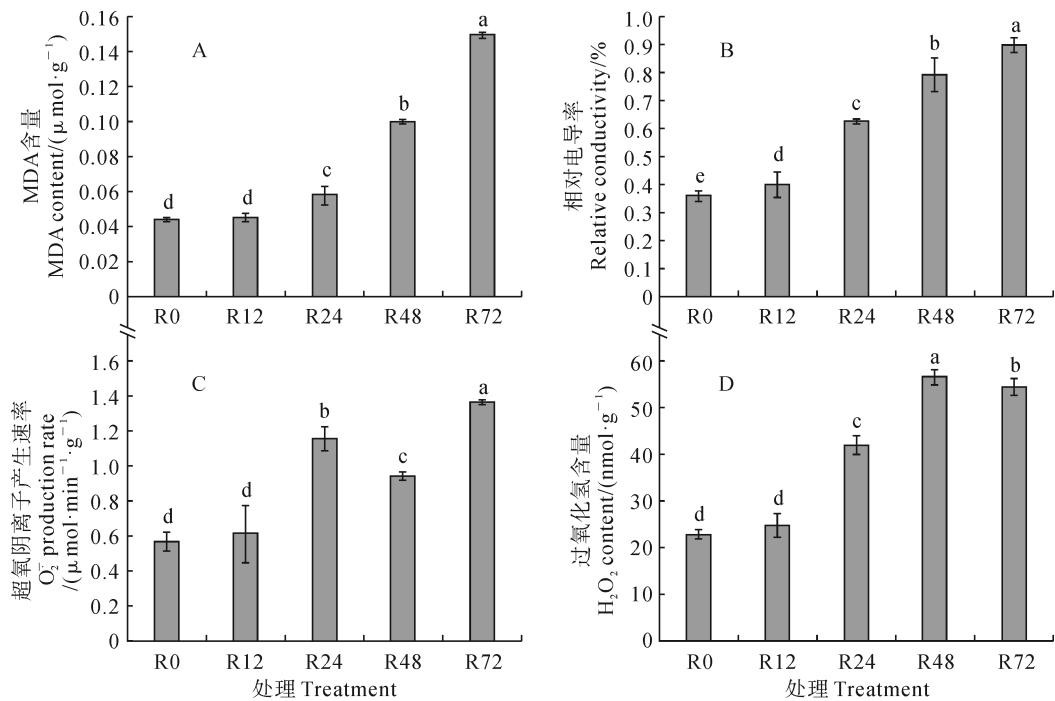


图 2 接种立枯丝核菌后高粱幼苗叶片丙二醛含量、相对电导率、超氧阴离子产生速率和过氧化氢含量的变化
Fig. 2 The malondialdehyde content, relative conductivity, $\text{O}_2^{\cdot-}$ production rate and H_2O_2 content in leaves of sorghum seedlings inoculated with *R. solani*

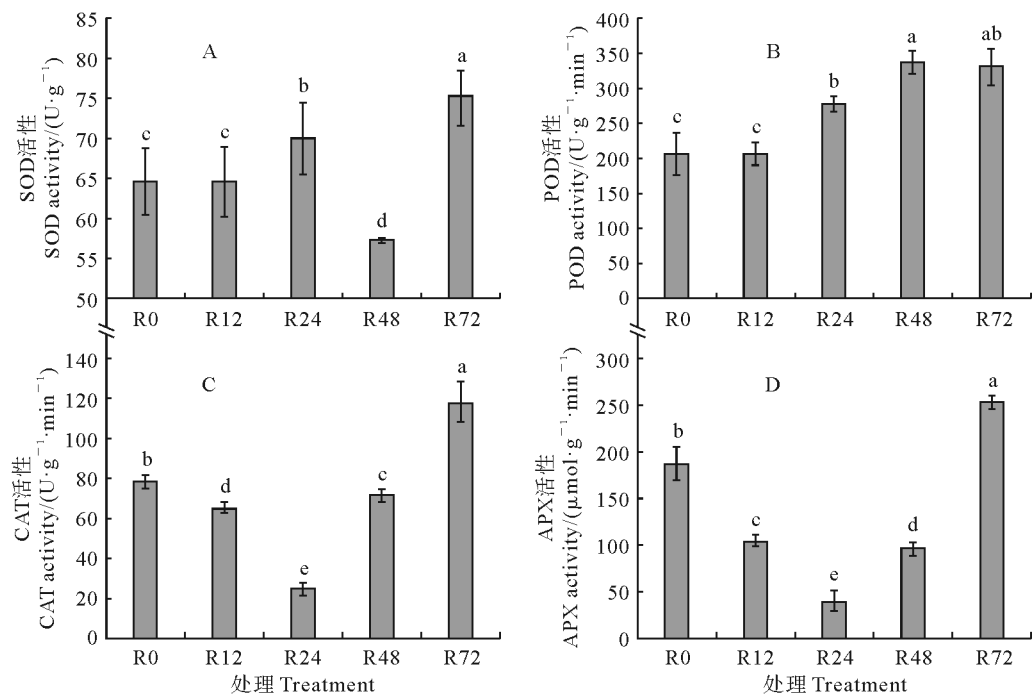


图 3 接种立枯丝核菌后高粱幼苗叶片抗氧化酶活性的变化
Fig. 3 The antioxidant enzyme activities in leaves of sorghum seedling inoculated with *R. solani*

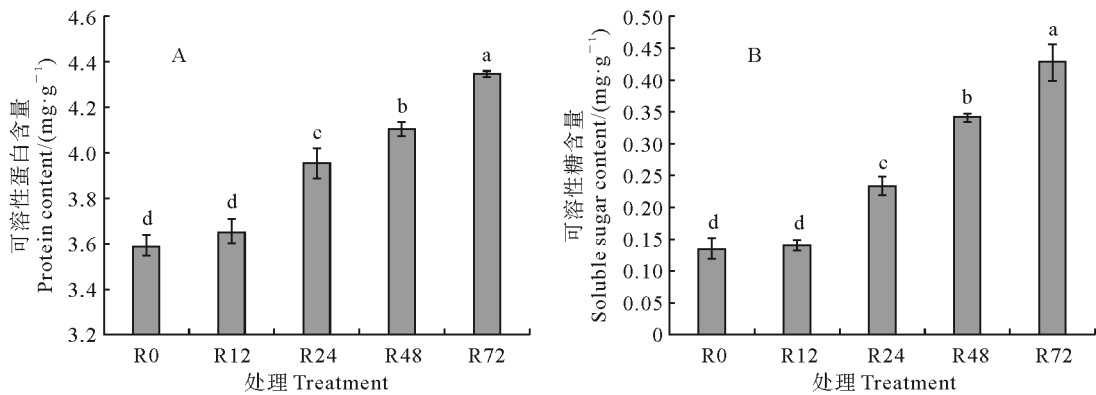


图4 接种立枯丝核菌后高粱幼苗叶片渗透调节物质含量的变化

Fig. 4 The contents of osmotic adjustment substances in leaves of sorghum seedlings inoculated with *R. solani*

苗叶片可溶性蛋白和可溶性糖含量均呈逐渐上升趋势,且 R24、R48、R72 处理差异显著(图 4)。其中,可溶性蛋白含量分别显著上升了 10.0%、14.3%和 21.0%(图 4,A),可溶性糖含量则分别显著上升了 73.4%、152.8%和 216.7%(图 4,B)。表明病菌侵染引起高粱体内蛋白和糖含量增加,以利于寄主抵御病菌侵染。

3 讨论与结论

立枯丝核菌有较高的侵染性,当病原菌接触感知植物信号,刺激菌体产生侵染结构,并通过分泌蛋白实现穿透寄主植物表面,建立寄生关系的目标^[17]。本研究以立枯丝核菌侵染高粱,在不同侵染时间考察高粱生长指标的变化,发现接种立枯丝核菌可致高粱植株产生病斑,阻碍高粱生物量积累,影响植株正常生长,且随接种时间的延长危害加重。结合前人研究立枯丝核菌可减少光合色素含量,阻碍植物生物量积累^[18-19]的结论,推测立枯丝核菌对植株生长的负面影响具有普遍性。

植物受病原菌侵染后会启动体内的抗病反应机制,植物体内产生一系列复杂的生理生化变化,主要体现在一些防御酶活性发生变化。据报道,立枯丝核菌侵染大豆时,大豆植株体内的超氧阴离子和 H₂O₂ 水平呈现上升趋势,随后体内一些防御酶 POD、CAT 和 SOD 等活性均明显增强^[20];玉米接种立枯丝核菌后,其 SOD 活性表现为先增加后降低的趋势,而 POD 活性呈逐渐增加趋势^[21]。本研究

结果表明,接种立枯丝核菌 24 h 后 SOD、POD 酶活性开始增强,说明此时植株体内已积累过量活性氧,而 APX 和 CAT 酶活性随接菌时间的增加均呈先下降后上升趋势,可能是植株内原有酶含量消耗到一定程度,刺激植株自身免疫系统,酶活增强,提高清除活性氧能力。同时,本研究中立枯丝核菌侵染高粱植株后,使植物发生膜脂氧化现象,导致 MDA 含量增加、膜结构破坏,细胞内液外流,这也是导致细胞浸出液电导率上升的直接原因,与立枯丝核菌在水稻方面的相关研究结果一致^[22]。

前人研究表明,马铃薯接种立枯丝核菌后块茎可溶性糖与可溶性蛋白含量发生显著变化^[23],玉米纹枯病使叶片可溶性糖含量、总蛋白质和总脯氨酸含量上升^[24]。本研究发现,当高粱幼苗受到立枯丝核菌菌丝侵染后,在侵染前期宿主体内可溶性蛋白和可溶性糖含量增加,说明高粱植株受到立枯丝核菌侵染带来的伤害时,以积累更多渗透调节物质来保持细胞持续生长,保护抗氧化酶活性、维持细胞膜稳定性。

综上所述,接种立枯丝核菌可致高粱幼苗植株产生病斑,体内活性氧过量积累,膜质发生显著氧化损伤;而宿主植株可积累更多可溶性糖和可溶性蛋白等渗透调节物质和刺激植株自身免疫系统,诱导宿主体内抗氧化酶类 SOD、POD、APX 和 CAT 等活性增强,以维持高粱体内活性氧代谢稳态平衡,减少植物膜进一步氧化损伤。

参考文献:

[1] 邹剑秋. 高粱育种与栽培技术研究新进展[J]. 中国农业科学, 2020, 53(14): 2 769-2 773.

ZOU J Q. New research progress on sorghum breeding and cultivation techniques[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2020, 53(14): 2 769-2 773

- [2] MOLLA K A, KARMAKAR S, MOLLA J, *et al.* Understanding sheath blight resistance in rice: The road behind and the road ahead[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2020, **18**(4): 895-915.
- [3] LI D Y, LI S, WEI S H, *et al.* Strategies to manage rice sheath blight: Lessons from interactions between rice and *Rhizoctonia solani*[J]. *Rice* (New York, NY), 2021, **14**(1): 21.
- [4] 杨敬林, 张立成, 廖健程, 等. 水稻—油菜轮作土壤拮抗立枯丝核菌的筛选和鉴定[J]. *西南农业学报*, 2019, **32**(11): 2 530-2 534.
YANG J L, ZHANG L C, LIAO J C, *et al.* Screening and identification of antagonistic *Rhizoctonia solani* under rice-rape rotation[J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2019, **32**(11): 2 530-2 534.
- [5] 赵娜娜, 潘潇涵, 陈 清, 等. 蚯蚓粪和活性污泥浸提液对马铃薯致病菌的抑制作用[J]. *农业工程学报*, 2021, **37**(12): 230-236.
ZHAO N N, PAN X H, CHEN Q, *et al.* Inhibition effects of vermicomposting products and activated sludge extraction on strains of pathogenic bacteria of potato[J]. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, 2021, **37**(12): 230-236.
- [6] LARKIN R P. Biological control of soilborne diseases in organic potato production using hypovirulent strains of *Rhizoctonia solani*[J]. *Biological Agriculture & Horticulture*, 2020, **36**(2): 119-129.
- [7] 高卫东. 华北区玉米、高粱、谷子纹枯病病原学的初步研究[J]. *植物病理学报*, 1987, **17**(4): 57-61.
GAO W D. Studies on etiology of sheath blight of maize, *Sorghum* and millet in North China[J]. *Acta Phytopathologica Sinica*, 1987, **17**(4): 57-61.
- [8] ZHENG A P, LIN R M, ZHANG D H, *et al.* The evolution and pathogenic mechanisms of the rice sheath blight pathogen[J]. *Nature Communications*, 2013, **4**(1): 125-143.
- [9] 陈爱葵, 韩瑞宏, 李东洋, 等. 植物叶片相对电导率测定方法比较研究[J]. *广东教育学院学报*, 2010, **30**(5): 88-91.
CHEN A K, HAN R H, LI D Y, *et al.* A comparison of two methods for electrical conductivity about plant leaves[J]. *Journal of Guangdong Education Institute*, 2010, **30**(5): 88-91.
- [10] 王学奎. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 2版. 北京: 高等教育出版社, 2006.
- [11] 刘明杨, 雷彩燕, 李静静, 等. 黄瓜对 B 型和 Q 型烟粉虱取食的不同生理生化反应[J]. *中国农业科学*, 2016, **49**(13): 2 514-2 523.
LIU M Y, LEI C Y, LI J J, *et al.* Differential physiological and biochemical responses of cucumber to the feeding by *Bemisia tabaci* B and Q biotypes[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2016, **49**(13): 2 514-2 523.
- [12] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000.
- [13] HODGES D M, DELONG J M, FORNEY C F, *et al.* Improving the thiobarbituric acid- reactive-substance assay for estimating lipid peroxidation in plant tissues containing anthocyanin and other interfering compounds[J]. *Planta*, 1999, **207**(4): 604-611.
- [14] JIANG M Y, ZHANG J H. Water stress-induced abscisic acid accumulation triggers the increased generation of reactive oxygen species and up-regulates the activities of antioxidant enzymes in maize leaves[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2002, **53**(379): 2 401-2 410.
- [15] CHEN C C, CUI X Y, ZHANG P Y, *et al.* Expression of the pyrroline-5-carboxylate reductase (P5CR) gene from the wild grapevine *Vitis yeshanensis* promotes drought resistance in transgenic Arabidopsis[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2021, 168: 188-201.
- [16] WANG B, WANG G, SHEN F, *et al.* A Glycine-rich RNA-binding protein, CsGR-RBP3, is involved in defense responses against cold stress in harvested cucumber (*Cucumis sativus* L.) fruit[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 540.
- [17] LANVER D, BERNDT P, TOLLOT M, *et al.* Plant surface cues prime *Ustilago maydis* for biotrophic development[J]. *PLoS Pathogens*, 2014, **10**(7): 1-15.
- [18] 郭怀刚, 付东波, 林俊俊, 等. 土壤中添加生物炭对玉米幼苗纹枯病抗性的影响[J]. *河南农业科学*, 2020, **49**(4): 78-86.
GUO H G, FU D B, LIN J J, *et al.* Effect of adding biochar in soil on resistance of maize seedling to sheath blight[J]. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2020, **49**(4): 78-86.
- [19] MISHRA D, RAJPUT R S, ZAIDI N W, *et al.* Sheath blight and drought stress management in rice (*Oryza sativa*) through *Trichoderma* spp [J]. *Indian Phytopathology*, 2020, **73**(1): 71-77.
- [20] 孙浩妍, 纪武鹏. 施肥对大豆根际土壤立枯丝核菌数量的影响[J]. *现代化农业*, 2018, **5**(8): 24-25.
SUN H Y, WU J P. Effect of fertilization on the number of *Rhizoctonia solani* in soybean rhizosphere soil[J]. *Modern Agriculture*, 2018, **5**(8): 24-25.
- [21] 李荣花, 陈 捷, 高增贵, 等. 玉米纹枯病抗性与防御酶关系的研究[J]. *天津师范大学学报(自然科学类)*, 2005, **25**(4): 32-36.
LI R H, CHEN J, GAO Z G, *et al.* Relations between resistance to maize sheath blight and resistant enzymes[J]. *Journal of Tianjin Normal University* (Natural Science Edition), 2005, **25**(4): 32-36.
- [22] 敖世恩, 杨 媚, 周而勋, 等. 水稻抗纹枯病突变体的离体筛选[J]. *华南农业大学学报*, 2006, **27**(1): 47-50.
AO S E, YANG M, ZHOU E X, *et al.* Screening of rice somatic mutants resistant to rice sheath blight *in vitro* [J]. *Journal of South China Agricultural University*, 2006, **27**(1): 47-50.
- [23] 陈转成. 立枯丝核菌毒素对马铃薯幼苗细胞结构及抗性生理的影响[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2017.
- [24] SINGH S, SINGH U B, MALVIYA D, *et al.* Seed biopriming with microbial inoculant triggers local and systemic defense responses against *Rhizoctonia solani* causing banded leaf and sheath blight in maize (*Zea mays* L.) [J]. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 2020, **17**(4): 1 396.