DOI:10.16861/j.cnki.zggc.202423.0756

大白菜根肿病抗感品种间的侵染过程及生理生化差异分析

苏贺楠,秦六月,杨双娟,魏小春,赵艳艳,王志勇,张文静,张晓伟,原玉香

(河南省农业科学院蔬菜研究所 郑州 450002)

摘 要:根肿病是由芸薹根肿菌专性侵染十字花科蔬菜作物引起的一种世界性土传病害,对大白菜等蔬菜造成了严重的经济损失。以抗根肿病大白菜 DH 系(DH40R)和感病大白菜 DH 系(DH199S)为试验材料,通过观察根肿菌侵染的差异、防御酶活性、MDA 和可溶性蛋白含量的测定研究大白菜根肿病抗性机制。结果表明,DH40R 和 DH199S 的根毛侵染发生在接种后第 2 天,随着侵染时间的延长,出现皮层侵染,但 DH40R 的皮层侵染在接菌第 8 天后被阻断,对根肿病具有完全的抗性,而 DH199S 在接菌 8 d 后,根部有肿瘤产生。在接菌后 2、8 和 13 d,分别对抗、感材料接菌和未接菌根部的防御酶活性、MDA 和可溶性蛋白含量进行测定,发现 DH40R 在这 3 个时间点接菌后 SOD 的活性均显著高于未接菌对照组,在第 8 天达到最高峰值,显著高于 DH199S;DH40R 接菌后的 CAT 活性在第 8 天达到最高峰值 1 572.68 $\mu mol \cdot mL^{-1} \cdot min^{-1}$,显著高于 DH40R 未接菌对照组和接菌及未接菌处理的 DH199S;在接菌后 8 和 13 d,抗根肿病大白菜 DH 系 DH40R 的 MDA 含量显著低于接菌后的感病 DH 系 DH199S;接菌后 DH40R 的可溶性蛋白含量在接菌后 8 和 13 d 均显著高于 DH199S。研究结果可为后期解析大白菜根肿病抗性相关机制的研究奠定基础。

关键词:大白菜;根肿病;侵染过程;生理生化指标

中图分类号:S634.1 **文献标志码:**A **文章编号:**1673-2871(2024)06-045-07

Infection process and physiological and biochemical difference between clubroot-resistant and-susceptible Chinese cabbage lines

SU Henan, QIN Liuyue, YANG Shuangjuan, WEI Xiaochun, ZHAO Yanyan, WANG Zhiyong, ZHANG Wenjing, ZHANG Xiaowei, YUAN Yuxiang

(*Institute of Vegetables, Henan Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450002, Henan, China*)

Abstract: Clubroot is a worldwide soil-borne disease of the cruciferous plants caused by *Plasmodiophora brassicae*, leading to serious economic losses to cabbage and other *Brassica* crops. In order to clarify the clubroot resistance mechanism of *Brassica rapa*, this study was conducted to detect the differences of infection process, defense enzyme activity and the content of MDA and soluble protein between clubroot-resistant (DH40R) and clubroot-susceptible (DH199S) Chinese cabbage lines. The results showed that the primary (root hair infection) stage was at 2 day after inoculation (dai) in both clubroot-resistant (DH40R) and clubroot-susceptible (DH199S) Chinese cabbage lines. With the extension of the infection time, cortical infection was blocked and showed complete *P. brassicae* resistance in DH40R, while in DH199S, swollen root occurred in the root after 8 dai. The defense enzyme activity and the content of MDA and soluble protein were measured at 2, 8 and 13 dai. The activity of SOD in DH40R after inoculation is significantly higher than the mock at the whole experimental stage, the highest peak was reached at 8 dai, which was significantly higher than that of DH199S. The CAT activity of DH40R after inoculation reached the highest peak 1 572.68 $\mu mol \cdot mL^{-1} \cdot min^{-1}$ at 8 dai, which was significantly higher than the mock of DH40R and the inoculated and uninoculated DH199S. The MDA content of DH40R was significantly lower than that of DH199S at 8 and 13 dai. The soluble protein content in DH40R was higher than that of

收稿日期:2023-12-05;**修回日期:**2024-02-05

基金项目:科创中原青年人才托举工程(2023HYTP022);河南省农业科学院优秀青年基金(2024YQ12);河南省优势学科联合基金重点项目(232301420024);河南省重点科技攻关(232102111105);河南省农业科学院创新团队(2023TD06)

作者简介:苏贺楠,女,助理研究员,研究方向为大白菜遗传育种。E-mail:18810835083@163.com

通信作者:原玉香,女,研究员,主要从事蔬菜遗传育种研究工作。E-mail:yuxiangyuan126@126.com

张晓伟,男,研究员,主要从事大白菜细胞工程遗传育种研究工作。E-mail:xiaowei5737@163.com

DH199S at 8 and 13 dai. Overall, these results can lay foundation for further exploration of resistance mechanism of *B. rapa* against *P. brassicae* infection.

Key words: Chinese cabbage; Clubroot; Infection; Physiological and biochemical index

根肿病是由芸薹根肿菌（*Plasmodiophora brassicae* Woron.）侵染引起的全球范围内专性寄生于十字花科蔬菜作物的一种重要土传病害，在全世界多个国家均有分布，我国最早在西南部和中部地区发病且尤为严重[1]。十字花科感病植株被根肿菌侵染后，寄主植物的地上和地下部分在侵染早期均与正常植株无明显的差异，然而到侵染后期，寄主植株地上部分的叶片逐渐黄化、萎蔫，地下的根部组织逐渐形成肉眼可见的巨大根瘤，严重影响十字花科蔬菜作物的产量[2]。

芸薹根肿菌的生活史主要分成两个阶段，即初级（根毛）侵染和次级（皮层）侵染。在初级侵染时期，土壤中的休眠孢子在适宜条件下萌发成为初级游动孢子，游动到根毛后刺入细胞壁进入根毛，以初级原生质团的形式存在，寄主的表型此时没有变化。根毛中的游动孢子不断地分裂繁殖，形成游动孢子囊（内含有4~16个次生游动孢子），簇生在根毛中，次生游动孢子再次穿透细胞壁侵入皮层细胞，这个阶段称为次级侵染。次级游动孢子进入皮层细胞后扰乱根部的正常发育，导致皮层细胞不断分裂膨大并产生大量次级游动孢子囊，造成寄主的根部异常膨大[3-4]。刘亚奇[5]通过观察不同抗性油菜接种根肿菌后的根毛侵染变化，发现第5天时感病材料N109-7和抗病材料MC0411均出现根毛侵染，且第15天时感病材料出现大量的皮层侵染，而抗病材料未观察到皮层侵染。

当寄主植株被病原菌侵染后会产生一系列的防御反应，其中寄主抗性在生理生化方面主要与防御酶的代谢活性密切相关，常见的防御酶主要包括超氧化物歧化酶（superoxide dismutase，SOD），过氧化氢酶（catalase，CAT）等，可能通过参与清除细胞内的活性氧，从而起重要的调控作用，因而防御酶的活性变化与植物的抗病性紧密相关[6]。当寄主植株体内遭受高活性氧水平的毒害时，SOD在清除自由基方面发挥作用，因此在植物的防御反应中SOD首先表现出重要作用[7]。况宁宁等[8]发现，大白菜侵染根肿菌后，根部的SOD活性明显高于未侵染对照组；孙胜男等[4]的研究结果表明，对两个抗性不同的萝卜品种接种根肿菌后，抗病型POD和SOD活性明显高于感病型。CAT主要是通过抗氧化作用来保护植物的细胞膜，清除植物组织中过多的H_2O_2，参与多种植物防御机制，增强植物的抗逆能力[9]。不同抗性的甘蓝品种接种根肿菌后，抗病甘蓝品种的SOD和CAT活性都高于耐病品种，后者高于感病品种，且在第10天时差异最为显著，即SOD和CAT活性越大则甘蓝的抗性越强[10]。另外，植物在遭受病原菌侵害以后，还伴随着其他非酶类生理指标的变化，比如丙二醛（malondialdehyde，MDA）和可溶性蛋白含量等，MDA是细胞膜脂质过氧化的产物，高含量的MDA表明植物膜脂受到严重损伤。朱红芳等[11]的研究表明，可溶性蛋白和MDA含量可以作为抗根肿病品种早期筛选的辅助生理指标。

大白菜（*Brassica rapa* L. ssp. *pekinensis*）属于芸薹属芸薹种（AA基因组，2*n*=20），是起源于我国的一种重要的十字花科蔬菜，在我国蔬菜供应中占有重要地位。而根肿病对大白菜危害严重，造成极大经济损失。笔者以两个抗病和感病大白菜DH系（DH40R和DH199S）为试材，从根肿菌侵染后的形态细胞学、生理生化指标等方面进行研究，以期从不同角度解析根肿病抗性机制。

1 材料与方法

1.1 材料

抗根肿病大白菜DH系DH40R（病情指数为0）和感根肿病大白菜DH系DH199S（病情指数为100）均是经过游离小孢子培养获得，由河南省农业科学院叶类蔬菜研究室提供，其根肿病抗性来源于欧洲芜菁ECD01。

供试菌株来自河南省南阳市新野县的大白菜肿根，经Williams系统鉴定为致病性更强的4号生理小种，经ECD鉴别系统鉴定为ECD21/31/31[12]。

接种、侵染过程观察和生理指标试验均于2019年7－9月在河南省农业科学院叶类蔬菜研究室的人工气候室、细胞及分子生物学实验室进行。

1.2 菌液的制备及接种

大白菜肿根经打碎、过滤、离心等抽提得到休眠孢子悬浮液，接种前用血球计数板调整悬浮液孢子浓度为（1~10）×10^7个•mL^{-1}，将2个材料分别播种到无菌基质的50孔穴盘，在光照培养箱中进行培养，控制条件为：温度20~25 ℃，光周期16 h光照和8 h黑暗，播种后20 d采用注射法接种根肿菌，每个

穴孔接种 4 mL，对照采用等量蒸馏水处理[13]。

1.3　侵染过程观察

分别对根肿菌接种 0、2、5、8、13、22 d 的根部进行取样观察，用清水冲洗干净后，每个处理每个时期取 3 株幼苗根放置于 0.5%荧光桃红染液中染色 3 h，染色完成后，用胶头滴管吸取灭菌水滴加在载玻片中央，将染色后切下的侧根或主根放在液滴上，盖上盖玻片，小心按压盖玻片，用滤纸吸去多余水分，用显微镜（Leica Microsystems CMS GmbH Ernst-Leitz-Str.）观察根毛和皮层中根肿菌的侵染情况。

取接种后 13 和 22 d 清洗干净的 3~5 mm 大白菜主根部位，每个处理每个时期取 3 株置于 FAA 固定液中，切片和组织染色过程参照苏贺楠等[14]结球甘蓝花蕾石蜡切片的制作方法进行，制备好的切片用显微镜进行皮层侵染过程的观察。

1.4　酶粗液的提取

过氧化氢酶、超氧化物歧化酶活性及丙二醛、可溶性蛋白含量这几个指标的测定第一步均是酶粗液的提取，将根部组织加液氮充分研磨后，称取约 0.1 g 粉末，转入 2 mL 离心管中，加入 1 mL 提取液（酶提取缓冲液），在 12 000 r · min^{-1}、4 ℃离心 10 min，取上清液，即得到待测液，置于冰上备用。

1.5　过氧化氢酶、超氧化物歧化酶活性以及丙二醛、可溶性蛋白含量的测定

以下测定均采用全波长读数仪进行测量，且试验前 30 分钟打开分光光度计进行预热。采用苏州格锐思生物科技有限公司的过氧化氢酶试剂盒测定 CAT 活性，采用超氧化物歧化酶（SOD）-WST 法试剂盒测定 SOD 活性，采用丙二醛试剂盒（G0109F）测定丙二醛含量，采用考马斯亮蓝法测蛋白含量试剂盒（G0417F）测定可溶性蛋白含量，具体试验操作方法按照试剂盒的说明书步骤进行。测量每个指标时，每个时期（接种根肿菌后和未接菌对照组的 2、8、13 d）各测量 3 株苗，设置 3 次重复。

1.6　数据处理与分析

采用 SPSS 17.0 进行统计分析，采用 Excel 2010 进行数据处理和图表绘制。

2　结果与分析

2.1　抗、感大白菜DH系接种根肿菌后的表型观察

通过对抗病大白菜 DH 系 DH40R 和感病大白菜 DH 系 DH199S 接种根肿菌后的形态学观察（图 1），发现未接菌、接菌后 2 d 和 5 d，DH40R 和 DH199S 主根和侧根均未见小肿瘤产生，接菌后第 8 天，DH199S 侧根处有小肿瘤产生，而 DH40R 主根和侧根均无明显异常，接菌第 13 和第 22 天，DH199S 主根明显异常膨大，而 DH40R 的主根和侧根始终无明显异常，表现出完全的抗性。

2.2　抗、感大白菜DH系根毛及皮层侵染的组织学特征

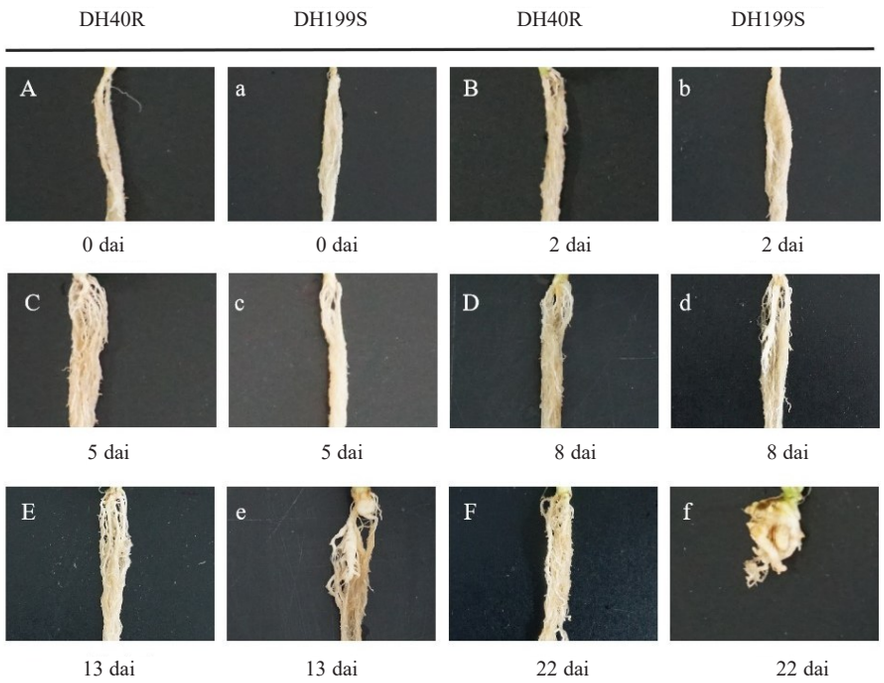
通过对抗病大白菜 DH 系 DH40R 和感病大白菜 DH 系 DH199S 中根肿菌根毛侵染的过程进行荧光桃红染色观察（图 2），发现未接菌时，DH40R 和 DH199S 的根毛内是空荡的，未观察到根肿菌；接菌后第 2 天，DH40R 的根毛中出现无固定形状的根肿菌原生质团，DH199S 的根毛中充满原生质团状的根肿菌；接菌后第 5 天，DH40R 的皮层细胞中观察到少量的游动孢子囊和次生游动孢子，DH199S 的皮层细胞中出现大量游动孢子囊和次生游动孢子；接菌后第 8 天，DH40R 的皮层细胞内存在少量的根肿菌次生游动孢子，DH199S 的皮层细胞内遍布游动孢子囊和次生游动孢子。

接菌后第 13 和第 22 天，DH40R 的根部无发病症状，DH199S 的根部肿大，分别将 DH40R 和 DH199S 的主根部位制作石蜡切片，结果发现，接菌后第 13 天，DH40R 的皮层细胞中存在少数未成熟的游动孢子，DH199S 的皮层细胞中存在大量成熟的游动孢子；接菌后第 22 天，DH40R 的皮层细胞内存在少量未成熟的游动孢子，皮层细胞发育正常，DH199S 的皮层细胞异常肿大，皮层细胞内充满成熟的游动孢子囊和休眠孢子，大量异常肿大和异常分裂的皮层细胞挤压维管束组织。

综上，接菌后第 2 天，抗病大白菜 DH 系 DH40R 和感病大白菜 DH 系 DH199S 的根毛均开始被侵染，第 8 天，皮层细胞均被侵染，且 DH199S 根部出现小肿瘤，第 13 天及以后，DH40R 在皮层侵染中抑制根肿菌进一步的生长繁殖，而 DH199S 无法抵抗根肿菌的生长繁殖，最终皮层细胞内充满根肿菌，根部肿大。

2.3　抗、感大白菜DH系接种后不同时间根部生理指标的变化

笔者推测在抗病大白菜 DH 系 DH40R 的皮层细胞中产生了某种抑制根肿菌分裂繁殖的物质，阻止其分裂繁殖和病情进一步恶化，这个物质可能是酶、次级代谢产物等。因此笔者对接菌和未接菌 2、8、13 d 的抗病和感病大白菜 DH 系进行相关生理指标的测定。



注：A～F 表示抗病大白菜 DH40R 接菌后 0、2、5、8、13、22 d 的表型；a～f 表示感病大白菜 DH199S 接菌后 0、2、5、8、13、22 d 的表型。dai 表示接菌后的天数。下同。

Note: A-F represent disease symptom of DH40R at 0, 2, 5, 8, 13 and 22 days after inoculation; a-f represent disease symptom of DH199S at 0, 2, 5, 8, 13 and 22 days after inoculation. dai represents days after inoculation. The same below.

图 1　抗病和感病大白菜 DH 系接种根肿菌后的根部表型

Fig. 1　Disease symptom of two Chinese cabbage DH lines after inoculation with *P. brassicae*

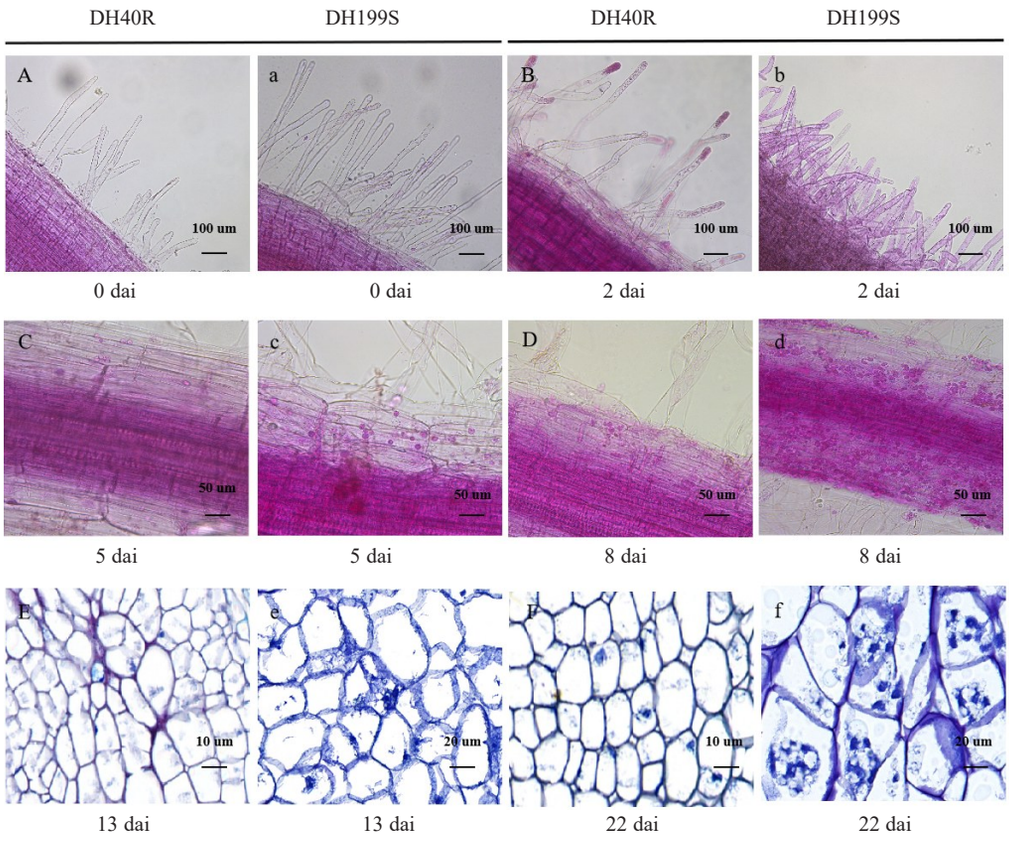
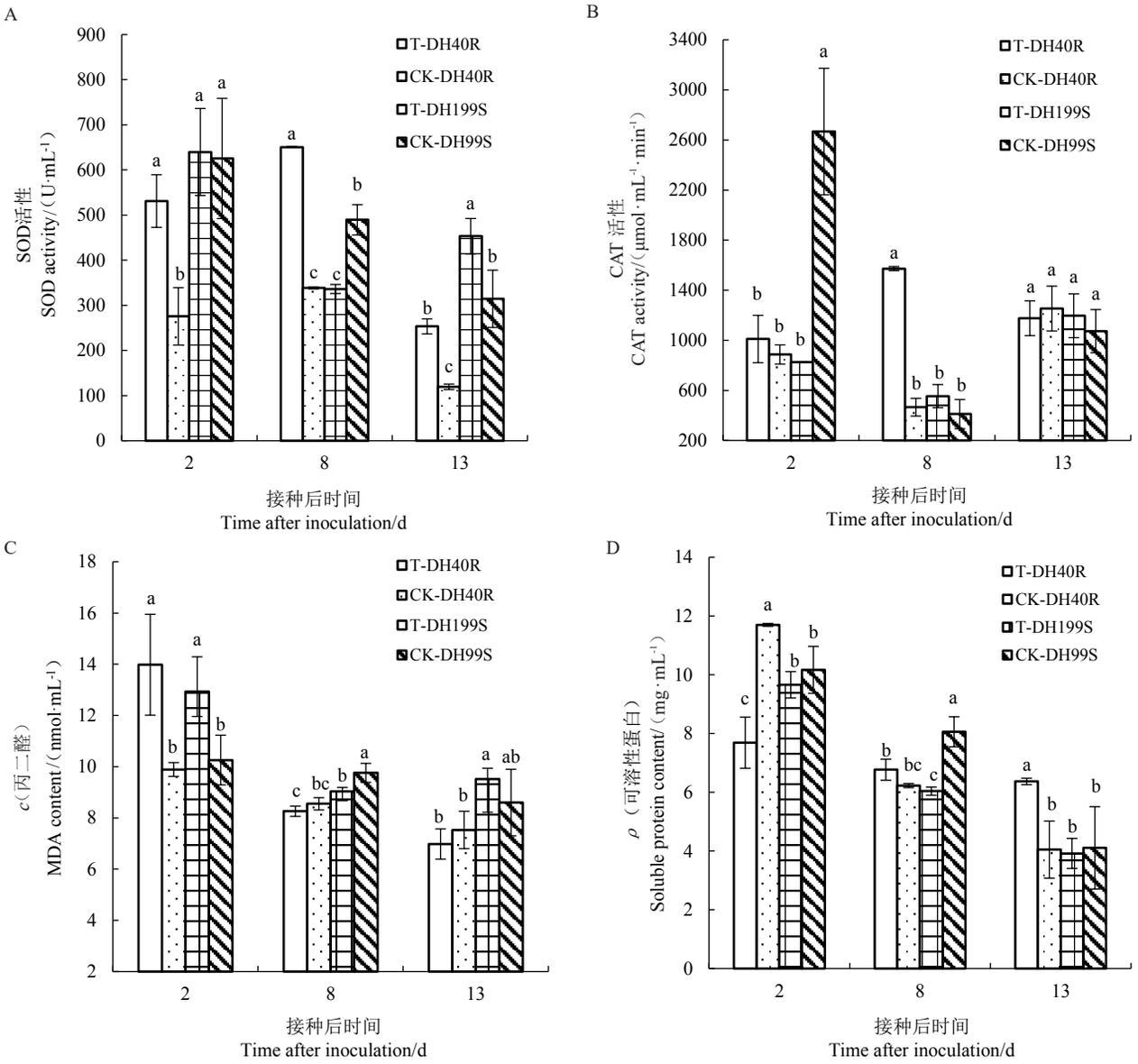


图 2　抗病大白菜 DH 系 DH40R 和感病大白菜 DH 系 DH199S 的根毛和皮层侵染动态

Fig. 2　Infection dynamics in the root hairs and cortex of DH40R and DH199S

抗、感病大白菜 DH 系 DH40R 和 DH199S 接菌后 2、8、13 d 的 SOD 活性变化情况如图 3-A 所示，DH40R 接种根肿菌后的 SOD 活性呈先上升后下降的变化趋势，且 SOD 活性均显著高于未接菌对照组，在接菌后第 8 天，DH40R 中 SOD 活性达到峰值 650.67 U·mL^{-1}，显著高于接菌后的 DH199S，在接菌后第 13 天，DH40R 中 SOD 活性显著低于接菌后的 DH199S。抗、感病大白菜 DH 系 DH40R 和 DH199S 接菌后 CAT 活性的变化趋势如图 3-B 所示，DH40R 接种根肿菌后的 CAT 活性也呈先上升后下降的变化趋势，且接菌后第 8 天达到峰值 1 572.68 μmol·mL^{-1}·min^{-1}，显著高于抗病大白菜 DH 系未接菌对照组，是接菌后感病大白菜 DH 系（554.20 μmol·mL^{-1}·min^{-1}）的 2.84 倍。

抗、感病大白菜 DH 系 DH40R 和 DH199S 接菌后 2、8、13 d 的 MDA 含量变化情况如图 3-C 所示，接菌后 DH40R 的 MDA 含量缓慢下降，在接菌后第 13 天，与未接菌的抗、感病大白菜差异不显著，但显著低于接菌后的 DH199S。可溶性蛋白含量的变化趋势如图 3-D 所示，抗病大白菜 DH 系 DH40R 和感病大白菜 DH 系 DH199S 接菌和未接菌的可溶性蛋白含量均呈降低的变化趋势，接种第 8 和第 13 天，DH40R 的可溶性蛋白含量高于 DH40R 未接菌对照组；DH199S 在接种 2、8、



注：不同小写字母表示同一时间不同处理经 LSD 法检验在 $p<0.05$ 水平差异显著。

Note: Different small letters indicate significant different among different treatments of the same time at $p<0.05$ level by LSD test.

图 3　抗病和感病大白菜 DH 系接菌后不同时间根部生理指标活性的变化

Fig. 3　Physiological indexes changes in DH40R and DH199S at different times after inoculation

13 d，可溶性蛋白含量一直低于未接菌对照组；在接种第 8 和第 13 天，接菌后的 DH40R 的可溶性蛋白含量显著高于接菌后的 DH199S。

3 讨论与结论

根肿菌侵染植株的过程主要包括根毛侵染和皮层侵染，研究表明，根肿菌在接种抗病寄主、感病寄主以及非寄主植株之后均会出现根毛侵染的现象[15-17]。近年来，学者们对十字花科作物抗根肿病的生理生化指标进行了测定，但多数研究仅集中在根肿病侵染早期或者晚期[18-21]。在本研究中，笔者结合细胞学观察根肿菌的整个侵染进程（根毛侵染和皮层侵染），对侵染起始到最终植株发病的整个周期进行生理生化指标的测定，依据这些生理生化指标在抗、感大白菜间的变化差异，进一步解析大白菜抗根肿病的生理生化防御机制。

Chen 等[22]利用两个大白菜近等基因系 CRB-JN3-2（抗根肿病）和 BJN3-2（感根肿病）接种根肿菌 4 号生理小种，接菌量为 1 mL，在接菌后 12、72、96 h 观察根部侵染情况，结果发现两份材料在接菌 12 h 均出现根毛侵染现象，接菌 72 h 后，感病材料 BJN3-2 出现皮层侵染，而抗病材料 CRBJN3-2 在接菌后 96 h 也没有发生皮层侵染，接菌 30 d 后，BJN3-2 根部产生根瘤，而 CRBJN3-2 根部无异常。本研究中抗病和感病大白菜 DH 系在接菌后第 2 天，根毛中分别出现和充满了原生质团状的根肿菌；接菌后第 5 天，皮层细胞中均出现游动孢子；接菌后第 8 天，感病大白菜 DH 系 DH199S 的皮层侵染数较多，且开始初级发病，侧根处有小肿瘤，而抗病大白菜 DH 系 DH40R 虽皮层受到了侵染，但无发病症状，表明接菌后第 8 天，DH40R 阻隔了根肿菌的侵染，可能是抗病大白菜 DH 系 DH40R 侵染后期没有发病的直接原因，而伴随着侵染时间的延长，感病大白菜 DH 系 DH199S 病情逐渐加重，皮层细胞中游动孢子数量不断增加，导致皮层细胞充满游动孢子，根部异常肿大。本研究的抗病材料中虽然也观察到了皮层侵染现象，但最终没有根瘤产生，这与 Chen 等[22]的研究结果次级侵染在抗病材料中没有发生并不一致。

植物被病原菌侵入之后，体内将会产生大量活性氧（ROS），如 H_2O_2、O^{2-}等，损坏细胞膜的结构和功能，植物为了阻止此现象发生，建立了抗氧化保护系统，其中就包括 POD、SOD 和 CAT 直接参与植物的抗病反应[23-26]。朱红丽[23]对分别接种 4、8、12 和 16 d 的白菜品种早熟长江 5 号和 CR-英雄主根组织的一些生理生化指标进行测定，结果表明，接种根肿菌之后，抗病品种的 CAT 活性高于感病品种，抗感品种的 SOD 活性峰值均在第 8 天出现，且抗病品种的峰值显著高于感病品种。本研究中抗病大白菜 DH 系 DH40R 在整个侵染阶段，接菌后 SOD 活性均显著高于未接菌对照组，在接菌后第 8 天，DH40R 中 SOD 活性达到峰值，显著高于接菌后的 DH199S。抗病大白菜 DH 系 DH40R 的 CAT 活性第 2 天最低，但是高于接菌后的 DH199S，接菌后第 8 天，DH40R 的 CAT 活性达到峰值 1 572.68 $\mu mol \cdot mL^{-1} \cdot min^{-1}$，显著高于抗病大白菜 DH 系未接菌对照组，是接菌后感病大白菜 DH199S 的 2.84 倍，说明 CAT 在接菌后第 8 天清除大量 H_2O_2 以维持 DH40R 体内的膜系统稳态，在抵抗根肿菌的侵害中发挥主要作用，与朱红丽[23]的研究结果一致。MDA 含量能够作为反映细胞膜脂过氧化程度和植物受伤害程度的一个重要指标，MDA 含量越高说明植物体遭受逆境的伤害越大[27]。从接菌后第 2 天开始，抗病大白菜 DH 系在接菌后整个过程 MDA 含量一直呈下降的趋势，仅在被根肿菌侵染根毛（接菌后第 2 天）时高于未接菌对照组和接菌后感病大白菜 DH199S，接菌后第 8 和第 13 天，显著低于接菌后的 DH199S，这说明抗病大白菜 DH40R 被根肿菌侵染后，根毛侵染阶段（接菌后第 2 天）的 SOD 和 CAT 等防御酶活性较低，还不能完全清除根内过氧化产物，随着侵染时间的延长，接菌后第 8 天，DH40R 根中 SOD 和 CAT 活性达到峰值，可以清除根内过氧化产物，细胞膜的损伤较轻，膜脂过氧化程度不高，植株受伤害程度不重。可溶性蛋白是植物中最活跃的蛋白质成分，研究表明，可溶性蛋白含量与植物抗性的产生有一定关系[28-29]。在本研究中，接菌后第 2 天，抗病大白菜 DH 系 DH40R 中的可溶性蛋白含量低于未接菌对照和感病大白菜 DH 系 DH199S，DH199S 的可溶性蛋白含量也低于未接菌对照组，而在第 8 和第 13 天，DH40R 中的可溶性蛋白含量高于感病大白菜 DH 系 DH199S，且高于 DH40R 未接菌对照组，而 DH199S 中的可溶性蛋白含量低于未接菌对照组，而马丹丹[19]的研究表明，甘蓝感病品种可溶性蛋白含量上升，抗病品种可溶性蛋白含量降低，与笔者的研究结果不一致，推测可能与不同物种抵抗根肿菌侵染的机制不同有关。

综上所述，笔者通过形态细胞学观察两个不同

根肿病抗性大白菜DH系在贯穿整个侵染过程的5个时间节点（接菌后2、5、8、13、22 d）的病情发展情况和根肿菌的侵染动态，另外对相关生理生化指标进行测定，发现在接菌后第8天，侵染时期和生理生化指标在抗、感材料之间存在显著性差异，推断在接菌后第8天是抗、感材料抗性差异产生的重要时期。该研究结果为后期挖掘根肿病抗性相关基因及解析根肿病抗性分子机制奠定了基础。

参考文献

[1] 赵艳艳，毛立霞，原玉香，等.大白菜苗期根肿病抗性快速鉴定方法[J].中国瓜菜，2020，33（8）：27-31.

[2] 李慧楠，董军，王雅，等.抗根肿病大白菜品种抗性鉴定与性状评价[J].中国瓜菜，2020，33（7）：39-43.

[3] LIU L，QIN L，ZHOU Z，et al.Refining the life cycle of *Plasmodiophora brassicae*[J]. Phytopathology，2020，110（10）：1704-1712.

[4] 孙胜男，刘凡，曾令益，等.萝卜根肿病抗感品种间侵染过程及生理生化差异分析[J].中国油料作物学报，2022，44（3）：642-651.

[5] 刘亚奇.甘蓝型油菜抗根肿病生理生化响应及差异表达基因分析[D].四川雅安：四川农业大学，2023.

[6] BAKER B，ZAMBRYSKI P，STASKAWICZ B，et al. Signaling in plant-microbe interactions[J]. Science，1997，276（5313）：726-733.

[7] 李妙，王校栓，李延增，等.不同抗枯萎类型棉花品种超氧化物歧化酶和过氧化物酶活性研究[J].华北农学报，1993（增刊1）：119-122.

[8] 况宁宁，张茹琴，鄢洪海.大白菜品种间根肿病抗性鉴定及抗性生理分析[J].北方园艺，2012（11）：140-143.

[9] KRISTENSEN B K，BLOCH H，RASMUSSEN S K. Barley coleoptile peroxidases. purification，molecular cloning，and induction by pathogens[J]. Plant Physiology，1999，120（2）：501-512.

[10] 张炜.甘蓝抗根肿病的指标体系构建[D].重庆：西南大学，2019.

[11] 朱红芳，李晓锋，朱玉英，等.根肿病对不结球白菜的生长及生理生化物质和活性氧代谢的影响[J].西北植物学报，2015，35（12）：2469-2476.

[12] 原玉香，赵艳艳，魏小春，等.河南省大白菜根肿病菌生理小种鉴定[J].河南农业科学，2017，46（7）：71-76.

[13] YUAN Y X，QIN L Y，SU H N，et al. Transcriptome and coexpression network analyses reveal hub genes in Chinese cabbage（*Brassica rapa* L. ssp. *pekinensis*）during different stages of *Plasmodiophora brassicae* infection[J]. Frontiers in Plant Science，2021，12：650252.

[14] 苏贺楠，韩风庆，杨丽梅，等.结球甘蓝小孢子培养条件优化及高代自交系胚状体诱导研究[J].中国蔬菜，2018（4）：30-36.

[15] DONALD E C，JAUDZEMS G，PORTER I J. Pathology of cortical invasion by *Plasmodiophora brassicae* in clubroot resistant and susceptible *Brassica oleracea* hosts[J]. Plant Pathology，2008，57（2）：201-209.

[16] LIU L J，QIN L，CHENG X H，et al. Comparing the infection biology of *Plasmodiophora brassicae* in clubroot susceptible and resistant hosts and non-hosts[J]. Frontiers in Microbiology，2020，11：507036.

[17] KAGEYAMA K，ASANO T. Life cycle of *Plasmodiophora brassicae*[J]. Journal of Plant Growth Regulation，2009，28（3）：203-211.

[18] 程洁.白菜、甘蓝根肿病相关生理生化指标的分析[D].重庆：西南大学，2013.

[19] 马丹丹.甘蓝类蔬菜根肿病抗性鉴定及相关生理生化的研究[D].新疆石河子：石河子大学，2015.

[20] 郭珍，葛波，韩美丽，等.根肿菌侵染油菜抗感病品种早期防御酶活性及转录组分析[J].植物保护学报，2018，45（2）：290-298.

[21] 胡冬.11个大白菜品种对通海县根肿病抗性鉴定及相关生理分析[D].昆明：云南大学，2018.

[22] CHEN J J，PANG W X，CHEN B，et al. Transcriptome analysis of *Brassica rapa* near-isogenic lines carrying clubroot-resistant and-susceptible alleles in response to *Plasmodiophora brassicae* during early infection[J]. Frontiers in Plant Science，2016，6：1183.

[23] 朱红丽.芸薹根肿病抗性评价方法及相关生化指标分析[D].重庆：西南大学，2016.

[24] DAT J F，PELLINEN R，BEECKMAN T，et al. Changes in hydrogen peroxide homeostasis trigger an active cell death process in tobacco[J]. Plant Journal，2003，33（4）：621-632.

[25] POLIDOROS A N，MYLONA P V，SCANDALIOS J G. Transgenic tobacco plants expressing the maize *Cat2* gene have altered catalase levels that affect plant-pathogen interactions and resistance to oxidative stress[J]. Transgenic Research，2001，10（6）：555-569.

[26] GILL S S，TUTEJA N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants[J]. Plant Physiology and Biochemistry，2010，48（12）：909-930.

[27] 葛秀春，宋凤鸣，郑重.膜脂过氧化与水稻对稻瘟病抗性的关系[J].浙江大学学报，2000，26（3）：254-258.

[28] 敖雪，邵世勤，张少英，等.甜菜抗（感）丛根病品种苗期某些生理生化特性差异的研究[J].中国甜菜糖业，2005（1）：15-17.

[29] 于虹漫，樊连海，刘更森，等.水稻秧苗抗立枯病性与主要生化指标的相关分析[J].湖南农业科学，2004（1）：23-24.