

引用格式: 卢盼玲, 玄立杰, 张红梅, 等. 抗性砧木嫁接提高番茄枯萎病抗性机理研究[J]. 西北植物学报, 2025, 45(2): 0000-0000. [LU P L, XUAN L J, ZHANG H M, et al. Study on the mechanism for improving tomato resistance to *Fusarium* wilt through grafting with resistant rootstock[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2025, 45(2): 0000-0000.] DOI:10.7606/j.issn.1000-4025.20240552

抗性砧木嫁接提高番茄枯萎病抗性机理研究

卢盼玲¹, 玄立杰², 张红梅¹, 田守波¹, 何 锴³, 张 辉¹

(1 上海设施园艺技术重点实验室, 上海市农业科学院园艺所, 上海 201403; 2 上海交通大学 农业与生物学院, 上海 200240; 3 上海市嘉定区农业技术推广服务中心, 上海 201106)

摘 要 【目的】探讨抗性砧木嫁接提高番茄枯萎病抗性的生理机制, 为应用嫁接提高番茄枯萎病抗性提供理论依据。【方法】以番茄抗病材料‘FR’为砧木, 感病材料‘AC’为接穗, 进行感病自根嫁接(自根苗)和感病抗性砧木嫁接(嫁接苗), 测定尖孢镰刀菌侵染后 2 类嫁接苗的发病情况、光合作用、抗氧化酶活性、激素含量及相关基因表达量。【结果】番茄嫁接苗枯萎病病情指数和发病率比自根苗分别显著降低 95.6% 和 90.7%。在尖孢镰刀菌侵染后, 嫁接苗的净光合速率、气孔导度、蒸腾速率、最大光化学效率等光合荧光参数, 茉莉酸含量和茉莉酸信号抑制因子的表达量显著高于自根苗, 其 SOD、POD、CAT 和 APX 活性显著低于自根苗, 水杨酸和氨基环丙烷羧酸含量与自根苗没有显著差异, 但水杨酸和乙烯信号通路上的基因表达量均高于自根苗。【结论】番茄抗病砧木嫁接主要通过提高叶片光合效率、调节抗氧化酶活性和信号转导获得系统抗性的方式显著提高植株对枯萎病的抗性。

关键词 番茄枯萎病; 嫁接; 尖孢镰刀菌; 光合作用; 抗氧化酶; 激素; 转录组

中图分类号 S476; S641.2 文献标志码 A

Study on the mechanism for improving tomato resistance to *Fusarium* wilt through grafting with resistant rootstock

LU Panling¹, XUAN Lijie², ZHANG Hongmei¹, TIAN Shoubu¹, HE Kai³, ZHANG Hui¹

(1 Shanghai Key Laboratory of Facility Horticulture Technology, Institute of Horticulture, Shanghai Academy of Agricultural Sciences, Shanghai 201403, China; 2 School of Agriculture and Biology, Shanghai Jiao Tong University, Shanghai 200240, China; 3 Shanghai Jiading District Agricultural Technology Extension Service Center, Shanghai 201106, China)

Abstract [Objective] The study aims to explore the effects of *Fusarium oxysporum* infection on physiological and biochemical indices of the tomato seedlings grafted with resistant rootstock, in order to provide theoretical basis for understanding the mechanism of grafting in improving tomato resistance to *Fusarium* wilt. [Methods] The disease-resistant tomato ‘FR’ was used as rootstock and the susceptible tomato ‘AC’ as scion. Grafting was conducted onto the resistant rootstock and self-rooted plants of the susceptible materials. Pathogenesis, photosynthesis, antioxidant enzyme activity, hormone content, and gene expression were measured in both of the grafted plants following infection with *F. oxysporum*. [Results] Compared with the self-rooted plants, the grafted tomato plants were reduced by 95.6% and 90.7%, respectively, in the disease index and incidence of *Fusarium* wilt disease. After *F. oxysporum* infection, the grafted plants exhibited higher photosynthetic parameters, including net photosynthetic rate, stomatal conductance, transpiration rate, and maximum photochemical efficiency, as well as increased jasmonic acid content and expression of genes in the JA signaling pathway, compared to the self-rooted plants. The ac-

收稿日期: 2024-10-10; 修改稿收到日期: 2024-11-07

基金项目: 上海市科技兴农项目(2022-02-08-00-12-F01092)

作者简介: 卢盼玲(1993—), 女, 硕士研究生, 研究实习员, 主要从事蔬菜育种与栽培研究。E-mail: lpl2245@163.com

通信作者: 张 辉, 男, 博士, 副研究员, 主要从事番茄育种与栽培研究。E-mail: zhanghui@saas.sh.cn

tivities of SOD, POD, CAT, and APX in grafted plants were lower than those in the self-rooted plants, while salicylic acid and aminocyclopropane-1-carboxylate levels showed no significant differences. However, the expression of genes in the SA and ET signaling pathways was higher in grafted plants than in self-rooted plants. [Conclusion] Grafting onto resistant rootstocks enhances tomato resistance to *Fusarium* wilt, which is achieved primarily through the improvement of leaf photosynthetic efficiency, regulation of antioxidant enzyme activity, and activation of systemic resistance via signaling pathways.

Key words tomato wilt; grafting; *Fusarium oxysporum*; photosynthesis; antioxidant enzymes; hormone; transcriptome

番茄(*Solanum lycopersicum* L.)属茄科茄属,原产于南美洲,营养丰富,在世界范围内被广泛种植^[1]。近年来,由于设施农业发展和集约化生产,番茄的病害越来越严重,枯萎病便是其中主要病害之一,严重影响番茄产业的正常发展^[2]。番茄枯萎病是尖孢镰刀菌番茄专化型(*Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*, Fol)通过侵染根系引起的一种番茄最为严重的土传病害之一^[3]。Fol 属于半知菌亚门真菌,可在土壤中存活 30 年,病原菌主要从植物根部侵入,进入木质部导管并不断繁殖造成维管束堵塞,从而影响水分和营养物质的运输^[4],最终导致植物萎蔫,叶片变黄,甚至在短期内枯萎死亡,严重影响番茄的产量和品质^[5]。番茄枯萎病菌主要存在 3 个生理小种,它们对番茄的危害程度不同^[6],在中国主要是生理小种 1,生理小种 2 和 3 仅在少数地区有发现^[7]。枯萎病的防治方法包括物理方法、化学方法、轮作、抗性砧木嫁接和抗病育种等。其中,抗性砧木嫁接是防治枯萎病最常用、最安全且经济有效的方法之一,已经被广泛应用于瓜类及茄果蔬菜作物的生产^[8]。嫁接的本质是换根,利用砧木原本的遗传特性和生理生化抗性提升植株对病原菌的抗性^[9]。目前关于嫁接提高植物抗病性的机理尚不明确,有研究发现嫁接主要通过改变生理生化途径、抗性诱导、产生有益根际微生物和内生菌等机制增强番茄的抗病能力^[10]。本研究以高抗枯萎病材料‘FR’为砧木,感病材料‘AC’为接穗,获得不同组合的嫁接苗,通过人工接种鉴定不同嫁接组合对枯萎病的抗性,同时测定嫁接苗的光合作用参数、抗氧化酶活性和激素含量等,从生理层面探究嫁接提高枯萎病抗性的原因,为揭示抗性砧木嫁接提高番茄抗枯萎病的机制提供资料。

1 材料和方法

1.1 试验材料

供试番茄为高抗枯萎病材料‘FR’和感病材料‘AC’,均由上海市农业科学院园艺所提供。枯萎病病原菌为尖孢镰刀菌番茄专化型生理小种 1,由河

南农业大学杜南山老师提供。

1.2 试验设计

选取发芽后 7 d 且长势一致的番茄幼苗,采用切接法嫁接,设置‘AC’/‘FR’(抗病材料‘FR’为砧木,感病材料‘AC’为接穗)和‘AC’/‘AC’(感病材料自根苗嫁接)2 个嫁接组合;当嫁接苗长至三叶一心时,选取长势一致的幼苗进行枯萎病侵染,每个处理接种 24 株;将幼苗根部清洗干净后浸泡在 5×10^7 cfu/mL 的镰刀菌菌液中 15 min,对照在灭菌水中浸泡 15 min^[11]。将接菌后的幼苗放置在昼/夜温度 25 °C/20 °C、光照强度 300 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、光周期为 14 h/10 h(昼/夜)的光照培养箱中培养 2 周后测定各项指标。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 枯萎病病情指数和发病率

在接种尖孢镰刀菌 2 周后观察枯萎病发病情况,调查病情分级和发病率。病情分级标准参考褚新培等^[12]的分级标准,根据病情分级情况,计算病情指数 $[\sum(\text{各级病株数} \times \text{相应发病级数})/(\text{调查总株数} \times \text{最高级发病级数}) \times 100\%]$ 和发病率 $[\text{处理发病植株数}/\text{总株数} \times 100\%]$ 。

1.3.2 光合气体交换参数

于晴天 9:00—11:00 选取由顶端向下的第 2 叶,采用便携式光合仪 Li-6400(美国 Li-COR 公司生产)测定番茄幼苗的净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i),每片叶读数 3 次。

1.3.3 叶绿素荧光参数

采用便携式叶绿素仪测定相对叶绿素含量(SPAD 值);利用调制叶绿素荧光成像系统(德国 WALZ, IMAG-MAX/L)测定叶绿素荧光参数,测量前将番茄幼苗叶片暗适应 30 min,随后测定光合系统 II(PS II)最大光化学效率(F_v/F_m)、实际光化学量子产量 $[Y(\text{II})]$ 、非光化学淬灭系数(NPQ)、光化学淬灭系数(qP)、表观光合电子传递速率(ETR),每一处理分别选取 6 株番茄相同部位的叶片,每片叶避开叶脉随机选取 3 个点。

1.3.4 叶片抗氧化酶活性

接菌 2 周后,选取由顶端向下第 2 功能叶,采用苏州科铭生物技术有限公司试剂盒测定超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)和抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性,测定方法参考说明书进行。

1.3.5 激素含量及相关基因表达量

茉莉酸(JA)、水杨酸(SA)和氨基环丙烷羧酸(ACC)含量由上海凌恩生物科技有限公司代为检测, RNA 转录组测序由北京诺禾致源科技股份有限公司完成,获得茉莉酸、水杨酸和乙烯途径相关基因的 FPKM(fragments per kilobase million)值,每个处理 3 次重复。

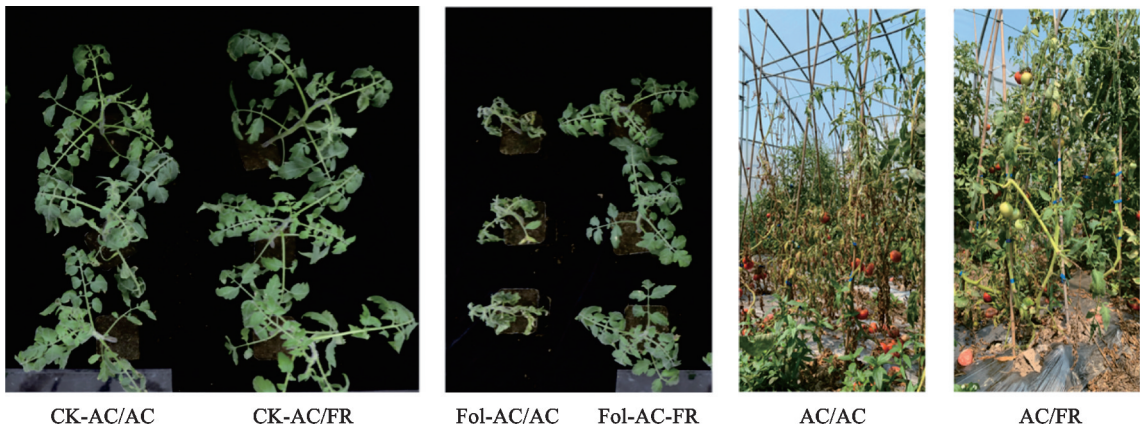
1.4 数据处理与分析

利用 Excel 2019 软件统计处理数据, SPSS 25.0 软件进行差异显著性分析($P < 0.05$), OriginPro 2021 作图。

2 结果与分析

2.1 抗性砧木嫁接对番茄枯萎病的防治效果

图 1 显示,不接菌(对照)条件下,自根苗(‘AC’/‘AC’)和嫁接苗(‘AC’/‘FR’)的表型没有显著差异。尖孢镰刀菌侵染 2 周后,自根苗和嫁接苗表现出明显的表型差异,自根苗整体要小于嫁接苗,且幼苗叶片出现发黄萎蔫现象,嫁接苗没有发生萎蔫现象。观察果实成熟期自根苗和嫁接苗田间表现发现,自根苗在果实成熟期出现成片枯萎现象,整个植株死亡,而嫁接苗没有发生枯萎死亡,表现明显优于自根苗。同时,在接菌 2 周后,各处理发病情况如表 1 所示。其中,自根苗病情指数和发病率分别 85 和 91.6%,嫁接苗则分别为 3.75 和 8.5%;嫁接苗的病情指数和发病率分别显著低于自根苗 95.6%和 90.7%。这说明采用抗病品种作为砧木显著提高了番茄嫁接苗的抗病性。



AC/AC. 自根苗; AC/FR. 嫁接苗; Fol. 尖孢镰刀菌侵染; CK. 未接菌对照。下同。

图 1 抗性砧木嫁接对番茄枯萎病的防治效果

AC/AC, self-rooted plants. AC/FR, grafted plants. Fol, *Fusarium oxysporum* infection.

CK, uninfected control. The same as below.

Fig. 1 Effects of resistant rootstock grafting on tomato *Fusarium* wilt control

表 1 嫁接对番茄枯萎病发病率和病情指数的影响

Table 1 Effects of grafting on disease index and incidence of tomato *Fusarium* wilt

处理 Treatment	病情指数 Disease index	发病率/% Incidence rate
Fol-AC/AC	85.00	91.6
Fol-AC/FR	3.75	8.5
CK-AC/AC	0	0
CK-AC/FR	0	0

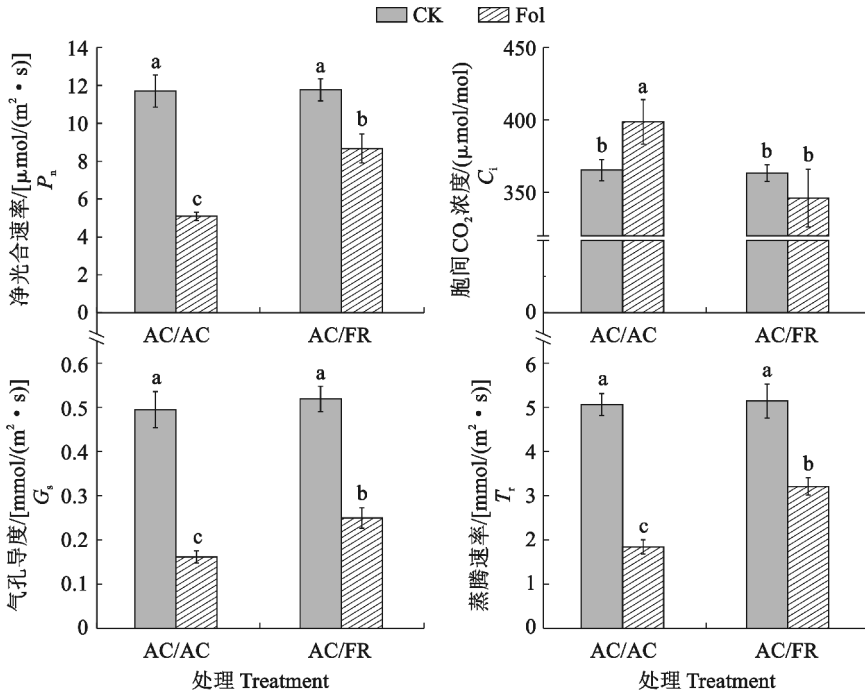
2.2 尖孢镰刀菌侵染对番茄嫁接苗光合气体交换参数的影响

图 2 显示,在对照条件下,净光合速率(P_n)、气

孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)和胞间 CO_2 浓度(C_i) 在自根苗和嫁接苗间均没有显著差异。在尖孢镰刀菌侵染后,自根苗和嫁接苗的 P_n 、 G_s 和 T_r 均比对照(CK)显著降低,自根苗的降幅分别为 56.50%、67.31%和 63.62%,嫁接苗的降幅分别为 16.29%、51.86%和 37.59%,嫁接苗的降幅明显小于自根苗;嫁接苗的 P_n 、 G_s 和 T_r 均显著高于自根苗,增幅分别为 70.40%、54.63%和 74.14%;同时,尖孢镰刀菌侵染后,自根苗的 C_i 比 CK 显著升高 9.12%,而嫁接苗 C_i 则没有显著变化,自根苗 C_i 显著高于嫁接苗 13.21%。

可见,尖孢镰刀菌侵染能够显著降低植株的光合作用效率,但抗病品种作为砧木能够缓解病原菌

对番茄嫁接苗光合作用的伤害,提高幼苗对病原菌的适应性。



不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。下同。

图2 尖孢镰刀菌侵染对番茄嫁接苗光合参数的影响

Different lowercase letters indicate significant differences ($P < 0.05$). The same as below.

Fig. 2 Photosynthetic parameters of the grafted tomato seedlings inoculated with *F. oxysporum*

2.3 尖孢镰刀菌侵染对番茄嫁接苗叶绿素含量和叶绿素荧光参数的影响

从图3可知,未接种对照条件下,番茄自根苗和嫁接苗的相对叶绿素含量 (SPAD)、最大光化学效率 (F_v/F_m)、实际光化学量子产量 [$Y(II)$]、光化学淬灭系数 (qP)、电子传递速率 (ETR) 和非光化学淬灭系数 (NPQ) 均没有显著差异。在尖孢镰刀菌侵染后,自根苗和嫁接苗的 SPAD 和 F_v/F_m 均比对照显著降低,自根苗的降幅分别为 40.12% 和 8.64%,嫁接苗降幅分别为 23.22% 和 4.65%;嫁接苗的 SPAD 和 F_v/F_m 分别显著高于自根苗 32.98% 和 3.70%。在尖孢镰刀菌侵染后,自根苗的 $Y(II)$ 、 qP 和 ETR 比 CK 分别显著降低 28.93%、32.06% 和 47.27%,嫁接苗却没有显著变化,且嫁接苗的 $Y(II)$ 、 qP 和 ETR 分别显著高于自根苗 45.38%、48.51% 和 80.64%;而 NPQ 表现出和其他指标不一样的变化趋势,接菌自根苗的 NPQ 比 CK 显著上升 29.80%,接菌嫁接苗则没有显著变化,且接菌自根苗 NPQ 显著高于接菌嫁接苗 18.98%。因此,尖孢镰刀菌侵染能够显著降低植株的光合色素含量和

光合电子传递速率,抗病品种作为砧木能够减少病原菌对嫁接苗 PS II 的伤害。

2.4 尖孢镰刀菌侵染对番茄嫁接苗抗氧化酶活性的影响

从图4可知,在未接菌对照条件下,自根苗的超氧化物歧化酶 (SOD) 活性显著高于嫁接苗,过氧化物酶 (POD) 活性显著低于嫁接苗,过氧化氢酶 (CAT) 和抗坏血酸过氧化物酶 (APX) 活性与嫁接苗没有显著差异。在尖孢镰刀菌侵染后,自根苗的 SOD、POD 和 CAT 活性比 CK 分别显著升高 11.67%、168.54% 和 146.68%,APX 活性则显著降低 26.1%;嫁接苗的 POD 和 CAT 活性分别比 CK 显著升高 40.37% 和 98.71%,APX 活性则显著降低 42.87%,而 SOD 活性则没显著差异;自根苗的 SOD、POD、CAT 和 APX 活性分别显著高于嫁接苗 16.71%、28.08%、14.03% 和 29.71%。尖孢镰刀菌侵染后,自根苗和嫁接苗的抗氧化酶活性均发生显著变化,植株活性氧动态平衡被打破,嫁接苗的抗氧化酶活性显著低于自根苗,说明嫁接苗受到的胁迫要小于自根苗。

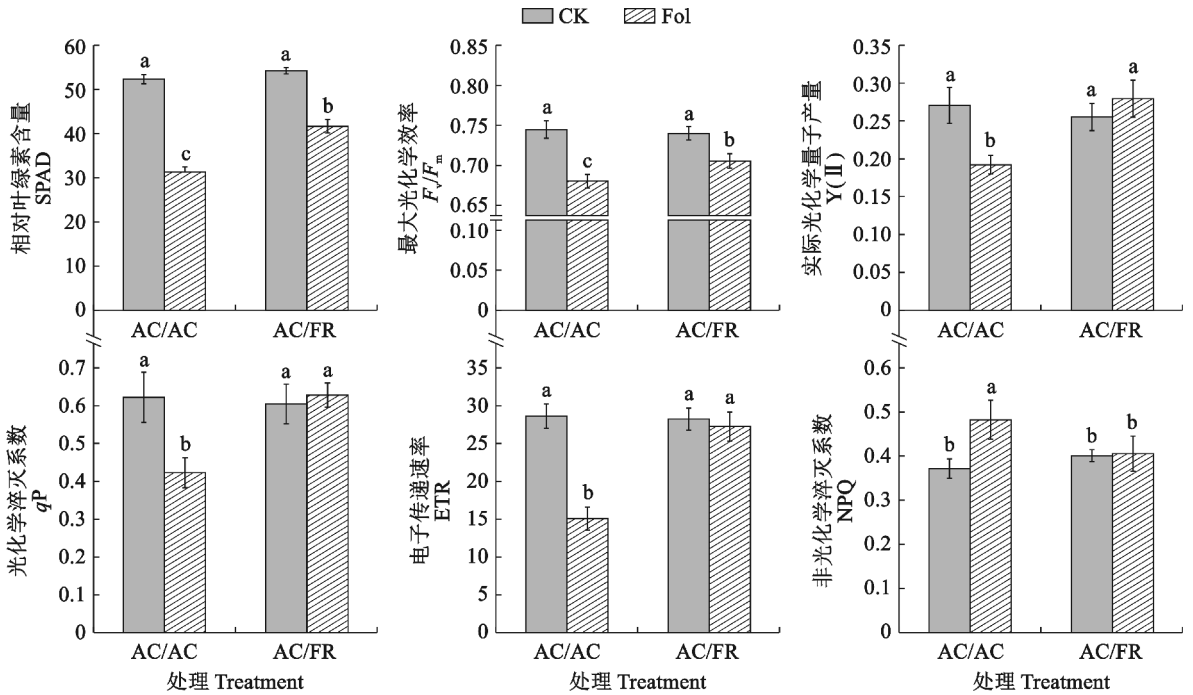


图3 尖孢镰刀菌侵染对番茄嫁接苗叶绿素含量和叶绿素荧光参数的影响

Fig. 3 Chlorophyll content and chlorophyll fluorescence parameters of the grafted tomato seedlings inoculated with *F. oxysporum*

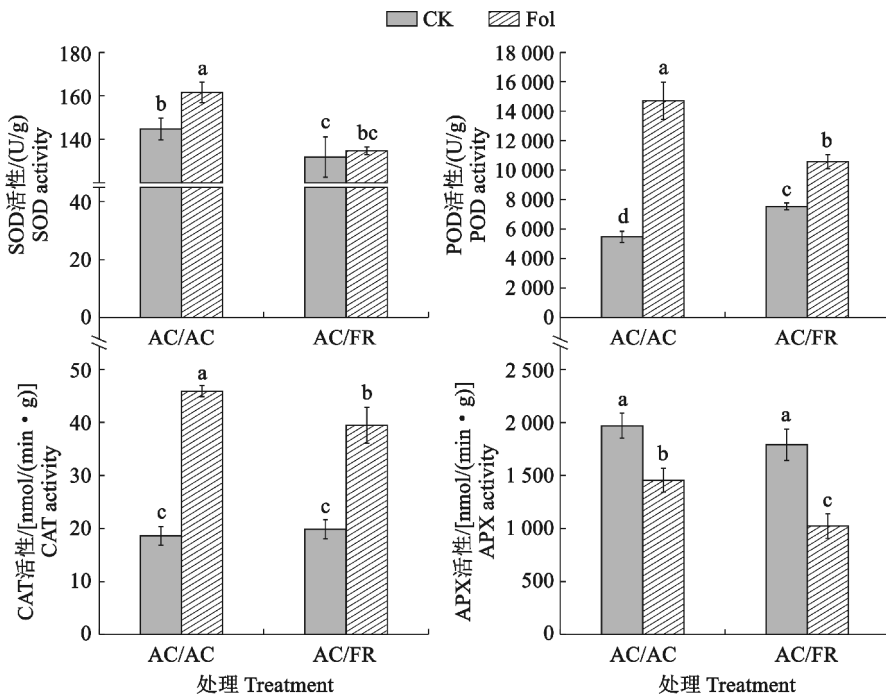


图4 尖孢镰刀菌侵染对番茄嫁接苗抗氧化酶活性的影响

Fig. 4 Activity of antioxidant enzymes of the grafted tomato seedlings inoculated with *F. oxysporum*

2.5 尖孢镰刀菌侵染对番茄嫁接苗激素含量的影响

如图5所示,在未接菌对照条件下,自根苗的茉莉酸(JA)含量与嫁接苗没有显著差异,水杨酸(SA)含量显著低于嫁接苗,乙烯前体物质氨基环丙

烷羧酸(ACC)含量显著高于嫁接苗。在尖孢镰刀菌侵染后,自根苗的JA含量比CK显著降低35.0%,SA和ACC含量分别比CK显著增加559.42%和22.99%;嫁接苗的JA、SA和ACC含量分别比CK

显著增加 17.37%、325.30%和 76.06%；嫁接苗的 JA 含量显著高于自根苗，而其 SA 和 ACC 含量与自根苗没有显著差异。可见，尖孢镰刀菌侵染后，抗病品种作为砧木能够激活嫁接苗系统诱导抗性，从而提高嫁接苗的抗病性。

2.6 尖孢镰刀菌侵染对番茄嫁接苗激素相关基因表达量的影响

JA、SA 和 ET 相关基因表达量的分析结果(图 6)表明,在未接菌对照情况下,自根苗 JA 信号通路中抑制因子 JAZ 基因(*Solyc03g122190*、*Solyc01g005440* 和 *Solyc11g011030*)的表达量显著高于嫁接苗,SA 信号通路上的 *NPR1* (*Solyc07g044980*、*Solyc04g040220* 和 *Solyc07g040690*),*TGA* (*Solyc04-*

g072460、*Solyc12g056850*、*Solyc11g068370*、*Solyc10g080770*、*Solyc11g064950* 和 *Solyc04g011670*), *PR1* (*novel. 994*、*Solyc01g106630*、*novel. 127* 和 *Solyc09g007020*) 基因和 ET 信号通路上的 *EIN3* (*Solyc01g006650*、*Solyc06g073730*、*Solyc06g073720* 和 *Solyc01g009170*), *ERF1* (*Solyc05g051200*), *ERF2* (*Solyc11g011750*、*Solyc09g089930*、*Solyc04g014530* 和 *Solyc09g066360*) 相关基因的表达量与嫁接苗基本上没有显著差异。在尖孢镰刀菌侵染后,自根苗和嫁接苗的 *JAZ* 基因显著下调表达, *NPR1*、*TGA* 和 *PR1*、*EIN3*、*ERF1* 和 *ERF2* 基因显著上调表达,且嫁接苗 SA、ET 和 JA 信号通路上的基因表达量均高于相应自根苗。

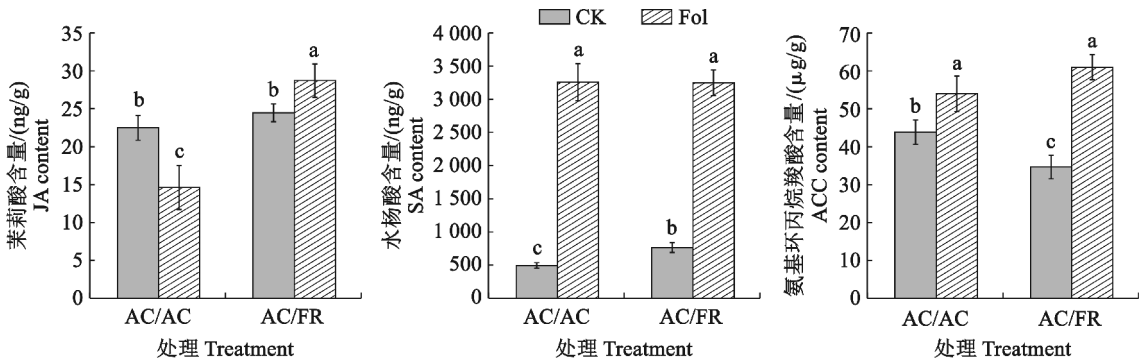


图 5 尖孢镰刀菌侵染对番茄嫁接苗激素含量的影响

Fig. 5 Hormonal content of the grafted tomato seedlings inoculated with *F. oxysporum*

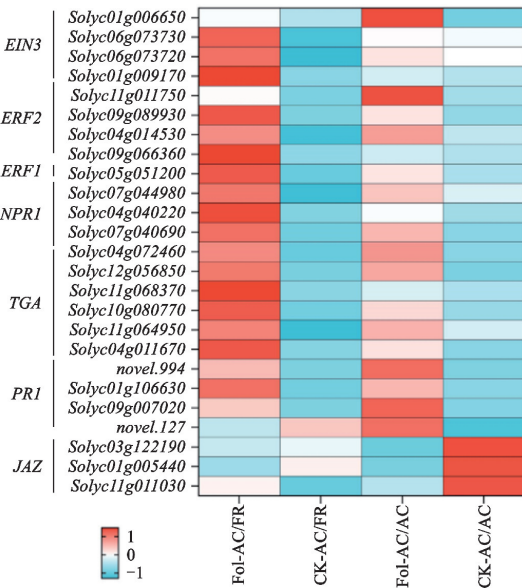


图 6 尖孢镰刀菌侵染对番茄嫁接苗激素相关基因表达量的影响

Fig. 6 Expression levels of the hormone-related genes of the grafted tomato seedlings inoculated with *F. oxysporum*

3 讨论

枯萎病是最为严重的土传病害之一,嫁接已经成为防治茄果类蔬菜枯萎病的有效途径^[13]。有研究表明,抗性砧木能够显著提高易感接穗对尖孢镰刀菌侵染引起的番茄枯萎病(Fol)和颈腐根腐病(FROL)的抗性,用抗病品种作为砧木能够显著降低感病接穗的病情指数和发病率^[14-15],本研究与前人研究结果一致。

光合作用是植物生长的基础,尖孢镰刀菌侵染能够显著降低作物的光系统 I 和光系统 II 的电子传递速率、光合酶活性、净光合速率等,从而导致碳同化能力降低,造成作物减产^[16]。本研究结果表明,在尖孢镰刀菌侵染后,番茄自根苗和嫁接苗的净光合效率、气孔导度和蒸腾速率均显著降低,且嫁接苗的降幅要小于自根苗,自根苗的胞间 CO₂ 浓度显著升高,而嫁接苗则没有显著变化。光合速率降低主要受气孔因素和非气孔因素影响,气孔因素主要是气孔导度限制导致的胞间 CO₂ 浓度不足,非气孔因

素主要是由于叶绿体活性和光合酶活性降低^[17]。本研究中自根苗的胞间 CO₂ 浓度升高,嫁接苗的胞间 CO₂ 浓度没有显著变化,两者气孔导度均显著降低,由此推测尖孢镰刀菌侵染番茄叶片引起的净光合速率降低主要由于非气孔因素所致,可能是由于尖孢镰刀菌侵染导致维管束堵塞造成水分运输受阻,从而导致叶绿体活性和光合酶活性降低。这与尖孢镰刀菌侵染马铃薯的研究结果^[18]一致。

光合色素是反映光合能力的重要指标,有研究表明镰刀菌分泌的毒素会造成叶绿素合成受阻,叶绿素含量降低^[16]。本研究结果表明,镰刀菌侵染能够显著降低番茄叶片的叶绿素含量,嫁接苗的叶绿素含量降幅小于自根苗。叶绿素荧光能够反映植物光合作用过程中光合电子吸收和传递的过程,能够快速且无创地反映叶片的光合能力,被广泛用于植物生物和非生物胁迫的研究^[19]。 F_v/F_m 、ETR、Y(II)和 qP 是光化学反应的重要参数,能反映光系统 II 的光合电子传递以及吸收和传递光能的能力。Maqsood 等研究表明,镰刀菌侵染后抗病品种和感病品种的 F_v/F_m 、ETR 和 Y(II) 均显著降低,且抗病品种的 ETR、Y(II) 和 F_v/F_m 均显著高于感病品种^[20]。本研究得到类似结果,在尖孢镰刀菌侵染后,番茄嫁接苗和自根苗的 F_v/F_m 均显著降低,自根苗的 ETR 和 Y(II) 显著降低,而嫁接苗的 2 个指标没有显著变化,且嫁接苗的 F_v/F_m 、ETR 和 Y(II) 均显著高于自根苗。此外,本研究中番茄幼苗 NPQ 表现出与 qP 、Y(II) 和 ETR 不同的变化趋势,尖孢镰刀菌侵染后的自根苗 NPQ 比对照显著上升,嫁接苗则与对照没有显著差异,这与李捷等的研究结果^[21]相似。本研究结果表明尖孢镰刀菌侵染严重降低了自根嫁接苗 PSII 的光化学能力,使 PSII 的结构受损,抑制了光能的吸收和转化,导致自根嫁接苗的原始光能转化率降低,进而抑制了植物生长。自根苗的 NPQ 显著上升,嫁接苗的没有显著变化,进一步说明自根苗 PS II 可能受到的伤害更大,从而通过增加热耗散以减轻镰刀菌侵染对光合器官的损伤。

当病原菌侵入植株后,植株体内会产生一系列的生理生化反应,从而对病原菌的生长和增殖有一定抑制。其中,防御酶活性变化最为活跃,其活性与抗病性密切相关,SOD、CAT、POD 和 APX 是细胞内活性氧代谢的主要调节酶,在调节活性氧代谢的动态平衡中起重要作用^[22]。嫁接能够通过调节抗氧化酶活性和活性氧代谢途径降低活性氧对植株的伤害^[23],从而增强植株对病原菌的抗性。张明菊等^[24]

在黄萎病菌侵染后不同抗性不同嫁接组合棉花品种 SOD 和 POD 活性的研究中发现,SOD 活性在接菌后均显著上升;在尖孢镰刀菌侵染嫁接西瓜中也发现相似结论^[25],本研究均与以上结果一致。Du 等^[26]研究表明,尖孢镰刀菌侵染后黄瓜 CAT 和 APX 活性显著上升,CAT 活性的变化趋势与本研究结果一致,但 APX 活性变化与本研究结果相反,可能是不同植物应对不同病原菌侵染表现具有差异。

植物激素作为一种信号分子,在植物的生长发育以及抗逆抗病的信号途径中起重要作用,其中水杨酸(SA)、茉莉酸(JA)和乙烯(ET)是参与调节植物对病原菌防御反应的重要激素^[27]。SA 主要介导系统获得性抗性(SAR)途径,而 JA 和 ET 主要介导诱导系统抗性途径(ISR)^[28]。JA 主要通过维管束韧皮部和空气将侵染信号传导到植株,进而获得系统性抗性,JAZ 是茉莉酸信号途径的负调控因子,在 JA 含量低的情况下抑制 JA 早期应答基因的表达,在 JA 信号途径中起到重要作用^[29]。在尖孢镰刀菌侵染前,本研究中番茄嫁接苗与自根苗 JA 含量没有差异,自根苗 JAZ 基因表达量显著高于嫁接苗;在尖孢镰刀菌侵染后,番茄嫁接苗的 JA 含量显著上升,自根苗的 JA 含量显著降低,两者 JAZ 基因的表达量均显著降低。SA 介导的抗病途径与 NPR1 蛋白和 TGA 转录因子密切相关,SA 的大量积累诱导 NPR1 还原成单体进入细胞核与 TGA 转录因子等结合,从而诱导病程相关蛋白 PRs 的表达^[30-31]。本研究中,尖孢镰刀菌侵染前嫁接苗 SA 含量显著高于自根苗,两者间 NPR1、TGA 和 PR1 基因表达量没有显著差异;尖孢镰刀菌侵染后,嫁接苗和自根苗的 SA 含量、NPR1、TGA 和 PR1 基因的表达量均显著上升,这与王前程等研究结果^[3]一致,而嫁接苗与自根苗的 SA 含量没有显著差异,但嫁接苗 NPR1、TGA 和 PR1 基因的表达量要显著高于自根苗。乙烯作为报警信号直接参与植物防御反应,当植物受到病原菌侵染后,其含量急剧增加,但是目前关于乙烯参与抗病的机理还不是很明确^[32]。ACC 是乙烯的直接前体物质,本研究中尖孢镰刀菌侵染前嫁接苗的 ACC 含量显著低于自根苗,EIN3、ERF1 和 ERF2 基因表达量与自根苗没有显著差异;在尖孢镰刀菌侵染后,嫁接苗的 ACC 含量和 EIN3、ERF1 和 ERF2 基因表达量均显著升高。由此推测,抗性砧木提高接穗抗病性同时还参与了 SAR 和 ISR 信号转导途径,主要通过提高 JA 和 SA 的积累和降低 ACC 含量以及调控激素信

号传导相关基因的表达,激活抗病相关蛋白和防御相关基因的表达,最终提高感病接穗的抗病性。

4 结 论

抗病砧木嫁接能够显著降低番茄苗期枯萎病的病情指数和发病率,降幅分别达到 95.6% 和 90.7%;果实成熟期自根嫁接苗出现成片枯萎死亡,而抗病嫁接苗表现良好。当面对病原菌侵染时,抗性砧木嫁接能够显著提高番茄幼苗的光合作用,调节抗氧化酶的活性和诱导植物的信号转导。尖孢镰刀菌侵染后,嫁接苗的净光合速率、气孔导度、蒸腾

速率,叶绿素含量、最大光化学效率、实际光量子产量、电子传递速率等光合荧光参数,以及 JA 含量和 JA 负调控因子 JAZ 基因的表达量均显著高于自根苗,嫁接苗的 SOD、POD、CAT 和 APX 活性均显著低于自根苗,SA 和 ACC 含量与自根苗没有显著差异,但 SA 和 ET 信号通路上的相关基因表达量均高于自根苗。可见,抗病砧木嫁接主要通过提高番茄叶片光合效率、调节抗氧酶活性和内源激素含量以及调控 SA、JA 和 ET 信号途径关键基因表达,进而显著增强番茄植株对枯萎病的抗性。

参考文献:

- [1] 迟晓丽,刘珂欣,许超,等. 番茄土传病害拮抗菌的筛选、鉴定及拮抗性评价[J]. 中国农学通报, 2020, 36(3): 135-141.
CHI X L, LIU K X, XU C, *et al.* Screening, identification and antagonism evaluation of antagonistic bacteria against soil-borne diseases of tomato[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2020, 36(3): 135-141.
- [2] 王恩启,武亚芬,梁斌,等. 1株番茄枯萎病拮抗菌的筛选、鉴定及其生长条件研究[J]. 青岛农业大学学报(自然科学版), 2023, 40(3): 174-181.
WANG E Q, WU Y F, LIANG B, *et al.* Screening, identification and growth conditions research of an antagonistic strain against tomato *Fusarium* wilt[J]. *Journal of Qingdao Agricultural University* (Natural Science), 2023, 40(3): 174-181.
- [3] 王前程,张迎迎,戴陶宇,等. 拟康宁木霉 T-51 菌株对番茄枯萎病的生物防治及其机理研究[J]. 西北植物学报, 2022, 42(6): 974-982.
WANG Q C, ZHANG Y Y, DAI T Y, *et al.* Study on biological control effect and mechanism of *Trichoderma koningiopsis* T-51 on tomato *Fusarium* wilt[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2022, 42(6): 974-982.
- [4] 成璐,欧阳寿强. 番茄抗枯萎病分子机制研究进展[J]. 蔬菜, 2021(7): 37-42.
CHENG L, OUYANG S Q. Research progress on molecular mechanism of tomato resistance to *Fusarium* wilt[J]. *Vegetables*, 2021(7): 37-42.
- [5] 陆晓林,李丹,戴昕,等. 番茄尖孢镰刀菌致病特性及环境适应性[J]. 江苏农业科学, 2023, 51(6): 100-106.
LU X L, LI D, DAI X, *et al.* Identification of pathogenicity of *Fusarium oxysporum* in tomato and its environmental adaptation [J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2023, 51(6): 100-106.
- [6] SRINIVAS C, NIRMALA DEVI D, NARASIMHA MURTHY K, *et al.* *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* causal agent of vascular wilt disease of tomato: Biology to diversity-A review[J]. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 2019, 26(7): 1315-1324.
- [7] CHANG Y D, DU B, WANG L, *et al.* A study on the pathogen species and physiological races of tomato *Fusarium* wilt in Shanxi, China[J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2018, 17(6): 1380-1390.
- [8] 曹焯程,刘晓漫,郭美霞,等. 作物土传病害的危害及防治技术[J]. 植物保护, 2017, 43(2): 6-16.
CAO A C, LIU X M, GUO M X, *et al.* Incidences of soil-borne diseases and control measures [J]. *Plant Protection*, 2017, 43(2): 6-16.
- [9] 李乾坤,徐兴阳,杨艳梅,等. 烟草嫁接组合对根结线虫病的抗性鉴定[J]. 江西农业学报, 2024, 36(3): 40-46.
LI Q K, XU X Y, YANG Y M, *et al.* Identification of resistance to root-knot nematode disease in tobacco grafting combinations[J]. *Acta Agriculturae Jiangxi*, 2024, 36(3): 40-46.
- [10] 王江珂,龚小雅,吴凤芝. 抗/感灰霉病砧木嫁接对番茄叶片内生细菌群落结构的影响[J]. 东北农业大学学报, 2024, 55(3): 21-31.
WANG J K, GONG X Y, WU F Z. Effects of grafted resistant/susceptible rootstock against gray mold on tomato leaf endophytic bacterial communities[J]. *Journal of Northeast Agricultural University*, 2024, 55(3): 21-31.
- [11] DU L S, GUO H, FU R K, *et al.* Comparative transcriptome analysis and genetic methods revealed the biocontrol mechanism of *Paenibacillus polymyxa* NSY50 against tomato *Fusarium* wilt[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23: 10907.
- [12] 褚新培,吕桂云,鹿秀云,等. 番茄枯萎病菌分离鉴定及嫁接砧木抗病性评价[J]. 中国蔬菜, 2020(6): 64-68.
CHU X P, LÜ G Y, LU X Y, *et al.* Isolation and identification of tomato *Fusarium* wilt and evaluation of disease resistance of grafted rootstocks[J]. *China Vegetables*, 2020(6): 64-68.
- [13] KABAŞ A, CELIK I. Development of biotic stress resistant F₁ interspecific hybrid rootstock derived from *Solanum lycopersicum* and *Solanum habrochaites* [J]. *Acta Scientiarum Polonorum Hortorum Cultus*, 2021, 20(5): 107-118.

- [14] ŠIMKOVICOVÁ M, KRAMER G, REP M, *et al.* Tomato R-gene-mediated resistance against *Fusarium* wilt originates in roots and extends to shoots *via* xylem to limit pathogen colonization[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2024, 15: 1384431.
- [15] POLIZZI G, GUARNACCIA V, VITALE A, *et al.* Scion/rootstock interaction and tolerance expression of tomato to FORL[J]. *Acta Horticulturae*, 2015(1086): 189-194.
- [16] 张希鹤,李岩,郁凯,等. 黄萎病胁迫影响棉花幼苗光合及叶绿素荧光特性的机理[J]. 棉花学报, 2018, 30(2): 136-144.
- ZHANG X H, LI Y, YU K, *et al.* Mechanism of *Verticillium* wilt stress affecting photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence characteristics of cotton seedlings [J]. *Cotton Science*, 2018, 30(2): 136-144.
- [17] 高冠龙,冯起,张小由,等. 植物叶片光合作用的气孔与非气孔限制研究综述[J]. 干旱区研究, 2018, 35(4): 929-937.
- GAO G L, FENG Q, ZHANG X Y, *et al.* An overview of stomatal and non-stomatal limitations to photosynthesis of plants[J]. *Arid Zone Research*, 2018, 35(4): 929-937.
- [18] 谢奎忠,邱慧珍,岳云,等. 尖镰孢菌侵染对马铃薯光合效率和叶绿素荧光参数影响[J]. 植物保护学报, 2022, 49(3): 927-937.
- XIE K Z, QIU H Z, YUE Y, *et al.* Effects of *Fusarium oxysporum* infection on photosynthetic efficiency and chlorophyll fluorescence parameters of potato plants[J]. *Journal of Plant Protection*, 2022, 49(3): 927-937.
- [19] 卢盼玲,杜旋,王颖,等. 碱性盐胁迫对节瓜幼苗耐盐生理特性的影响[J]. 北方园艺, 2024(15): 8-14.
- LU P L, DU X, WANG Y, *et al.* Effects of salt-alkaline stress on physiological characteristics of salt tolerance in chieh-qua seedlings[J]. *Northern Horticulture*, 2024(15): 8-14.
- [20] MAQSOOD A, WU H Y, KAMRAN M, *et al.* Variations in growth, physiology, and antioxidative defense responses of two tomato (*Solanum lycopersicum* L.) cultivars after co-infection of *Fusarium oxysporum* and *Meloidogyne incognita* [J]. *Agronomy*, 2020, 10(2): 159.
- [21] 李捷,冯丽丹,王有科,等. 尖镰孢菌(*Fusarium oxysporum*)侵染对枸杞光合和荧光参数的影响[J]. 中国沙漠, 2015, 35(6): 1565-1572.
- LI J, FENG L D, WANG Y K, *et al.* Effects of infection by *Fusarium oxysporum* on photosynthetic and chlorophyll fluorescence parameters of *Lycium* sp. [J]. *Journal of Desert Research*, 2015, 35(6): 1565-1572.
- [22] 张焯婧,陈捷胤,李冉,等. 棉花抗黄萎病生理生化机制研究进展[J]. 植物保护, 2024, 50(2): 19-36.
- ZHANG Y J, CHEN J Y, LI R, *et al.* Recent advances in physiological and biochemical mechanisms of cotton resistance to *Verticillium* wilt[J]. *Plant Protection*, 2024, 50(2): 19-36.
- [23] ZHANG Z H, CAO B L, GAO S, *et al.* Grafting improves tomato drought tolerance through enhancing photosynthetic capacity and reducing ROS accumulation[J]. *Protoplasma*, 2019, 256(4): 1013-1024.
- [24] 张明菊,夏启中,吴冰. 嫁接棉苗对黄萎病的抗性及相关生理指标的变化[J]. 华中农业大学学报, 2012, 31(4): 414-418.
- ZHANG M J, XIA Q Z, WU B. Resistance and physiological changes of grafted cotton to *Verticillium dahliae* Kleb. [J]. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 2012, 31(4): 414-418.
- [25] 鲍婉雪,钟川,赵文宗,等. 瓠瓜砧木嫁接西瓜苗对枯萎病的抗性综合评价[J]. 南方农业学报, 2017, 48(3): 441-447.
- BAO W X, ZHONG C, ZHAO W Z, *et al.* Comprehensive resistance evaluation of grafting watermelon seedlings on different bottle gourd stocks to watermelon *Fusarium* wilt[J]. *Journal of Southern Agriculture*, 2017, 48(3): 441-447.
- [26] DU N S, YANG Q, LU X, *et al.* *Paenibacillus polymyxa* NSY50 improves defense against *Fusarium oxysporum* by increasing photosynthetic efficiency, sucrose metabolism, and antioxidant capacity in cucumber [J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2023, 42: 2246-2257.
- [27] 刘东晓,王幼平,吴健. WRKY 转录因子在植物激素介导的抗病途径中的作用[J/OL]. 分子植物育种, (2022-05-12) [2024-09-23]. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220512.0937.010.html>.
- LIU D X, WANG Y P, WU J. Roles of WRKY transcription factor in phytohormone-mediated disease resistance pathway in plant[J/OL]. *Molecular Plant Breeding*, (2022-05-12) [2024-09-23]<https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220512.0937.010.html>.
- [28] CONSTANTIN M E, DE LAMO F J, VLIEGER B V, *et al.* Endophyte-mediated resistance in tomato to *Fusarium oxysporum* is independent of ET, JA, and SA[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 979.
- [29] RUAN J J, ZHOU Y X, ZHOU M L, *et al.* Jasmonic acid signaling pathway in plants[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20(10): 2479.
- [30] LIU Y N, SUN T J, SUN Y L, *et al.* Diverse roles of the salicylic acid receptors NPR1 and NPR3/NPR4 in plant immunity[J]. *The Plant Cell*, 2020, 32(12): 4002-4016.
- [31] JIN H S, CHOI S M, KANG M J *et al.* Salicylic acid-induced transcriptional reprogramming by the HAC-NPR1-TGA histone acetyltransferase complex in *Arabidopsis* [J]. *Nucleic Acids Research* 2018, 46(22): 11712-11725.
- [32] ZANG Z Y, WANG Z, ZHAO F X, *et al.* Maize ethylene response factor *ZmERF061* is required for resistance to *Exserohilum turcicum* [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 630413.