

DOI: 10.13718/j.cnki.xdzk.2022.03.006

松针刺盘孢菌侵染对薄壳山核桃 不同抗性品种酶活性和酚类物质的影响

常君^{1,2}, 姚小华¹, 张亚波¹, 任华东¹,
张潇丹^{1,3}, 张成才¹, 万红卫⁴

1. 中国林业科学研究院 亚热带林业研究所, 浙江 富阳 311400; 2. 南京林业大学 研究生院, 南京 210037;
3. 西南大学 资源环境学院, 重庆 400715; 4. 浙江省建德市林业局, 浙江 建德 311600

摘要: 以薄壳山核桃高抗品种“Kanza”和高感品种“Mahan”为研究对象, 对比分析松针刺盘孢菌(*Colletotrichum fioriniae*)侵染后超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)、多酚氧化酶(PPO)活性以及总酚和黄酮质量分数的变化。结果表明: 不同酶活性和非酶类化合物质量分数在高抗与高感品种间表现出不同的变化动态。从侵染之初, 高抗“Kanza”品种 SOD 酶活性就一直高于高感“Mahan”品种; POD 酶和 PPO 酶活性随着侵染时间的延长, 逐渐高于高感品种; CAT 酶活性在侵染之初表现出下降的趋势, 随着侵染时间的延长其活性逐渐升高, 并在侵染后期升至最高; 总酚和黄酮质量分数除侵染的第 6 d 外, 其他时段高抗品种均明显高于高感品种。综上所述, 薄壳山核桃抵御黑斑病病原菌侵染是多种酶和非酶类化合物共同参与的结果, SOD 活性响应最为迅速, 可能是最关键的防御松针刺盘孢菌侵染的活性氧清除物质。

关键词: 薄壳山核桃; 黑斑病; 酶活性; 抗性

中图分类号: S432.4⁺4; S664.9

文献标志码: A

文章编号: 1673-9868(2022)03-0052-07

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



Effects of *Colletotrichum fioriniae* Infection on Enzyme Activity and Phenolics Content of Different Resistant Varieties of Pecan

CHANG Jun^{1,2}, YAO Xiaohua¹, ZHANG Yabo¹, REN Huadong¹,
ZHANG Xiaodan^{1,3}, ZHANG Chengcai¹, WAN Hongwei⁴

1. Research Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Fuyang Zhejiang 311400, China;
2. Graduate School of Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China;
3. College of Resource and Environment, Southwest University, Chongqing 400715, China;
4. Jiande Forestry Bureau, Jiande Zhejiang 311600, China

Abstract: The activities of SOD, POD, CAT, PPO and the mass fraction of total phenols and flavonoids of *Colletotrichum fioriniae* were compared and analyzed with the highly resistant variety ‘Kanza’ and highly

收稿日期: 2020-12-01

基金项目: 中国林业科学研究院中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金项目(CAFYBB2020SY014); 国家重点研发专项(2019YFD1001603)。

作者简介: 常君, 博士, 副研究员, 主要从事经济林育种与栽培研究。

通信作者: 姚小华, 研究员。

susceptible variety ‘Mahan’ as the research subjects. The results showed that different enzyme activities and mass fractions of non-enzyme compounds presented different dynamics between high-resistant and high-susceptible varieties. In highly resistant variety ‘Kanza’, SOD enzyme activity was higher than that of in highly susceptible variety ‘Kanza’ from the beginning of infection. POD and PPO enzyme activities were gradually higher than those of highly susceptible variety with the extension of infection time. CAT enzyme activity showed a decreasing trend at the early stage of the infection, but gradually increased with the extension of the infection time, and reached the highest in the later stage of the infection. The total phenols and flavonoids contents in other periods of time except the 6th day of infection in highly resistant variety were significantly higher than those of in highly susceptible variety. The resistance of pecan plant to black spot pathogen infection involves the participation of multiple enzymes and non-enzymatic compounds. The SOD activity is the most responsive, with extremely significant differences in its activities. It may be the most critical active oxygen scavenging system for defense against *C. fioriniae* infection.

Key words: pecan; black spot; enzymatic activity; resistance

薄壳山核桃(*Carya illinoensis*)又名美国山核桃,为胡桃科(Julandaceae)山核桃属(*Carya*)落叶乔木^[1-4],原产美国,引入我国已有百年之久,当前已在我国14个省(区、市)人工栽培.近年来,随着薄壳山核桃在我国的快速发展,其病虫害的发生也越来越引起相关学者的关注.黑斑病是我国近年来薄壳山核桃的主要病害之一,主要危害叶片、果实和嫩梢,该病不但影响当年结果数量和干果品质,而且显著削弱树势.

国内外关于薄壳山核桃黑斑病的研究主要为局部地区黑斑病发生情况和致病菌研究,戚钱钱等^[5]调查了浙江省杭州市、绍兴市两地的薄壳山核桃病虫害发生情况,陈于等^[6]调查了江苏省常州市金坛地区11个薄壳山核桃主要推广品种果实黑斑病发病情况,Shi等^[7]发现并分离出薄壳山核桃黑斑病病原菌小孢拟盘多毛孢(*Pestalotiopsis microspora*),Zhang等^[8]发现并分离出了薄壳山核桃黑斑病病原菌刺盘孢属(*Colletotrichum nymphaeae*).国内一些学者对甘薯(*Dioscorea esculenta*)^[9]、月季(*Rosa chinensis*)^[10]抗病和感病品种感染黑斑病后保护酶活性测定结果表明,黑斑病菌侵染后,高抗品种超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、多酚氧化酶(PPO)活性显著高于感病品种,抗黑斑病能力与这些酶活性呈正相关,这些酶活性的变化均能对植物病原物的入侵起抑制作用.伍利芬等^[11]、王军节等^[12]分别研究发现了苹果酸对苹果(*Malus domestica*)黑斑病和Harpin对苹果梨(*Pyrus bretschneideri*)黑斑病的抑制作用,与接种后果实内PAL(苯丙氨酸酶),PPO,POD等活性及酚类物质质量分数提高密切相关.张杼润等^[13]研究发现水杨酸比壳寡糖诱导杏(*Armeniaca vulgaris*)果实抗黑斑病菌侵染的能力更强,与水杨酸诱导PAL,POD基因表达量的增加和酶活性增强密切相关.杨树(*Populus L.*)叶片接种黑斑病菌后,抗性品种过氧化物酶活性较感病品种明显升高^[14],油桐(*Vernicia fordii*)品种抗黑斑病性能与过氧化物酶活性等呈正相关^[15].关于薄壳山核桃对黑斑病的致病机理及抗性生理研究尚未见相关报道.

本研究对薄壳山核桃高抗、高感品种经松针刺盘孢菌(*Colletotrichum fioriniae*)侵染后叶片中酶活性和酚类物质质量分数进行跟踪检测,探讨黑斑病病原菌侵染对薄壳山核桃酶活性和酚类物质的响应机制,以期对薄壳山核桃抗黑斑病品种选育提供理论参考.

1 材料与方法

1.1 试验材料

作者单位研究团队在多年研究基础上,初步明确了薄壳山核桃黑斑病致病菌主要有小孢拟盘多毛孢(*Pestalotiopsis microspora*)、葡萄座腔菌(*Botryosphaeria dothidea*)、胶孢炭疽菌(*Colletotrichum gloeosporioides*)和尖孢炭疽菌(*Colletotrichum acutatum*).通过随机抽样并对感病叶片和果实进行分离、纯化和

鉴定发现,小孢拟盘多毛孢和葡萄座腔菌两种病菌分离比例较低,而胶孢炭疽菌和尖孢炭疽菌分离比例较高,初步推测炭疽菌是薄壳山核桃林间黑斑病的主要致病菌,并进一步从 10 种病原菌中筛选出炭疽菌松针刺盘孢菌为高毒致病菌.本试验所用黑斑病病原菌为作者单位从薄壳山核桃病叶中分离的炭疽菌松针刺盘孢菌 PCJD179 菌株,中国林业科学研究院亚热带林业研究所保存.薄壳山核桃品种为高抗品种“Kanza”和高感品种“Mahan”^[16].

1.2 病原菌分生孢子的培养和接种

将分离纯化后的松针刺盘孢菌病原菌转接在 PDA 平板培养基上,28 ℃ 恒温箱内培养 7 d 后,用无菌水冲洗出孢子,配制成浓度为 1×10^8 个/mL 的孢子悬浮液.

试验于 2019 年 8 月下旬至 9 月上旬在中国林业科学研究院亚热带林业研究所后山控温大棚内进行,以“Kanza”和“Mahan”一年生容器苗为试验材料;选取羽状复叶从下往上数第 4,5,6 对叶片,用 70% 的酒精进行表面消毒处理后,再用无菌水将叶片冲洗干净,在叶片中部位置,靠近叶片主脉处用消毒针刺穿,每点刺 5 针,均匀分布在 5 mm 距离内;用移液枪将已制备好的孢子悬浮液滴在刺穿处,待晾干后用无菌水将高温灭菌脱脂棉蘸湿敷在羽状复叶上;最后再套上自封袋进行保湿,2 d 后去除自封袋和脱脂棉.每个品种侵染 15 株,随机分成 3 组,每组 5 株,分别于侵染后第 0 d,3 d,6 d,9 d,12 d 和 18 d 进行取样,每组的混合样作为一个处理,重复 3 次进行各指标的测定.

1.3 指标测定方法

过氧化氢酶(CAT)活性测定使用南京建成生物工程研究所研发的试剂盒,超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、多酚氧化酶(PPO)活性测定均使用上海索桥生物科技有限公司研发的试剂盒,具体测定步骤参照各试剂盒使用说明书.采用分光光度法测定黄酮质量分数^[17];采用福林酚比色法测定总多酚质量分数^[18].

1.4 数据处理

所有数据采用 Excel、DPS 18.1 进行统计分析,采用 LSD 法多重比较.

2 结果与分析

2.1 抗感品种侵染后叶片形态变化

松针刺盘孢菌侵染后薄壳山核桃不同抗感品种叶片形态如图 1 所示,两个品种从侵染后第 3 d 开始,均出现黑斑状病斑,随着侵染时间的延长,两个品种表现出不同的侵染形态.“Kanza”品种从侵染后第 3 d 出现病斑,一直到侵染后第 18 d,其病斑大小等未见明显变化,“Mahan”品种侵染后第 6 d,病斑周围叶片颜色泛黄,病斑开始变大,第 15 d 开始病斑明显变大,一直持续到第 18 d.

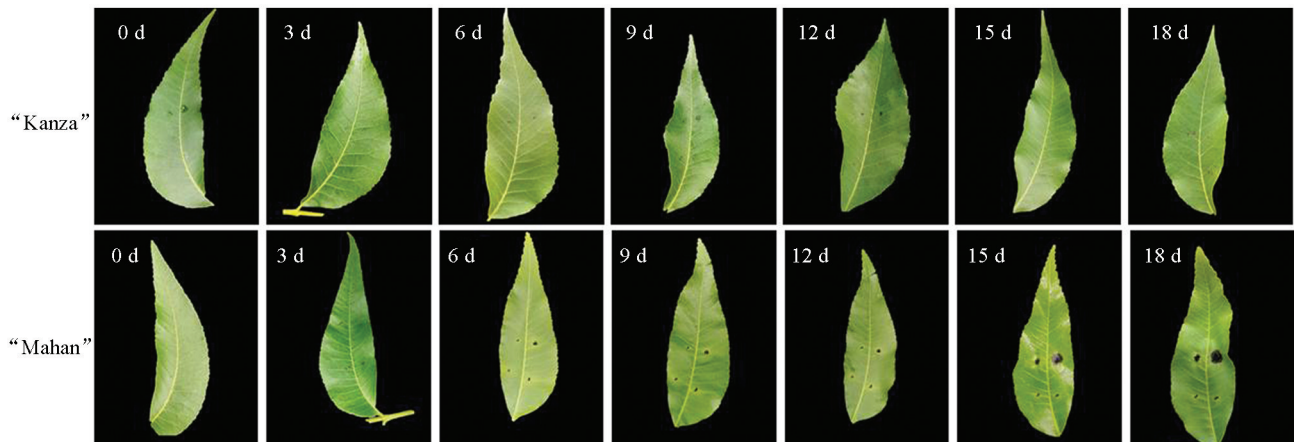


图 1 松针刺盘孢菌侵染后不同时期薄壳山核桃叶片形态变化

2.2 薄壳山核桃抗感品种 SOD 活性变化

双因素方差分析结果表明, SOD 活性在品种间和松针刺盘孢菌侵染后的不同时期均表现出较强的活性. 松针刺盘孢菌侵染后“Kanza”品种 SOD 活性表现出“降—升—降—升—降”的趋势, 在侵染后的第 6 d SOD 活性达到最高, 为 902.20 U/g, 随后 SOD 活性不断下降, 在侵染后的第 15 d 又出现一个小的峰值, SOD 活性为 484.56 U/g; “Mahan”品种 SOD 活性从 0~12 d 一直表现出降低的趋势, 第 12~15 d SOD 活性有小幅提升, 直到第 18 d 又略有降低. 从第 0~15 d, 不论酶活性变化趋势如何, “Kanza”品种 SOD 活性远高于“Mahan”品种, 直至第 18 d 两个品种 SOD 活性相近(表 1).

表 1 松针刺盘孢菌侵染对薄壳山核桃叶片不同指标的影响

U/g

侵染处理	SOD	CAT	POD	PPO	总酚	黄酮
A1	645.62aA	8.98aA	24.56aA	69.82aA	79.05aA	20.46aA
A2	267.01bB	9.00aA	23.78aA	60.62bB	71.00bB	18.28bB
B1	680.34aA	12.05aA	25.73bcBC	65.84cB	73.16cdeC	18.32cdBC
B2	525.53bcBC	9.11abAB	17.90eE	48.23dC	75.43bcBC	19.70abcABC
B3	548.69bB	7.67bB	17.67eE	72.01bcB	77.60abAB	19.98abcABC
B4	478.84cC	6.43bB	21.29dDE	38.48eC	72.12deC	17.70dC
B5	313.71eDE	8.34bAB	23.13cdCD	86.07aA	71.32eC	18.68bedABC
B6	375.73dD	7.53bB	35.58aA	75.25bAB	80.72aA	20.94aA
B7	271.34eE	11.81aA	27.90bB	70.65bcB	74.80bcdBC	20.25abAB
A1B1	827.10bAB	12.72abAB	19.43fE	61.86cdCDE	76.04cdeCDE	18.87cdefgBCDE
A1B2	790.93bB	7.40cdeBCD	10.88gF	49.28eDE	73.06efDE	19.40cdeBCDE
A1B3	902.20aA	7.22cdeBCD	13.75gF	75.36bBC	84.90aAB	21.85abAB
A1B4	788.46bB	3.49eD	21.71defCDE	52.28deDE	73.67defDE	18.90cdefgBCDE
A1B5	454.84dC	8.78bcdBCD	26.36cC	109.26aA	81.22abABC	20.43bedABC
A1B6	484.56cdC	6.80deCD	47.72aA	70.72bcBC	85.43aA	22.95aA
A1B7	271.22eD	16.47aA	32.11bB	69.95bcBC	79.02bcBCD	20.81abcABC
A2B1	533.57cC	11.37bcABC	32.03bB	69.82bcBC	70.28fE	17.78efgCDE
A2B2	260.13efDEF	10.82bcdABC	24.92cdCD	47.18eE	77.79bcdCD	20.00bedeABCD
A2B3	195.17fgDEF	8.13cdBCD	21.60defCDE	68.66bcBC	70.31fE	18.12defgCDE
A2B4	169.22gF	9.36bcdBC	20.86efDE	24.67fF	70.57fE	16.49gE
A2B5	172.58gEF	7.91cdBCD	19.91efDE	62.89cdCD	61.43gF	16.94fgDE
A2B6	266.90eDE	8.26cdBCD	23.43cdeCDE	79.77bB	76.01cdeCDE	18.93cdefBCDE
A2B7	271.47eD	7.14cdeBCD	23.70cdeCDE	71.36bcBC	70.58fE	19.70bedeABCDE

注: A1 代表“Kanza”, A2 代表“Mahan”, B1~B7 分别代表侵染后第 0 d, 3 d, 6 d, 9 d, 12 d 和 18 d. 同列数据后大写字母不同表示差异在 1% 水平有统计学意义, 小写字母不同表示差异在 5% 水平有统计学意义.

2.3 薄壳山核桃抗感品种 CAT 活性变化

双因素方差分析结果表明, 品种间 CAT 活性差异无统计学意义($p > 0.05$). 松针刺盘孢菌侵染后叶片 CAT 活性在抗感品种间表现出不同的变化趋势. 高抗品种“Kanza”在黑斑病病原菌侵染后的第 0~9 d CAT 活性不断降低, 随后的 3 d 有较大幅度提升, 第 12~15 d CAT 活性又降低, 从第 15~18 d 又大幅度提升至最高, 表现为先降后升再降再升的变化过程; 易感品种“Mahan”在侵染后从第 0~6 d CAT 活性不断降低, 第 6~18 d 表现出升降交替出现的规律, 第 18 d CAT 活性降至最低(表 1).

2.4 薄壳山核桃抗感品种 POD 活性变化

双因素方差分析结果表明,品种间 POD 活性差异无统计学意义($p > 0.05$).松针刺盘孢菌侵染后两个品种 POD 活性先是都表现出降低的趋势,随后又表现出升高的趋势,“Kanza”品种 POD 活性从第 3 d 开始就表现出升高趋势,并在第 9 d POD 活性超过“Mahan”品种,一直持续到第 18 d,其活性一直远高于“Mahan”品种,“Mahan”品种 POD 活性从第 12 d 开始表现出升高趋势.松针刺盘孢菌侵染后“Kanza”品种 POD 活性具体表现出“降—升—降”的趋势,从第 0~3 d POD 活性从 19.43 U/g 下降至 10.88 U/g,第 3~15 d POD 活性不断上升,第 15 d 达最高,为 47.72 U/g,之后 POD 活性又有所降低,第 18 d 降至 32.11 U/g;“Mahan”品种 POD 活性第 0~12 d 表现出逐渐降低的趋势,由 32.03 U/g 降至 19.91 U/g,第 12~18 d POD 活性又略有升高,第 18 d POD 活性为 23.70 U/g(表 1).

2.5 薄壳山核桃抗感品种 PPO 活性变化

双因素方差分析结果表明,PPO 活性在品种间表现出差异有统计学意义($p < 0.01$).不同抗性薄壳山核桃品种 PPO 活性表现出相似的变化规律.松针刺盘孢菌侵染后第 3 d 开始,“Kanza”品种 PPO 活性超过“Mahan”品种,并持续保持至第 12 d,PPO 活性始终高于“Mahan”品种,第 15~18 d“Kanza”品种 PPO 活性又开始低于“Mahan”品种(表 1).

2.6 薄壳山核桃抗感品种总酚、黄酮质量分数变化

双因素方差分析结果表明,总酚、黄酮质量分数在品种间和松针刺盘孢菌侵染后的不同时期均表现出差异.松针刺盘孢菌侵染后第 0~15 d 两个品种黄酮质量分数均表现为“升—降—升”的变化规律,第 15~18 d“Kanza”品种黄酮质量分数降低,而“Mahan”品种质量分数表现出微升的趋势.总酚质量分数变化规律则不同,第 0~3 d“Kanza”品种总酚质量分数略有下降,第 3~6 d 总酚质量分数显著上升并出现第一个峰值,随后第 6~9 d 总酚质量分数又表现为下降的趋势,第 9~15 d 总酚质量分数又持续上升,并在第 15 d 出现第二个峰值,第 15~18 d 总酚质量分数又有所降低;第 0~3 d“Mahan”品种总酚质量分数呈上升趋势,并出现第一个峰值,第 3~12 d 总酚质量分数持续降低至最低,第 12~15 d 总酚质量分数又表现出显著上升的趋势,并在第 15 d 出现第二个峰值,第 15~18 d 总酚质量分数又有所降低.整个侵染期内,除第 3 d“Mahan”品种总酚和黄酮质量分数高于“Kanza”品种外,其他时段“Kanza”品种总酚和黄酮质量分数不论表现出上升还是下降趋势,均远高于“Mahan”品种(表 1).

3 讨论

SOD, POD 和 CAT 等共同组成植物体内的有效活性氧清除系统,在植物体内非生物胁迫抗氧化防御系统中起着重要作用^[19-20],它们在清除自由基过程中综合作用,使植物能在非生物胁迫下减轻活性氧对植物自身的氧化伤害^[19].本试验研究结果表明,松针刺盘孢菌侵染后 SOD 均快速应答,高抗品种“Kanza”SOD 活性极显著高于高感品种“Mahan”,其活性氧清除能力显著高于高感品种,这也与杨汉波等^[21]研究核桃(*Juglans* spp.)抗炭疽病菌和李芳乐等^[22]研究东方百合(*Lilium oriental* Hybrid)抗百合灰霉病的结果一致.对香蕉(*Musa nana* Lour.)^[23]抗枯萎病、甘蔗(*Saccharum* spp.)^[24]抗黑穗病和芒果(*Mangifera indica* L.)^[25]抗蒂腐病的研究中发现,病原菌的侵染,能够不同程度地诱导过氧化物酶相关基因的表达,过氧化物酶活性升高,进而起到抵御病原菌侵染的作用.在对玉米(*Zea mays* L.)^[26]苯丙氨酸解氨酶家族基因(PAL)与抗纹枯病相关性研究中发现,在强致病力纹枯病菌诱导后,10 个 PAL 基因的表达量均为高表达,以应对纹枯病菌的侵染,本试验中高抗品种 SOD 活性高于高感品种,且差异有统计学意义($p < 0.01$),是否像以上研究一样与 SOD 相关基因高表达相关,值得继续深入研究.松针刺盘孢菌侵染后 POD 和 CAT 活性在品种间未表现出差异有统计学意义,在侵染后不同时期表现出不同的差异,特别是侵染后的最后时期,高抗“Kanza”品种 POD 和 CAT 活性高于高感品种“Mahan”,且差异有统计学意义($p < 0.01$),由此说明 POD 和 CAT 活性在不同抗性薄壳山核桃品种中存在不同程度的生理响应,以应对松针

刺盘孢菌的侵染。PPO 是一类与植物抗病性相关的末端氧化酶,可氧化酚类化合物,形成对病菌有更强毒性的醌类化合物^[27-29]。本试验研究结果表明,高抗“Kanza”品种 PPO 活性在侵染后前期不断升高并超过高感“Mahan”品种,后期其活性又逐步降低,甚至低于高感“Mahan”品种;原因可能是“Kanza”品种高抗黑斑病的能力使得早期就抵御了松针刺盘孢菌的侵染,而“Mahan”品种因抗病能力弱,需保持较长时间的 PPO 活性增强体内酚类物质的氧化作用来进一步抑制病原菌的致病作用,这也佐证了“Kanza”品种较“Mahan”品种更抗病。

酚类和黄酮类物质作为非酶类化合物,在植物抗逆过程中同样发挥着重要作用,酚类物质除以植保素的形式对植物起保护作用外,还表现为对病原物的毒害作用^[29-31],黄酮类化合物可以抑制多酚氧化酶、细胞色素氧化酶等的活性,进而影响植物的抗病性^[31]。本文研究结果表明,整个侵染期内,除第 6 d 高抗品种“Kanza”总酚和黄酮质量分数略低于高感品种“Mahan”外,其他侵染期内不论其质量分数变化规律如何,高抗品种“Kanza”总酚和黄酮质量分数均远高出高感品种“Mahan”。对甘薯^[30]、短枝木麻黄^[31]、大豆^[32-33]等研究表明,总酚和黄酮质量分数可以作为鉴定高抗与否的指标之一。综合本试验总酚和黄酮研究结果,本研究认为总酚和黄酮质量分数也可以作为早期初步鉴定和选育抗黑斑病薄壳山核桃品种的参考指标之一,下一步应结合分子生物学手段,进行更加深入的研究。

4 结论

薄壳山核桃抵御黑斑病病原菌侵染是一个复杂的过程,有多种酶和非酶类化合物共同参与。黑斑病高毒致病菌松针刺盘孢菌侵染后不同抗性薄壳山核桃品种叶片的过氧化物酶活性及非酶类化合物质量分数变化均有不同程度的响应,以应对松针刺盘孢菌的侵染,其中 SOD 活性响应最为迅速,可能是最关键的防御松针刺盘孢菌侵染的活性氧清除物质。

参考文献:

- [1] 刘雨,常君,任华东,等.薄壳山核桃雌花发育的解剖学研究[J].西南大学学报(自然科学版),2018,40(6):32-37.
- [2] 常君,任华东,刘雨,等.薄壳山核桃雄花花芽分化的解剖学研究[J].西南大学学报(自然科学版),2019,41(2):33-38.
- [3] ZHANG C C, YAO X H, REN H D, et al. Characterization and Development of Genomic SSRS in Pecan (*Carya illinoensis*) [J]. Forests, 2020, 11(1): 61.
- [4] ZHANG C C, YAO X H, REN H D, et al. RNA-Seq Reveals Flavonoid Biosynthesis-Related Genes in Pecan (*Carya illinoensis*) Kernels [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2019, 67(1): 148-158.
- [5] 戚钱钱,陈秀龙,时浩杰,等.薄壳山核桃病虫害调查及主要病虫害防治关键技术[J].中国森林病虫,2016,35(2):30-33.
- [6] 陈于,王敏,朱灿灿,等.常州金坛地区不同薄壳山核桃品种黑斑病抗性田间调查[J].江苏林业科技,2018,45(6):26-29.
- [7] SHI H J, ZHANG C Q, SHAN L Y, et al. First Report of *Pestalotiopsis Microspora* as a Causal Agent of Black Spot of Pecan (*Carya illinoensis*) in China [J]. Plant Disease, 2015, 99(9): 1276.
- [8] ZHANG Y B, MENG K, SHU J P, et al. First Report of Anthracnose on Pecan (*Carya illinoensis*) Caused by *Colletotrichum nymphaeae* in China [J]. Plant Disease, 2019, 103(6): 1432.
- [9] 孙厚俊,刘美艳,宗玮玮,等.黑斑病对甘薯体内几种保护酶活性的影响[J].广西农学报,2011,26(3):14-16,19.
- [10] 孟志卿,徐东生,郭平.几种抗黑斑病月季品种酶活性的研究[J].武汉大学学报(理学版),2005,51(S2):278-282.
- [11] 伍利芬,毕阳,李红霞,等.苹果酸处理对苹果黑斑病的抑制及抗性酶的诱导[J].甘肃农业大学学报,2010,45(3):88-91,96.
- [12] 王军节,王毅,葛永红,等. Harpin 处理对苹果梨黑斑病的抑制及抗性酶的诱导[J].甘肃农业大学学报,2006,

41(5): 114-117.

- [13] 张籽润, 张瑞杰, 赵亚婷, 等. 水杨酸和壳寡糖处理对采后杏果实抗黑斑病及 PAL 和 POD 酶活性与基因表达的影响 [J]. 新疆农业大学学报, 2017, 40(3): 179-184.
- [14] 韩正敏, 尹佟明. 杨树过氧化物酶活性、气孔密度和大小与黑斑病抗性的关系 [J]. 南京林业大学学报, 1998, 22(4): 91-94.
- [15] 郭文硕. 油桐品种抗黑斑病生理生化机制研究(Ⅱ)品种抗性与过氧化物酶之关系 [J]. 福建林学院学报, 1993, 13(1): 46-52.
- [16] 姚小华, 常君, 王开良. 中国薄壳山核桃 [M]. 北京: 科学出版社, 2014.
- [17] 宋元清, 王艳平, 毛远菁. 分光光度法测定芦笋中总黄酮的含量 [J]. 化学分析计量, 2005, 14(4): 52-53.
- [18] 李静, 聂继云, 李海飞, 等. Folin-酚法测定水果及其制品中总多酚含量的条件 [J]. 果树学报, 2008, 25(1): 126-131.
- [19] 奉斌, 代其林, 王劲. 非生物胁迫下植物体内活性氧清除酶系统的研究进展 [J]. 绵阳师范学院学报, 2009, 28(11): 50-53, 77.
- [20] 耿莉娜, 龙艳玲, 徐宸, 等. 感染赤星病后不同烟草品种叶片防御酶的变化 [J]. 西南大学学报(自然科学版), 2018, 40(10): 19-24.
- [21] 杨汉波, 曹广黎, 韩珊, 等. 核桃对炭疽病菌抗性相关的生理生化响应差异研究 [J]. 四川农业大学学报, 2020, 38(4): 463-470.
- [22] 李芳乐, 管玲玲, 胡凤荣. 百合灰霉病对东方百合不同抗性品种的生理影响 [J]. 东北林业大学学报, 2020, 48(7): 107-113, 119.
- [23] 王卓, 徐碧玉, 贾彩红, 等. 香蕉过氧化物酶基因表达和酶活性与香蕉抗枯萎病的关系 [J]. 中国农学通报, 2013, 29(34): 115-121.
- [24] 苏亚春, 王竹青, 李竹, 等. 甘蔗过氧化物酶基因 ScPOD02 的克隆与功能鉴定 [J]. 作物学报, 2017, 43(4): 510-521.
- [25] 康浩, 苏初连, 梅志栋, 等. *Lasiodiplodia theobromae* 激活芒果防御酶基因差异表达的研究 [J]. 西南农业学报, 2018, 31(7): 1451-1455.
- [26] 邓路长, 崔丽娜, 杨麟, 等. 玉米苯丙氨酸解氨酶家族基因的鉴定与纹枯病的抗病分析 [J]. 分子植物育种, 2019, 17(3): 891-897.
- [27] 许艳丽, 司兆胜, 李春杰, 等. 大豆不同抗性品种感染胞囊线虫后防御酶活性变化 [J]. 农业系统科学与综合研究, 2009, 25(4): 454-457.
- [28] JIANG L L, JIN P, WANG L, et al. Methyl Jasmonate Primes Defense Responses Against Botrytis Cinerea and Reduces Disease Development in Harvested Table Grapes [J]. Scientia Horticulturae, 2015, 192: 218-223.
- [29] 杨辉, 沈火林, 朱鑫, 等. 防御酶活性、木质素和总酚含量与辣椒抗黄瓜花叶病毒的关系 [J]. 中国农学通报, 2006, 22(5): 369-373.
- [30] 刘美艳, 孙厚俊, 王景景, 等. 甘薯块根抗黑斑病酚类物质代谢的研究 [J]. 中国农学通报, 2012, 28(24): 226-230.
- [31] 魏永成, 张勇, 仲崇禄, 等. 不同抗性短枝木麻黄种源苗木接种青枯病菌后酚类物质含量的变化 [J]. 热带亚热带植物学报, 2019, 27(3): 309-314.
- [32] 栾晓燕, 陈怡, 杜维广, 等. 大豆感染 SMV₃ 后多酚类物质的变化分析 [J]. 大豆科学, 2003, 22(3): 186-189.
- [33] 徐兆飞, 刘亚光. 灰斑病菌对大豆叶片总多酚和总黄酮的诱导研究 [J]. 大豆科学, 2006, 25(3): 234-238.

责任编辑 王新娟