

两种丛枝菌根真菌对黄瓜苗期枯萎病的防效 及根系抗病相关酶活性的影响

王倡宪¹ 李晓林² 宋福强³ 王贵强¹ 李北齐¹

(1. 黑龙江大学农业资源与环境学院 哈尔滨 150080; 2. 中国农业大学资源与环境学院 农业部植物营养学重点
开放实验室 北京 100094; 3. 黑龙江大学生命科学学院 哈尔滨 150080)

摘要 由尖孢镰刀菌引起的黄瓜枯萎病是设施黄瓜生产的主要障碍之一,丛枝菌根真菌(AM 真菌)可以和包括黄瓜在内约 80%的维管植物的根系形成菌根共生体,适宜的共生体组合对于寄主的生长与抗病性的提高十分有益。为明确 *Glomus versiforme* 与 *Glomus intraradices* 两种 AM 真菌对“津绿 3 号”黄瓜苗期枯萎病的防治效果。试验采用盆钵培养的方法,研究了两种 AM 真菌对幼苗生长及其根系 3 种抗病相关酶活性的影响。结果表明:两种 AM 真菌均可促进黄瓜幼苗的生长,并能减轻病害,但以 *G. versiforme* 的促生及生防作用更显著,接种 *G. versiforme* 处理的黄瓜幼苗株高、茎粗、叶面积及干重均显著大于对照,该处理的幼苗病情指数较对照降低 26.6%。菌根化黄瓜幼苗抗病性的提高一方面与接种病原菌 *Fusarium oxysporum* f. sp. *cucumerinum* 前幼苗生长健壮有关;另一方面与根系抗病相关酶活性的提前诱导有关。接种 *F. oxysporum* f. sp. *cucumerinum* 前, *G. versiforme* 处理的黄瓜幼苗壮苗指数显著高于 *G. intraradices* 处理与对照,分别为 *G. intraradices* 处理与对照的 1.19 倍与 1.22 倍; *G. versiforme* 处理的黄瓜幼苗根系几丁质酶、 β -1,3-葡聚糖酶与 PAL 酶分别比对照提前 2 d、7 d、7 d 被诱导,且酶活性分别为对照的 1.44 倍、2.16 倍和 92.00 倍。

关键词 丛枝菌根真菌 黄瓜 枯萎病 壮苗指数 根系 抗病相关酶

中图分类号: S436.3 文献标识码: A 文章编号: 1671-3990(2012)01-0053-05

Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on fusarium wilt and disease resistance-related enzyme activity in cucumber seedling root

WANG Chang-Xian¹, LI Xiao-Lin², SONG Fu-Qiang³, WANG Gui-Qiang¹, LI Bei-Qi¹

(1. College of Agricultural Resources and Environment, Heilongjiang University, Harbin 150080, China; 2. Key Laboratory of Plant Nutrition, Ministry of Agriculture; College of Agricultural Resources and Environmental Sciences, China Agricultural University, Beijing 100094, China; 3. College of Life Sciences, Heilongjiang University, Harbin 150080, China)

Abstract *Fusarium oxysporum* f. sp. *cucumerinum* wilt disease severely limits cucumber production. There is a symbiotic relationship between arbuscular mycorrhizal fungus and over 80% of vascular plants including cucumber. This relationship is not only beneficial to growth, but also to tolerance of plant to pathogens. A pot experiment was conducted to investigate the bio-control effects of *Glomus versiforme* and *Glomus intraradices* against cucumber wilt. Meanwhile, the activities of three disease resistance enzymes in the root were examined. The results showed that the arbuscular mycorrhizal fungi improved cucumber seedling growth and reduced disease severity. *G. versiforme* presented more obviously growth-promoting and bio-controlling effects than *G. intraradices*. Compared with the control, *G. versiforme* significantly enhanced cucumber growth parameters such as seedling height, stem diameter, leaf area and dry weight while reducing disease index by 26.6%. Improved growth and early induction of defense enzymes of mycorrhizal seedlings increased plant disease resistance. Before *F. oxysporum* f. sp. *cucumerinum* infection, the main growth parameters (e.g., height, leaf area and dry weight) of *G. versiforme* or *G. intraradices* inoculated seedlings were significantly higher than those of the control. The index of seedling quality of *G. versiforme* inoculated seedlings was respectively 1.19 and 1.22 times of

* 黑龙江省教育厅科学技术研究项目(12511403)、国家自然科学基金项目(30571493)和黑龙江省科技厅国际科技合作项目(WB09C101)资助

王倡宪(1974—),女,博士,副教授,主要从事菌根生物技术方面的教学及科研工作。E-mail: wangchangxian@hlju.edu.cn

收稿日期: 2010-10-11 接受日期: 2011-09-02

that of *G. intraradices* inoculated seedlings and the control seedlings. This implied that before *F. oxysporum* f. sp. *Cucumerinum* infection, *G. versiforme* inoculated seedlings were significantly stronger than both the *G. intraradices* inoculated seedlings and the control seedlings. The highest activities of chitinase, β -1,3-glucanase and PAL in *G. versiforme* pre-inoculated roots occurred 2, 7 and 7 days earlier than those in the control. The corresponding enzymes activities were 1.44, 2.16 and 92.00 times that of the control, respectively. The results provided efficient ways of protecting cucumber seedlings against *Fusarium* wilt by inducing arbuscular mycorrhizal fungi in cucumber seedlings.

Key words Arbuscular mycorrhizal fungi, Cucumber, Wilt disease, Index of seedling quality, Roots, Disease resistance-related enzyme

(Received Oct. 11, 2010; accepted Sep. 2, 2011)

设施蔬菜生产是我国农业生产的重要组成部分,近年来,随着种植业结构的调整,设施蔬菜生产面积呈现逐年增加的趋势^[1]。黄瓜是国内外设施栽培的主要作物之一,在设施生产中占有很大比例^[2]。黄瓜枯萎病作为黄瓜生产中的土传病害之一,常年发病率一般为 10%~30%,严重时可达 80%~90%甚至绝收。现阶段对该病的防治主要是以嫁接为主,化学防治为辅,但该病易发难防,同时考虑到病原的抗药性及农药残留等弊端,低成本无公害的生物防治措施受到广泛关注。

丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AM 真菌)以其寄主的广泛性及对各种土传病害的积极抵御作用而成为目前的生防热点之一。早期关于 AM 真菌对寄主抗病性的影响及抗病机制开展过许多研究,大部分研究证实^[3], AM 真菌可在一定程度上提高寄主的抗病性,也有少部分研究者持相反观点。AM 真菌的抗病机制也涉及营养、生理及代谢等多个方面,其中,AM 真菌对寄主抗病防御酶体系的诱导是重要的抗病机制之一^[4]。AM 真菌的防效受寄主种类、病原菌的毒力及 AM 真菌的种类等诸多因素的影响,目前,有关 AM 真菌对黄瓜枯萎病防效的研究很少,关于 AM 真菌对黄瓜根系抗病防御反应酶的影响的研究尚少见报道。本试验选用农业生态系统中广泛存在的两种丛枝菌根真菌 *Glomus versiforme* 与 *G. intraradices*, 研究了这两种菌根真菌对黄瓜苗期枯萎病及对黄瓜根系抗病相关酶的影响,以明确 AM 真菌对黄瓜苗期枯萎病的防效及其对抗病防御酶的诱导机制,为设施黄瓜生产中合理利用 AM 真菌防治枯萎病,深入研究 AM 真菌的生防机制奠定理论基础。

1 材料与方 法

1.1 供试材料

供试黄瓜品种为“津绿 3 号”(天津科润黄瓜研究所培育,抗病品种)。

AM 菌剂(原始菌剂由北京市农林科学院植物营养与资源研究所提供)的扩繁:将原始菌剂以玉米为

寄主,灭菌的河沙为基质,分别以 *G. versiforme*(地 表球囊霉,简称为 *G. v*)与 *G. intraradices*(根内球囊 霉,简称为 *G. i*)的孢子富集培养 2 个月,菌剂中含 有各自的孢子(两种菌剂中的孢子数都约为 260 个 \cdot 20mL⁻¹)、菌丝和被侵染的玉米根段。

病原菌 *Fusarium oxysporum* f. sp. *cucumerinum*(中国农业科学院植物保护研究所提供,简称为 *Foc*)孢子悬液的制备:从 PDA 培养基上生长 3 d 的菌落边缘挑取 4 mm 的菌落 2 块于灭菌的 PD 培养液 中,28 °C 摇床培养 2 周,用无菌纱布滤掉菌丝,滤液 9 000 r \cdot m⁻¹ 离心 20 min,血球板计数,用灭菌 10 mmol \cdot L⁻¹MgSO₄ \cdot 7H₂O 调节孢子数至 10⁵(个) \cdot mL⁻¹。

育苗基质为等体积混合的草炭与蛭石,间歇湿 热灭菌 2 h。移栽用基质为间歇湿热灭菌 2 h 的草炭。

营养钵大小为 8 cm \times 8 cm,用福尔马林密封 1 周 进行消毒处理,待气味散尽后备用。

1.2 试验方法

1.2.1 试验设计

试验共设 3 个处理:①接种 *G. v*;②接种 *G. i*;③ 不接种 AM 真菌的对照 CK。每处理 5 次重复。黄瓜 种子经 10% H₂O₂ 表面消毒 5 min,用灭菌蒸馏水冲 洗干净,温汤浸种 2 h,放于湿滤纸上 28 °C 黑暗催 芽,待胚芽近 1 cm 时,选取均一的种子于 64 孔育苗 盘(体积约 20 mL)中育苗,每处理播 90 株。待子叶 完全展开后选择长势一致的幼苗连同育苗基质移至 装有灭菌草炭的营养钵,每钵 1 株,隔周供应 Hoagland 完全营养液。

1.2.2 病原菌接种方法

幼苗生长 4 周后,于幼苗根部基质打孔,并浇灌 5 mL 病原菌孢子悬液,不接种处理则以灭菌 10 mmol \cdot L⁻¹ MgSO₄ \cdot 7H₂O 代替。

1.2.3 AM 真菌接种方法

育苗时将 AM 菌剂与育苗基质等体积混匀,AM 菌剂与育苗基质用量均为 15 g,不接种的对照加入 *G. v* 与 *G. i* 等量混合后灭菌的菌剂 15 g 与混合菌剂 的滤液 15 mL。

1.2.4 植物收获及指标测定

分别于接种病原菌当天、接种病原菌后第 1 d、3 d、8 d、12 d 取样, 共取 5 次, 重复 5 次, 每重复每处理随机取 5 株幼苗。取样时迅速分割幼苗的地上部与根系, 用自来水与蒸馏水冲洗根系, 冲洗干净后用吸水纸吸干, 然后放入 $-70\text{ }^{\circ}\text{C}$ 冰箱保存, 用于几丁质酶、 β -1,3-葡聚糖酶及 PAL 酶活性的测定。

于接种病原菌当天对幼苗基本生长参数(株高、茎粗、叶面积、干重)及菌根侵染率进行测定; 并计算壮苗指数^[5], 壮苗指数=茎粗/株高 \times 叶面积 \times 全株干重; 采用根段法测定^[6]菌根侵染率。接种病原菌后, 依据黄瓜苗期枯萎病分级标准随时记录幼苗发病情况^[7]。

黄瓜苗期枯萎病分级标准: 0 级, 无症状; 1 级, 真叶、子叶黄化或枯萎面积不超过总叶面积的 50%; 2 级, 真叶、子叶黄化或枯萎面积超过总叶面积的 50%; 3 级, 叶片萎蔫或枯死, 仅生长点存活; 4 级, 植株枯死。

$$\text{病情指数} = \frac{\sum(\text{病情级别} \times \text{该级病株数})}{\text{调查总株数} \times \text{最高级别}} \times 100\% \quad (1)$$

1.2.5 几丁质酶、 β -1,3-葡聚糖酶与 PAL 酶活性的测定

几丁质酶活性、 β -1,3-葡聚糖酶活性、PAL 酶活性分别按史益敏^[8]与李合生^[9]的方法测定。其中 1 个单位几丁质酶活力 $[1\text{ U}\cdot\text{g}^{-1}(\text{FW})]$ 定义为每小时分解胶状几丁质产生 $1\text{ }\mu\text{g}$ N-乙酰氨基葡萄糖的酶量, β -1,3-葡聚糖酶活性以每小时产生 $1\text{ }\mu\text{g}$ 还原糖的酶

量为 1 个酶单位 $[1\text{ U}\cdot\text{g}^{-1}(\text{FW})]$, PAL 酶活性则以每分钟每克鲜组织 A_{290} 值变化 0.01 所需酶量为 1 个单位 $[1\text{ U}\cdot\text{g}^{-1}(\text{FW})]$ 。

1.2.6 试验数据统计

试验数据应用 SAS 6.12 统计软件进行方差分析, 用 LSD 方法进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 丛枝菌根真菌对黄瓜生长及枯萎病的影响

黄瓜幼苗接种 *Foc* 时, 接种 *G. v* 和 *G. i* 处理的菌根侵染率分别为 36.5% 和 30.2%, 对照未检测到 AM 真菌的侵染。两种 AM 真菌对黄瓜幼苗生长的影响见表 1。由表 1 可知: 与未接种 AM 真菌的幼苗相比, 育苗时接种 *G. i* 或 *G. v* 可显著促进幼苗生长, 接种 *G. i* 和 *G. v* 可使幼苗的株高、叶面积、全株干重显著高于对照, 此外, 接种 *G. v* 处理的黄瓜幼苗壮苗指数显著高于对照。就上述反映幼苗生长的基本参数(株高、叶面积、全株干重及壮苗指数)而言, 两种 AM 真菌中, 以 *G. v* 对幼苗的促生作用更显著。

接种 *Foc* 后黄瓜幼苗的病情指数见表 2。由表可知: 从黄瓜幼苗接种病原菌后第 3 d 起, 接种 *G. i* 处理和对照的幼苗开始表现病症, 且两处理幼苗的发病程度相接近; 到接种病原菌后第 12 d, 接种 *G. i* 处理和对照的幼苗病情指数分别高达 28.6% 和 36.2%, 而此时接种 *G. v* 处理的幼苗才开始有零星病株出现, 其病情指数仅 9.6%, 较对照低 26.6%。

表 1 接种病原菌前 AM 真菌对黄瓜幼苗生长的影响

Table 1 Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on growth of cucumber seedlings before infection with *F. oxysporum* f. sp. *cucumerinum*

处理 Treatment	株高 Height (cm)	茎粗 Stem diameter (cm)	叶面积 Leaf area (cm ²)	植株干重 Dry weight (g·plant ⁻¹)	壮苗指数 Index of seedling quality
<i>G. i</i>	15.28 \pm 0.18b	0.39 \pm 0.01ab	244.80 \pm 2.77b	3.14 \pm 0.05b	19.47 \pm 0.61b
<i>G. v</i>	17.84 \pm 0.33a	0.42 \pm 0.02a	276.31 \pm 2.36a	3.56 \pm 0.04a	23.22 \pm 1.28a
CK	9.94 \pm 0.39c	0.35 \pm 0.02b	207.40 \pm 6.40c	2.61 \pm 0.04c	19.02 \pm 0.37b

G. i: 根内球囊霉, *G. v*: 地表球囊霉; 表中数值为 5 次重复测定平均值 \pm 标准误; 表中同列不同小写字母表示各处理间差异显著($P \leq 0.05$)。下同。*G. i*: *G. intraradices*; *G. v*: *G. versiforme*。The values are means of five replicates \pm SE; Significant difference (LSD, $P \leq 0.05$) is indicated by different letters within the same columns. The same below.

表 2 AM 真菌对接种病原菌后黄瓜幼苗病情指数的影响

Table 2 Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on disease index of cucumber seedling infected with *F. oxysporum* f. sp. *cucumerinum* (*Foc*) %

处理 Treatment	接种病原菌后天数 Days after infection with <i>Foc</i> (d)			
	1	3	8	12
<i>G. i</i>	0	13.3 \pm 1.2	20.6 \pm 2.3	28.6 \pm 3.0
<i>G. v</i>	0	0	0	9.6 \pm 1.5
CK	0	18.4 \pm 2.5	23.3 \pm 3.5	36.2 \pm 3.2

2.2 丛枝菌根真菌对黄瓜根系抗病相关酶活性的影响

AM 真菌对接种病原后黄瓜根系抗病相关酶活

性的影响见表 3。由表 3 可知, 接种病原菌后第 1 d, 3 个处理中以 *G. v* 处理的黄瓜幼苗根系几丁质酶活性最大, 此时该处理的几丁质酶活性显著高于其他两个处理, 酶活性为对照的 1.44 倍, 且较高的酶活性一直持续到接种病原菌后第 8 d, 对照的酶活性于接种病原菌后第 3 d 才达到这一水平。

育苗时提早接种 *G. v*, 可使幼苗根系的 β -1,3-葡聚糖酶活性于接种病原菌前及接种病原菌后第 1 d 均高于其他两个处理, 且达到整个取样期的最大值; 接种病原菌后第 1 d, *G. v* 处理的黄瓜幼苗根系 β -1,3-

表 3 AM 真菌接种病原菌后黄瓜根系抗病相关酶活性的影响

Table 3 Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on disease resistance-related enzymes in roots of cucumber seedlings infected by *F. oxysporum* f. sp. *cucumerinum* (*Foc*) U·g⁻¹(FW)

酶 Enzyme	处理 Treatment	接种病原菌后天数 Days after infection with <i>Foc</i> (d)				
		0	1	3	8	12
几丁质酶 Chitinase	<i>G. i</i>	35.2±0.58	37.8±2.14b	43.6±1.26b	29.8±0.70b	54.8±0.27b
	<i>G. v</i>	48.5±0.35	51.6±1.95a	52.9±0.47a	41.7±0.98a	38.8±0.36c
β-1,3-葡聚糖酶 β-1,3-glucanase	CK	34.6±0.29	35.9±0.80b	54.2±1.06a	42.9±0.71a	65.1±0.80a
	<i>G. i</i>	258.3±0.23b	261.6±0.83b	228.0±3.27a	116.8±1.97c	199.2±1.20b
	<i>G. v</i>	265.4±0.92a	293.2±0.80a	177.2±0.40c	136.0±1.40b	136.0±2.70c
PAL 酶 PAL activities	CK	128.6±0.58c	136.0±1.40c	213.6±1.15b	141.2±1.39a	316.4±2.72a
	<i>G. i</i>	0	0.02±0.002b	0.30±0.001b	0.45±0.001b	0.71±0.001a
	<i>G. v</i>	0	0.92±0.001a	1.16±0.002a	0.41±0.002b	0.26±0.002b
	CK	0	0.01±0.006b	0.12±0.002b	0.92±0.002a	0.27±0.002b

葡聚糖酶活性是对照的 2.16 倍; *G. i* 处理的酶活性于接种病原菌后第 1 d 也达到峰值, 但此时的酶活性显著低于接种 *G. v* 处理。随着幼苗的发育及 *G. v* 与幼苗根系间共生关系的不断完善, 接种 *G. v* 处理的幼苗根系 β-1,3-葡聚糖酶活性逐渐下降, 到接种病原菌后第 8 d, 幼苗根系该酶活性接近对照水平。

在接种病原菌后的第 1 d, *G. v* 处理的黄瓜幼苗根系 PAL 酶活性显著高于 *G. i* 处理与对照, 此时的酶活性为对照的 92 倍, 而对对照到接种病原菌后的第 8 d 才达到 *G. v* 处理的酶活力水平, 即 *G. v* 处理 PAL 酶的诱导较对照提前 7 d, 而接种 *G. i* 处理根系 PAL 酶到接种病原菌后第 12 d 才达到其峰值。

3 讨论与结论

大量研究证实, 菌根共生体的形成可减轻由镰刀菌属 *Fusarium*^[10-11]、立枯丝核菌属 *Rhizoctonia solani*^[12]、疫霉菌属 *Phytophthora*^[13-14]、轮枝菌属 *Verticillium*^[15] 等土传病原真菌、根结线虫^[16] 及土传细菌^[17] 引起的病害。但也有少部分研究发现, AM 真菌对病害的防治无效或者会使病情加重^[18-20]。因此, AM 真菌的防效很难一概而论, 其防效受 AM 真菌的种类、病原菌的毒力及外界环境条件等诸多因素的影响^[21]。其中, 病原侵入时共生体的建成状况是影响 AM 真菌防效的一个重要因素。有研究认为, AM 真菌的积极防效依赖于较高的菌根侵染率^[22]。但菌根侵染率的高低往往因寄主基因型、AM 真菌种类、接种病原菌时间及取样时间等因素的影响而很难界定。具体到本研究, 对黄瓜幼苗接种病原菌时, 尽管菌根侵染率还不到 50%, 但 *G. v* 与“津绿 3 号”黄瓜品种形成的共生体能对病原菌的侵害进行有效抵制, 降低病情指数。这说明与 *G. i* 相比, *G. v* 与该黄瓜品种是更适宜的共生体组合。

适宜的共生体组合可改善寄主的营养状况^[23]。而良好的营养状况是寄主健壮发育的前提, 当寄主

受到病原侵袭时, 健壮的植株对病害具有更强的抗性。本研究中, 菌根化幼苗的生物量显著高于对照, 且两种 AM 真菌中以 *G. v* 处理的幼苗生长最为健壮, 这可能与该 AM 真菌间接改善幼苗的营养水平有关。

几丁质酶和 β-1,3-葡聚糖酶作为抗病防御反应的诱导酶, 在抵御病原侵入过程中能降解许多真菌的细胞壁, 抑制真菌孢子萌发与菌丝体生长^[24]。PAL 是酚类物质、植保素和木质素合成的关键酶, 植物在受到病原菌侵染或激发子刺激后 PAL 活性会首先上升^[25]。Cordier 等^[26] 采用分根方法证实 AM 共生体的形成可诱导寄主产生系统抗病性。随后的研究发现, 当寄主受到病原攻击时, AM 真菌可诱导寄主产生与抗病有关的几丁质酶和 β-1,3-葡聚糖酶及其同功酶, 且这种提前诱导可在一定程度上抵抗病原的再次入侵^[27-28]。接种病原菌后, *G. v* 处理的根系几丁质酶、β-1,3-葡聚糖酶及 PAL 酶被不同程度地提前诱导, 且酶活性显著高于对照, 这与李敏等^[29] 的报道一致, 即 AM 真菌具有激活植株体内与抗病有关的防御酶的作用。刘润进等^[30] 认为, AM 真菌对植株体内防御体系的微启动, 可使植物对由病原菌引发的二次侵染作出快速反应。

此外, 本研究采用亲和层析方法, 将 *G. v* 处理接种病原菌后第 1 d 的根系几丁质酶进行了纯化, 该纯化酶的体外抑菌试验表明, 微量(80 μL)的几丁质酶即可强烈抑制 PDA 培养基表面病原菌菌丝的生长, 从培养皿正面可看到明显的抑菌圈, 此时加几丁质酶液处理的菌落平均直径为 4.3 cm, 而加等量灭菌水处理的菌落平均直径已达 6 cm。

结合上述研究结果, 设施黄瓜生产中, *G. v* 对“津绿 3 号”黄瓜苗期枯萎病有一定的防效。育苗时接种该 AM 真菌可显著促进幼苗生长; 与非菌根化幼苗相比, 接种尖孢镰刀菌后, 菌根化幼苗根系几丁质酶、β-1,3-葡聚糖酶及 PAL 酶被提前诱导, 且酶活性显著大于对照, 这在一定程度上提高了幼苗的

抗病性。本研究结果对“津绿 3 号”在育苗生产中适时接种 *G. v* 以培育壮苗并提高其对枯萎病的抗性具有一定的指导意义, 而接种该 AM 真菌对“津绿 3 号”生长后期根系抗病相关酶及产量的影响有待进一步深入研究。

参考文献

- [1] 秦巧燕, 贾陈忠, 曲东, 等. 我国设施农业发展现状及施肥特点[J]. 湖北农学院学报, 2002, 22(4): 373-376
- [2] 陈青云, 张福墁. 发展中的中国工厂化农业: 工厂化农业可持续发展研讨会论文集[C]. 北京: 北京出版社, 2000: 177-182
- [3] Anwar S Z, Sayeed A M, Kazuyoshi F. Mycorrhizae: Sustainable agriculture and forestry[M]. Netherlands: Springer, 2008
- [4] Azcón-Aguilar C, Barea J M. Arbuscular mycorrhizas and biological control of soil-borne plant pathogens-an overview of the mechanisms involved[J]. Mycorrhiza, 1996, 6(6): 457-464
- [5] 吕桂云, 陈贵林, 齐国辉. 黄瓜菌根化育苗基质的研究[J]. 中国蔬菜, 2002(4): 9-12
- [6] Phillips J M, Hayman D S. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection[J]. Transactions of the British Mycological Society, 1970, 55(1): 158-161
- [7] 吴营昌, 王守正, 李洪连, 等. 黄瓜抗枯萎病鉴定及其方法研究[J]. 河南农业科学, 1995(2): 22-24
- [8] 史益敏. β -1,3-葡聚糖酶活性的测定[M]//中国科学院上海植物生理研究所. 现代植物生理学实验指南. 北京: 科学出版社, 1999
- [9] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高教出版社, 2000
- [10] Filion M, St-Arnaud M, Fortin J A. Direct interaction between the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* and different rhizosphere microorganisms[J]. New Phytologist, 1999, 141(3): 525-533
- [11] Hao Z P, Christie P, Qin L, et al. Control of fusarium wilt of cucumber seedlings by inoculation with an arbuscular mycorrhizal fungus[J]. Journal of Plant Nutrition, 2005, 28(11): 1961-1974
- [12] 黄京华, 曾任森, 骆世明. AM 菌根真菌诱导对提高玉米纹枯病抗性的初步研究[J]. 中国生态农业学报, 2006, 14(3): 167-169
- [13] Pozo M J, Cordier C, Dumas-Gaudot E, et al. Localized versus systemic effect of arbuscular mycorrhizal fungi on defence responses to *Phytophthora* infection in tomato plants[J]. Journal of Experimental Botany, 2002, 53(368): 525-534
- [14] Vigo C, Norman J R, Hooker J E. Biocontrol of the pathogen *Phytophthora parasitica* by arbuscular mycorrhizal fungi is a consequence of effects on infection loci[J]. Plant Pathology, 2000, 49(4): 509-514
- [15] Garmendia I, Goicoechea N, Aguirreola J. Effectiveness of three *Glomus* species in protecting pepper (*Capsicum annuum* L.) against *Verticillium* wilt[J]. Biological Control, 2004, 31(3): 296-305
- [16] Siddiqui Z A, Akhtar M S. Effects of AM fungi and organic fertilizers on the reproduction of the nematode *Meloidogyne incognita* and on the growth and water loss of tomato[J]. Biol Fertil Soils, 2007, 43(5): 603-609
- [17] 宋福强, 王焱, 田兴军, 等. 丛枝菌根(AM)与桃树根癌病关系初探[J]. 植物病理学报, 2005, 35(6)(ZK): 192-195
- [18] Elsen A, Baimey H, Swennen R, et al. Relative mycorrhizal dependency and mycorrhiza-nematode interaction in banana cultivars (*Musa* spp.) differing in nematode susceptibility[J]. Plant and Soil, 2003, 256(2): 303-313
- [19] Pinochet J, Fernández C, de Carmen Jaimez M, et al. Micropropagated banana infected with *Meloidogyne javanica* responds to *Glomus intraradices* and phosphorus[J]. Horticultural Science, 1997, 32(1): 101-103
- [20] Chandanie W A, Kubota M, Hyakumachi M. Interactions between plant growth promoting fungi and arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* and induction of systemic resistance to anthracnose disease in cucumber[J]. Plant Soil, 2006, 286(1/2): 209-217
- [21] Smith G S. Interactions of nematodes with mycorrhizal fungi[M]//Veech J A, Dickson D W. Vistas on Nematology. Hyattsville, MD, 1987: 292-300
- [22] Khaosaad T, García-Garrido J M, Steinkellner S, et al. Take-all disease is systemically reduced in roots of mycorrhizal barley plants[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2007, 39(3): 727-734
- [23] Smith S E, Read D J. Mycorrhizal symbiosis[M]. The 3rd edition. London: Academic Press, 2008
- [24] Cachinero J M, Cabello F, Jorrin J, et al. Induction of different chitinase and β -1, 3-glucanase isoenzymes in sunflower (*Helianthus annuus* L.) seedlings in response to infection by *Plasmopara halstedii*[J]. European Journal of Plant Pathology, 1996, 102(4): 401-405
- [25] 王金生. 分子植物病理学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2001: 270-271
- [26] Cordier C, Pozo M J, Barea J M, et al. Cell defense responses associated with localized and systemic resistance to *Phytophthora parasitica* induced in tomato by an arbuscular mycorrhizal fungus[J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 1998, 11(10): 1017-1028
- [27] Slezack S, Dumas-Gaudot E, Paynot M, et al. Is a fully established arbuscular mycorrhizal symbiosis required for bioprotection of *Pisum sativum* roots against *Aphanomyces euteiches*? [J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2000, 13(2): 238-241
- [28] Pozo M J, Azcón-Aguilar C, Dumas-Gaudot E, et al. β -1, 3-glucanase activities in tomato roots inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi and/or *Phytophthora parasitica* and their possible involvement in bioprotection[J]. Plant Science, 1999, 141(2): 149-157
- [29] 李敏, 刘润进, 赵洪海. AM 真菌和镰刀菌对西瓜根系几种酶活性的影响[J]. 菌物系统, 2001, 20(4): 547-551
- [30] 刘润进, 裘维蕃. 内生菌根菌(VAM)诱导植物抗病性研究的新进展[J]. 植物病理学报, 1994, 24(1): 1-4