



# 抗辣椒青枯病的糖类筛选及抗性机制研究

高于岚<sup>1,2</sup>, 高连宝<sup>1,2</sup>, 傅慧珍<sup>1,2\*</sup>, 汪志伟<sup>1,2</sup>, 成善汉<sup>1,2</sup>, 朱国鹏<sup>1,2</sup>, 于文进<sup>3</sup>

(<sup>1</sup>海南大学热带农林学院/海南省热带园艺作物品质调控重点实验室, 海南海口 570228; <sup>2</sup>海南大学三亚南繁研究院, 海南三亚 572025; <sup>3</sup>广西大学农学院, 广西南宁 530004)

**摘要:**【目的】筛选抗辣椒青枯病的糖类,并分析其抗性机制,为辣椒青枯病防治药剂的开发提供理论依据。【方法】以蔗糖、麦芽糖、L-阿拉伯糖、D-乳糖、D-棉子糖、D-果糖、D-半乳糖、D-葡萄糖、D-核糖和D-木糖10种糖为试验材料,供试菌株为假茄科雷尔氏菌(*Ralstonia pseudosolanacearum*)RS03,分析青枯菌对糖的同化作用,采用幼苗试验和室内盆栽试验筛选对辣椒青枯病防治效果最佳的糖。通过抗菌活性、致病性和趋化性测定分析糖与青枯菌的相互作用;接种青枯菌后第2、4、6和8 d,测定经糖处理的辣椒茎部过氧化物酶(POD)、苯丙氨酸解氨酶(PAL)和多酚氧化酶(PPO)等防御酶活性。【结果】10种糖中,L-阿拉伯糖、D-乳糖和D-棉子糖不被青枯菌同化,选择其进行后续试验;幼苗试验结果表明,L-阿拉伯糖和D-棉子糖均显著降低辣椒青枯病的发病率( $P<0.05$ ,下同);室内盆栽试验结果表明,L-阿拉伯糖对辣椒青枯病的防治效果最佳,达90.67%。分析L-阿拉伯糖与青枯菌的相互作用,结果表明,L-阿拉伯糖对青枯菌无抑菌作用且对其致病性没有影响,青枯菌对L-阿拉伯糖无趋化性。防御酶活性检测结果表明,L-阿拉伯糖处理能显著提高辣椒茎部POD、PAL和PPO活性,POD和PPO活性均随着青枯菌接种时间的推移呈增长趋势,在接种8 d后达峰值,分别为571.11和125.33 U/g;而PAL活性呈波动变化趋势,接种后第4 d达峰值,为24.13 U/g。【结论】L-阿拉伯糖对辣椒青枯病的防治效果最佳,其能通过提高植株体内防御酶活性来增强辣椒对青枯病的抗性,具有开发新型辣椒青枯病防治药剂的潜力。

**关键词:** 辣椒; 青枯病; 糖; 筛选; 防御酶活性

中图分类号: S436.418

文献标志码: A

文章编号: 2095-1191(2024)06-1653-09

## Screening of sugar for resistance to pepper bacterial wilt and its resistance mechanism

GAO Yu-lan<sup>1,2</sup>, GAO Lian-bao<sup>1,2</sup>, FU Hui-zhen<sup>1,2\*</sup>, WANG Zhi-wei<sup>1,2</sup>,  
CHENG Shan-han<sup>1,2</sup>, ZHU Guo-peng<sup>1,2</sup>, YU Wen-jin<sup>3</sup>

(<sup>1</sup>School of Tropical Agriculture and Forestry, Hainan University/Key Laboratory for Quality Regulation of Tropical Horticultural Crops of Hainan Province, Haikou, Hainan 570228, China; <sup>2</sup>Sanya Nanfan Research Institute, Hainan University, Sanya, Hainan 572025, China; <sup>3</sup>College of Agriculture, Guangxi University, Nanning, Guangxi 530004, China)

**Abstract:**【Objective】The aim of this study was to screen sugar for resistance to pepper bacterial wilt and analyze its resistance mechanism, providing a theoretical basis for the development of control agents against pepper bacterial wilt.【Method】Ten sugars of sucrose, maltose, L-arabinose, D-lactose, D-raffinose, D-fructose, D-galactose, D-glucose, D-ribose and D-xylose were used as experimental materials, the tested strain was *Ralstonia pseudosolanacearum* RS03. Analyzed the assimilation of *R. pseudosolanacearum* on sugar, seedling experiments and indoor pot experiments were conducted to screen for the sugar with the best control effect on pepper bacterial wilt. The interaction between the selected sugar and *R. pseudosolanacearum* was further studied by the tests of antimicrobial activity, pathogenicity and chemotactic response. And the activities of defense enzymes such as peroxidase (POD), phenylalanine ammonia-lyase (PAL) and polyphenol oxidase (PPO) activities in the stems of sugar-treated pepper plants were determined at 2, 4, 6, and 8 d after

收稿日期: 2024-01-02

基金项目: 海南省自然科学基金项目(322QN255); 海南省科技人才创新项目(KJRC2023D08); 海南大学科研启动基金项目 [KYQD(ZR)-22124]

通讯作者: 傅慧珍(1990-), <https://orcid.org/0009-0003-8596-5193>, 博士, 主要从事蔬菜病害绿色防控技术研究工作, E-mail: fhzhzhen@hainanu.edu.cn

第一作者: 高于岚(1998-), <https://orcid.org/0009-0006-9857-285X>, 研究方向为茄科蔬菜病害防治, E-mail: 1532460667@qq.com

inoculation with *R. pseudosolanacearum*. 【Result】Among the ten sugars, *R. pseudosolanacearum* showed negative assimilation to L-arabinose, D-lactose and D-raffinose, therefore they were selected for the follow-up test. The seedling test results indicated that both L-arabinose and D-raffinose significantly reduced the incidence of pepper bacterial wilt ( $P < 0.05$ , the same below). The results of pot experiment showed that L-arabinose had the best control effect on pepper bacterial wilt, reaching 90.67%. The interaction analysis between L-arabinose and *R. pseudosolanacearum* showed that L-arabinose had no inhibitory effect on *R. pseudosolanacearum* and no effect on its pathogenicity. Additionally, *R. pseudosolanacearum* did not show chemotactic response towards L-arabinose. Defense enzyme activity tests further indicated that L-arabinose treatment could significantly increase the activities of POD, PAL, and PPO in pepper stems. The activities of POD and PPO both showed an increasing trend with the extension of inoculation time, reaching their peaks at 571.11 and 125.33 U/g after 8 d of inoculation, respectively. The PAL activity showed a fluctuating trend, reaching its peak at 24.13 U/g on the 4<sup>th</sup> d of inoculation. 【Conclusion】L-arabinose has the best control effect on pepper bacterial wilt. It may enhance the resistance of pepper to bacterial wilt by increasing the activity of defense enzymes within the plant, and has the potential to be developed into a new type of control agent for pepper bacterial wilt.

**Key words:** pepper; bacterial wilt; sugar; screening; defense enzyme activity

**Foundation items:** Hainan Natural Science Foundation(322QN255); Hainan Science and Technology Talent Innovation Project(KJRC2023D08); Start-up Scientific Research Foundation of Hainan University[KYQD(ZR)-22124]

## 0 引言

【研究意义】辣椒作为一种大宗蔬菜,在我国蔬菜产业中占据重要地位(乔立娟等,2023)。然而,辣椒青枯病的发生严重制约许多辣椒产区的生产。青枯病是由茄科雷尔氏菌复合种(*Ralstonia solanacearum* species complex)引起的一种严重土传病害,可危害54科的450多种作物,特别是辣椒、番茄、茄子等茄科蔬菜,产量损失可达100%(Din et al., 2016; Sharma et al., 2021)。目前主要通过施用化学药剂、轮作、土壤消毒熏蒸和抗病育种等手段来防治辣椒青枯病,但防治效果有一定局限性,且化学药剂施用和土壤消毒熏蒸耗时耗力(Suchoff et al., 2019; 杨柳等, 2022),过度使用化学农药还易导致土壤微生物活性下降、农药残留和环境污染等不良后果(刘鑫等, 2021)。随着“肥药双减”观念的普及,生态环保的防治药剂开发已成为农业可持续发展研究的重点。开发绿色有效的防治药剂对辣椒青枯病防治具有重要意义。【前人研究进展】与传统农药相比,植物抗病诱导剂具有广谱性、持久性、低毒性、不易产生抗药性等多种优点(张越等, 2020)。生物源抗病诱导剂有蛋白类、寡糖类和脂类等(王露露等, 2020)。韦文添(2014)研究发现80%乙蒜素可防治油茶炭疽病; Toufiq等(2018)研究发现从大麦中分离得到的重组几丁质酶,对番茄早疫病菌、镰刀菌和黄萎病菌等植物病原菌有显著抑制作用; Margaritopoulou等(2020)的研究结果表明,从大虎杖中提取的化合物可防治白粉病; 郭文慧(2022)研究发现白屈菜提取物对烟草花叶病、疫霉病、草莓灰霉病及番茄细菌性斑点病均有良好的防治作用,防治效果为39.90%~66.74%。而糖类在自然界中含量丰富,是安全、环保、经济的抗病诱导剂来源。Fu等(2020)

研究发现通过L-阿拉伯糖处理可显著提高番茄对青枯病的抗性; MacIntyre等(2022)研究表明外源海藻糖可抑制番茄青枯病的发生。生物源的防治药剂还可通过对病菌的抑制作用起到防病效果。Chahed等(2020)发现塔格糖可抑制疫霉菌的生长,能作为一种新型环保杀菌剂; 而瑞香素对青枯菌不仅有优异的抑菌作用,还可通过抑制胞外多糖的合成途径降低其致病能力(Yang et al., 2021); Yang等(2023)研究发现吡唑三嗪对多种植物病原菌具有抗菌活性,对水稻白叶枯病菌与水稻细菌性条斑病菌的抗菌活性最强,且防病效果可达70%。此外,趋化性在细菌的根际定殖过程中具有重要作用,是根际一病原菌相互作用的第一步(Feng et al., 2021)。Posas等(2007)研究报道在土壤中添加氨基酸和葡萄糖,可导致土壤微生物群落结构变化,从而加速病原菌死亡,显著抑制番茄青枯病; Rudrappa等(2008)研究发现拟南芥受病原菌侵染后,根系分泌的L-苹果酸可招募促生菌枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*)FB17在根际定殖,以抵抗病原菌; Neal等(2012)研究发现玉米根系分泌物中的苯并恶唑啉酮可显著刺激恶臭假单胞菌(*Pseudomonas putida*)的趋化活性及根系定殖能力,从而防止病原菌侵染; Hida等(2015)研究发现,番茄的根系分泌物对青枯菌具有趋化作用,促使其向番茄根系运动,加剧病害发生。通过趋化作用试验,可进一步探究糖类物质与病原菌的相互作用,明确其抗病机制。植物经过漫长的进化过程,形成了一套有效的病害防御机制,过氧化物酶(POD)、苯丙氨酸解氨酶(PAL)和多酚氧化酶(PPO)等防御酶在植物抗病过程中起重要作用。黄熊娟等(2022)研究发现,使用5%氨基寡糖素进行叶面喷雾和灌根均可提高苦瓜幼苗根系的POD、PPO和PAL活性,诱

导苦瓜抗枯萎病; Narasimhamurthy等(2022)研究发现壳聚糖处理能引起番茄对青枯病的防御反应, 显著提高番茄植株体内PAL、POD、PPO及过氧化氢酶(CAT)活性; 黄俊宝等(2023)研究发现茉莉酸甲酯可提高水稻对纹枯病的抗性, 其诱导抗性机制与激活水稻中POD、超氧化物歧化酶(SOD)和PAL等防御酶活性相关; 许璋镁等(2023)研究外源喷施茉莉酸诱导甘蔗抗白条病的作用机理, 结果表明外源喷施茉莉酸后甘蔗植株体内POD与SOD活性均显著上升。【本研究切入点】应用糖类防治作物病害是一种有效的绿色防治措施, 但目前辣椒青枯病防治研究中糖类的作用未见报道。【拟解决的关键问题】与辣椒根系分泌物相同的10种糖(蔗糖、麦芽糖、L-阿拉伯糖、D-乳糖、D-棉子糖、D-果糖、D-半乳糖、D-葡萄糖、D-核糖和D-木糖)为试验材料, 筛选对辣椒青枯病防治效果最佳的糖, 分析糖与青枯菌的相互作用及糖对辣椒植株防御酶活性的影响, 探究糖提高辣椒对青枯病抗性的机制, 为辣椒青枯病的防治药剂开发提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

供试菌株为假茄科雷尔氏菌(*R. pseudosolanacearum*) RS03 (NCBI 登录号 OR782585), 由海南省热带园艺作物品质调控重点实验室分离鉴定并保存。供试辣椒品种为 HNUCA00181, 由海南大学辣椒种质资源库提供。蔗糖、麦芽糖、D-乳糖、D-棉子糖、D-果糖、D-半乳糖、D-葡萄糖、D-核糖和D-木糖均购自上海源叶生物科技有限公司; L-阿拉伯糖购自上海麦克林生化科技股份有限公司。CPG 固体培养基: 10 g 蛋白胨、1 g 酸水解酪蛋白、5 g 葡萄糖、18 g 琼脂, 蒸馏水补足至 1000 mL; CPG 液体培养基: 10 g 蛋白胨、1 g 酸水解酪蛋白、5 g 葡萄糖, 蒸馏水补足至 1000 mL; 1/4 M63 培养基购自生工生物工程(上海)股份有限公司; M-SMSA 培养基参考 French 等(1995)的方法配制。

将 RS03 菌株在 CPG 固体培养基上划线, 置于 28~30 °C 培养箱培养, 48 h 后挑取典型的单菌落转至 CPG 液体培养基中, 30 °C、200 r/min 振荡培养 24 h。取 HNUCA00181 辣椒种子, 用 75% 乙醇消毒 1 min, 2% 次氯酸钠消毒 3 min, 灭菌水冲洗 6 次至无异味。将种子均匀铺在湿润滤纸上, 置于 28 °C 黑暗环境中催芽 3~5 d, 待种子露白后播于 50 孔穴盘, 置于温度 26 °C、光周期 L:D=14:10 的育苗室中培育, 苗期正常水肥管理。

### 1.2 同化作用分析

将培养的 RS03 菌液 6000×g 离心 10 min, 在 1/4 M63 培养基中洗涤, 重复离心后将菌液浓度调节至  $1 \times 10^8$  CFU/mL。设蔗糖、麦芽糖、L-阿拉伯糖、D-乳糖、D-棉子糖、D-果糖、D-半乳糖、D-葡萄糖、D-核糖和D-木糖 10 种糖溶液处理, 在每孔含有 150 μL 1/4 M63 培养基的 96 孔板中接种 RS03 菌液 30 μL, 分别添加不同糖溶液 20 μL, 使其终浓度为 0.25% (w/v), 以添加 1/4 M63 培养基为对照。30 °C、200 r/min 振荡培养 48 h, 采用酶标仪测定培养液 OD<sub>600</sub>。每种糖溶液处理添加 3 孔, 设 3 次重复。

### 1.3 幼苗试验

选择 RS03 菌株同化程度较低的糖进行防治效果鉴定, 参照 Agarwal 等(2020)的方法, 选取子叶展开期的辣椒幼苗分别置于含 10 mL 0.25% (w/v) L-阿拉伯糖、D-乳糖和 D-棉子糖溶液的培养皿中, 使幼苗根部与糖溶液充分接触, 以灭菌水为对照, 浸根 1 d 后将幼苗取出, 置于 RS03 菌液 ( $1 \times 10^8$  CFU/mL) 中接种后立即取出, 室温干燥 5 min 后放入含 1 mL 灭菌水的 1.5 mL 离心管中, 置于温度 30 °C、光周期 L:D=14:10、湿度 70% 的人工气候箱观察 7 d, 记录幼苗发病情况, 每处理 9 株辣椒幼苗, 设 3 次重复。计算发病率和防治效果, 计算公式如下:

$$\text{发病率}(\%) = \frac{\text{发病幼苗数}}{\text{幼苗总数}} \times 100$$

$$\text{防治效果}(\%) = \frac{(\text{对照发病率} - \text{处理发病率})}{\text{对照发病率}} \times 100$$

### 1.4 室内盆栽试验

通过幼苗试验选取提高青枯病抗性效果较好的 2 种糖(L-阿拉伯糖和 D-棉子糖)进行室内盆栽试验, 参照 Fu 等(2020)的方法, 将 4~5 叶期辣椒苗, 移栽至 10 cm×10 cm 育苗杯。通过浸泡育苗杯底部施用 0.5% (w/v) L-阿拉伯糖和 D-棉子糖溶液 (60 mL/株), 以灭菌水为对照, 1 d 后接种 RS03 菌液 ( $2.5 \times 10^7$  CFU/mL, 100 mL/株), 将接种后的辣椒苗置于温度 30 °C、光周期 L:D=14:10、湿度 70% 的人工气候箱观察 14 d, 记录发病情况, 参照党峰峰等(2013)的方法进行病情分级: 0 级, 辣椒植株生长正常, 未染病; 1 级, 辣椒植株顶端叶片正常, 仅基部 1 或 2 片叶萎焉, 轻微枯萎; 2 级, 辣椒植株顶端叶片正常, 其余部位 1/2 叶片萎焉; 3 级, 辣椒植株顶端叶片正常, 其余部位 2/3 叶片萎焉; 4 级, 辣椒植株顶端叶片发生萎焉, 整株大部分叶片萎焉; 5 级, 辣椒植株整株萎焉或死亡。每处理 5 株辣椒苗, 设 3 次重复。根据病情分级计算病情指数, 计算公式如下:

$$\text{病情指数}(\%) = \frac{\sum(\text{各级病株数} \times \text{各级代表值})}{(\text{调查总株数} \times \text{最高级代表值})} \times 100$$

$$\text{防治效果}(\%) = \frac{(\text{对照病情指数} - \text{处理病情指数})}{\text{对照病情指数}} \times 100$$

### 1.5 抗菌活性测定

采用对峙培养法测定L-阿拉伯糖的抗菌活性,在含RS03菌液( $1 \times 10^8$  CFU/mL)的CPG固体培养基上,距离边缘2 cm用7 mm打孔器均匀打取3孔,分别加入70  $\mu$ L 0.5%(w/v)L-阿拉伯糖溶液,以70  $\mu$ L灭菌水为空白对照,70  $\mu$ L 0.1%(w/v)链霉素为阳性对照,每处理重复3次,30  $^{\circ}$ C培养48 h后测量抑菌圈直径。

### 1.6 致病性测定

将RS03菌株在含0.5%(w/v)L-阿拉伯糖溶液的CPG液体培养基中30  $^{\circ}$ C振荡培养24 h,以常规CPG液体培养基为对照,收集菌体分别接种至4~5叶期辣椒苗,接种方法同1.4,将接种后的辣椒苗置于温度30  $^{\circ}$ C、光周期L:D=14:10、湿度70%的人工气候箱观察14 d,记录发病情况,并计算病情指数,计算方法同1.4。

### 1.7 趋化性测定

趋化性测定参照Elgamoudi等(2018)的方法,将含有1%(w/v)三苯基氯化四氮唑(TTC)和0.5%(w/v)L-阿拉伯糖的8 mm琼脂块置于0.3% PBS琼脂中,以含0.5%(w/v)L-谷氨酰胺为阳性对照,以PBS为空白对照,30  $^{\circ}$ C培养24 h后观察,琼脂块周围呈红色则表明有趋化性,将培养后的琼脂块移至含有4 mL PBS的5 mL离心管中,振荡混匀,室温下培养30 min后分别稀释 $10^1$ 、 $10^2$ 、 $10^3$ 、 $10^4$ 、 $10^5$ 、 $10^6$ 倍,取10  $\mu$ L接种至M-SMSA培养基上测定细菌数量。

### 1.8 防御酶活性测定

辣椒苗施用L-阿拉伯糖溶液并接种RS03菌液,方法同1.4,以灭菌水为对照,接种后第2、4、6和8 d,取子叶上部4 cm处茎部(约0.5 g),迅速置于液氮中冷冻,采用南京建成生物工程研究所生产的相应试剂盒分别测定POD、PAL和PPO活性。

### 1.9 统计分析

试验数据采用Excel 2010进行整理,运用SPSS 22.0进行差异显著性分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 同化作用分析结果

由表1可知,经L-阿拉伯糖、D-乳糖和D-棉子糖处理的青枯菌液OD<sub>600</sub>分别为0.0436、0.0478和

0.0484,与对照(0.0436)无显著差异( $P > 0.05$ ,下同),说明青枯菌在含有L-阿拉伯糖、D-乳糖和D-棉子糖的培养基中生长迟缓,青枯菌对3种糖无同化作用。因此,选择L-阿拉伯糖、D-乳糖和D-棉子糖3种糖进行后续试验。

### 2.2 幼苗试验结果

由表2可知,接种青枯菌7 d后,对照辣椒幼苗受青枯菌感染严重,发病率为100.00%。L-阿拉伯糖、D-乳糖和D-棉子糖处理均可不同程度地降低幼苗发病率,其中,L-阿拉伯糖和D-棉子糖处理的辣椒幼苗发病率仅为11.10%,均显著低于对照和D-乳糖处理( $P < 0.05$ ,下同),防治效果均为88.90%,表明其具有提高辣椒幼苗抗青枯病的能力,因此,选择L-阿拉伯糖与D-棉子糖进行后续试验。

### 2.3 室内盆栽试验结果

接种青枯菌14 d后,L-阿拉伯糖和D-棉子糖处理对辣椒苗的影响如图1所示,对照辣椒苗全部萎蔫,病情指数达100.00%,而L-阿拉伯糖处理的辣椒苗仅少量萎蔫,D-棉子糖处理的辣椒苗部分萎蔫,病情指数分别为9.33%和60.00%(表3),表明L-阿拉伯糖和D-棉子糖处理均降低了辣椒青枯病的发病

表1 青枯菌对10种糖的同化作用分析结果

Table 1 Analysis results of assimilation of 10 sugars by *R. pseudosolanacearum*

处理 Treatment	OD <sub>600</sub>	结果 Result
对照 Control	0.0436±0.0009g	
蔗糖 Sucrose	0.1301±0.0020b	+
麦芽糖 Maltose	0.0546±0.0010e	+
L-阿拉伯糖 L-arabinose	0.0436±0.0010g	-
D-乳糖 D-lactose	0.0478±0.0003fg	-
D-棉子糖 D-raffinose	0.0484±0.0007fg	-
D-果糖 D-fructose	0.0763±0.0017c	+
D-半乳糖 D-galactose	0.0617±0.0004d	+
D-葡萄糖 D-glucose	0.1531±0.0004a	+
D-核糖 D-ribose	0.0532±0.0006e	+
D-木糖 D-xylose	0.0509±0.0028ef	+

同列数据后不同小写字母表示差异显著( $P < 0.05$ )。表2和表3同。+表示有同化作用;-表示无同化作用

Different lowercase letters in the same column indicated significant difference ( $P < 0.05$ ). The same was applied in Table 2 and Table 3. + indicated positive assimilation; - indicated negative assimilation

表2 L-阿拉伯糖、D-乳糖和D-棉子糖处理对辣椒幼苗青枯病的防治效果

Table 2 Control effect of L-arabinose, D-lactose and D-raffinose treatments on bacterial wilt of pepper seedlings

处理 Treatment	发病率(%) Disease incidence	防治效果(%) Control effect
对照 Control	100.00±0.00a	
L-阿拉伯糖 L-arabinose	11.10±6.41c	88.90
D-乳糖 D-lactose	44.43±6.43b	55.57
D-棉子糖 D-raffinose	11.10±6.41c	88.90



图 1 L-阿拉伯糖和D-棉子糖对辣椒青枯病的影响

Fig.1 Effects of L-arabinose and D-raffinose on pepper bacterial wilt

程度。相比D-棉子糖处理,L-阿拉伯糖处理对辣椒青枯病的防治效果更佳,达90.67%。因此,选取L-阿拉伯糖进行后续试验。

#### 2.4 L-阿拉伯糖对青枯菌的抗菌活性测定结果

对峙培养法测定结果(图2)显示,加入链霉素的孔周围可见明显透明圈,直径为24.33 mm,而加入L-阿拉伯糖的孔周围未出现透明圈,与空白对照一致,表明L-阿拉伯糖不能抑制青枯菌的生长,L-阿拉伯糖无抑菌作用。

#### 2.5 L-阿拉伯糖对青枯菌致病性的影响

由图3可知,辣椒苗接种经L-阿拉伯糖处理的青枯菌14 d后,病情指数为97.33%,与对照(98.67%)无显著差异,表明L-阿拉伯糖对青枯菌的致病性没有影响。

#### 2.6 青枯菌对L-阿拉伯糖的趋化性测定结果

趋化性测定结果(图4)显示,含有L-谷氨酰胺

的琼脂块周围呈明显红色,迁移的青枯菌数量为7.84 lg CFU/mL,而含有L-阿拉伯糖的琼脂块周围未呈红色,与空白对照相似,表明青枯菌对L-阿拉伯糖不具有趋化性。

#### 2.7 L-阿拉伯糖处理对辣椒防御酶活性的影响

L-阿拉伯糖处理对辣椒茎部POD、PPO和PAL活性的影响如图5所示。随着青枯菌接种时间的推移,POD活性呈缓慢增长趋势,接种后第4 d,L-阿拉伯糖处理的辣椒POD活性比对照显著升高6.18%,接种后第6和8 d,L-阿拉伯糖处理的POD活性分别为568.33与571.11 U/g(峰值),但均与对照无显著差异。同时,L-阿拉伯糖处理可显著增加辣椒PPO活性,随着青枯菌接种时间的推移,PPO活性持续升高,接种后第8 d达峰值,为125.33 U/g,比对照显著升高38.89%。L-阿拉伯糖处理的辣椒PAL活性从接种后第2 d开始缓慢上升,在接种后第4 d达峰值,为24.13 U/g,比对照显著增加138.44%;随后PAL活性下降,接种后第6 d PAL活性为11.94 U/g;在接种后第8 d,PAL活性又升至16.76 U/g。表明L-阿拉伯糖处理可显著提高辣椒POD、PPO和PAL等防御酶活性。

表 3 L-阿拉伯糖和D-棉子糖对辣椒青枯病的防治效果

Table 3 Control effect of L-arabinose and D-raffinose on pepper bacterial wilt

处理 Treatment	病情指数(%) Disease index	防治效果(%) Control effect
对照 Control	100.00±0.00a	
L-阿拉伯糖 L-arabinose	9.33±6.11c	90.67
D-棉子糖 D-raffinose	60.00±4.00b	40.00



图 2 L-阿拉伯糖对青枯菌的抑菌圈直径测定结果

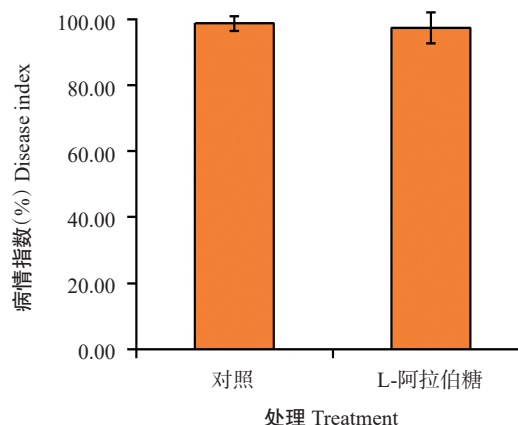
Fig.2 Inhibition zone diameter of L-arabinose on *R. pseudosolanacearum*

图 3 L-阿拉伯糖对青枯菌致病性的影响

Fig.3 Effect of L-arabinose on the pathogenicity of *R. pseudosolanacearum*

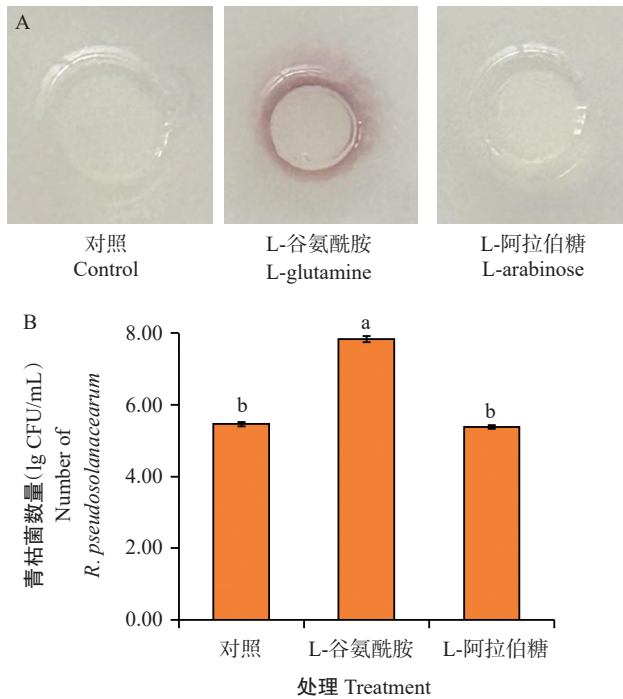


图 4 青枯菌对L-阿拉伯糖的趋化性测定结果  
Fig.4 Chemotactic response of *R. pseudosolanacearum* to L-arabinose

A: 青枯菌迁移显色表现; B: 迁移的青枯菌数量。图柱上不同小写字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ )

A: The color exhibited by the migration of *R. pseudosolanacearum*; B: Number of migrated *R. pseudosolanacearum*. Different lowercase letters on the bar indicated significant difference ( $P < 0.05$ )

### 3 讨论

本研究从与辣椒根系分泌物相同的10种糖中筛选对青枯病防治效果较好的糖,发现L-阿拉伯糖、D-乳糖和D-棉子糖3种不被青枯菌同化的糖可不同程度地降低辣椒幼苗发病率,其中L-阿拉伯糖和D-棉子糖的防治效果更佳。室内盆栽试验结果表明,L-阿拉伯糖对辣椒青枯病的防治效果最佳,可作为一种有前景的辣椒青枯病防治药剂。

关于植物病害防治药剂的作用机制有较多研究报道,黄酮类、萜类、单宁类、多糖类及植物精油等生物源防治药剂具有良好的抑菌活性,可通过对病菌的抑制作用起到防病效果(Seo et al., 2012; 贺可可等, 2018),但本研究结果表明L-阿拉伯糖对青枯菌不具有直接抑菌作用。已有研究报道多种植物激素或次生代谢产物能调控病原菌的适应性和致病性, Song等(2020)研究发现邻氨基苯甲酸在调控青枯菌多种群体感应信号分子途径及致病分子机制方面具有重要作用。Wang等(2020)发现植物天然产物萝卜硫素抑制了丁香假单胞菌(*Pseudomonas syringae*)的TTSS基因,从而减弱病原菌的致病性。与此相反,本研究结果表明L-阿拉伯糖未影响青枯菌的

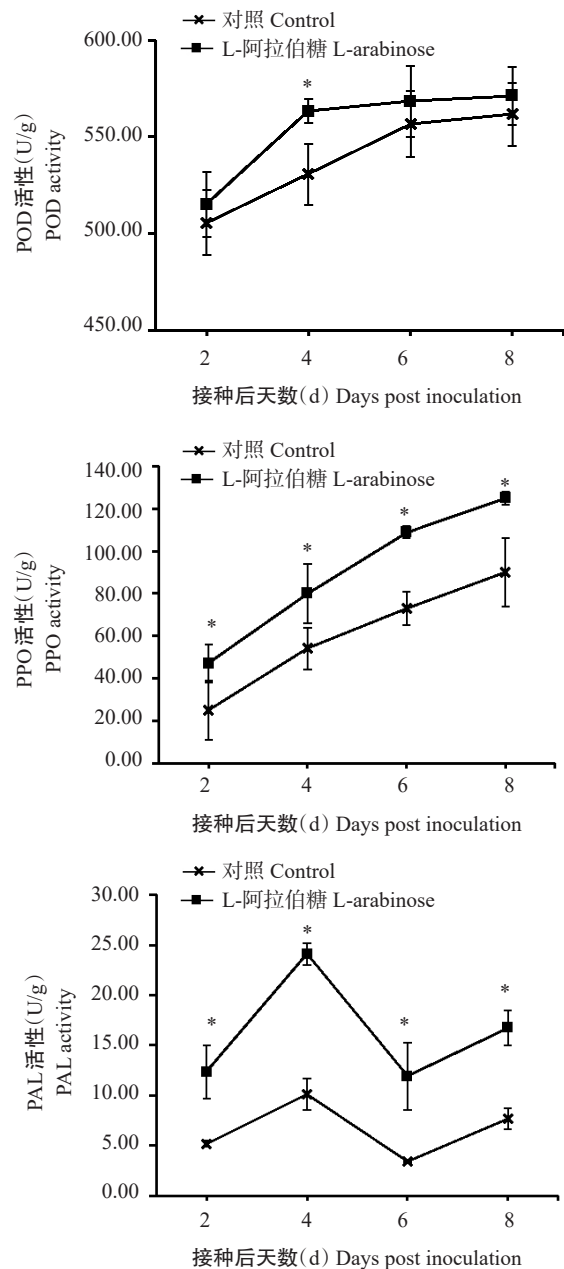


图 5 L-阿拉伯糖对辣椒防御酶活性的影响  
Fig.5 Effects of L-arabinose on defense enzyme activity in pepper

\*表示相同接种后天数的对照与L-阿拉伯糖间差异显著 ( $P < 0.05$ )  
\* indicated significant difference of the same days post inoculation between control and L-arabinose ( $P < 0.05$ )

致病性。细菌趋化性指细菌对周围某种化合物的浓度梯度改变作出的反应,产生趋向或趋避的响应行为(Feng et al., 2018)。病原菌能定殖于作物根系,主要是因为化学物质被病原菌视为趋化信号,这种信号可对细菌在根系定殖的程度产生影响,进而使土壤微生物的群落结构发生变化。Neal等(2012)发现玉米根系分泌物中的苯并恶唑啉酮可显著刺激恶臭假单胞菌的趋化活性及根系定殖能力。但本研究发现青枯菌对L-阿拉伯糖无趋化性,说明L-阿拉伯

糖未干扰青枯菌向根系的迁移。推测L-阿拉伯糖对辣椒青枯病的防治效果并非是由于其与青枯菌的相互作用,而是与其刺激寄主植物本身的防御反应有关。

通过物理、化学或其他生物因子诱导作物基因表达,增加防御反应产物的积累,从而提高作物自身的抗病能力被称为系统获得抗性,此过程涉及一系列与防御反应相关的酶和基因的激活、信号转导等(刘艳潇等,2020)。向妙莲等(2017)报道茉莉酸甲酯可诱导辣椒抗青枯病,其实现途径可能与活性氧代谢相关酶活性的提高有关。POD可促进植物组织中部分碳水化合物转化成木质素,增加木质化程度(王蕾,2014)。外源褐藻寡糖的喷施对黄瓜幼苗的生长、产量及品质均有促进作用,并能增强其SOD、CAT和POD活性,提高黄瓜的抗逆性与抗病性(孙冰等,2023)。本研究结果表明L-阿拉伯糖可提高辣椒POD活性,接种青枯菌4 d后,L-阿拉伯糖处理的POD活性较对照显著增加,与陈泽鹏等(2011)的研究结果相似。PPO可促进木质素和酚类物质形成,产生保护性屏蔽。本研究结果表明,L-阿拉伯糖处理的辣椒PPO活性随着青枯菌接种时间的推移持续升高,接种8 d后达峰值,为125.33 U/g,较对照显著升高。PAL在植物苯丙烷类代谢途径中担任重要角色,是关键酶和限速酶,与木质素、植保素和酚类化合物等抗性物质的形成有密切联系。Klarzynski等(2000)研究发现海带多糖处理可使烟草叶片释放大量H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>,同时PAL活性达较高水平,表明海带多糖可诱导烟草产生系统抗病性。本研究中,L-阿拉伯糖处理的辣椒PAL活性呈波动变化趋势,在接种4 d时达峰值,为24.13 U/g,较对照显著增加,与刘学辉等(2020)和赵志祥等(2022)的研究结果相符。

## 4 结论

L-阿拉伯糖对辣椒青枯病的防治效果最佳,其能通过提高植株体内防御酶活性来增强辣椒对青枯病的抗性,具有开发成新型辣椒青枯病防治药剂的潜力。

### 参考文献(References):

陈泽鹏,邓建朝,陈伟明,万树青. 2011. 二氯喹啉酸诱导烟草保护酶活性的动态变化[J]. 中国烟草科学,32(5):24-28. [Chen Z P, Deng J C, Chen W M, Wan S Q. 2011. Dynamic change of activity of superoxide dismutase and peroxidase induced by quinclorac in tobacco[J]. Chinese Tobacco Science, 32(5):24-28.] doi: 10.3969/j.issn.1007-5119.2011.05.006.

党峰峰,雷玉芬,官德义,王再兴,何水林. 2013. 辣椒种质资源抗青枯病的鉴定与评价[J]. 植物科学学报,31(4):378-384. [Dang F F, Lei Y F, Guan D Y, Wang Z X, He S L. 2013. Identification and evaluation of resistance to bacterial wilt in pepper[J]. Plant Science Journal, 31(4):378-384.] doi:10.3724/SP.J.1142.2013.40378.

郭文慧. 2022. 天然产物白屈菜碱诱导植物抗病活性及作用机制研究[D]. 杨凌:西北农林科技大学. [Guo W H. 2022. Study on the effect of induced plant resistance and related mechanism of natural product chelidionine[D]. Yangling: Northwest A&F University.] doi: 10.27409/d.cnki.gxbnu.2022.002288.

贺可可,杨雪晨,宋丽雅. 2018. 植物源有效成分抑菌活性及机理研究进展[J]. 植物学研究,7(1):29-36. [He K K, Yang X C, Song L Y. 2018. Research Progress of plant active ingredient antibacterial abilities and mechanism[J]. Botanical Research, 7(1):29-36.] doi: 10.12677/br.2018.71005.

黄俊宝,陈立才,曹中盛,孙滨峰,李艳大. 2023. 茉莉酸甲酯对水稻纹枯病的诱导抗性及其防御酶活性影响的研究[J]. 江西农业学报,35(8):82-87. [Huang J B, Chen L C, Cao Z S, Sun B F, Li Y D. 2023. Effect of methyl jasmonate on rice induced resistance to sheath blight and activity of related defense enzymes[J]. Acta Agriculturae Jiangxi, 35(8):82-87.] doi:10.19386/j.cnki.jxnyxb.2023.08.013.

黄熊娟,黄如葵,冯诚诚,琚茜茜,秦健,梁家作,陈振东,黄玉辉,陈小凤,刘杏连. 2022. 氨基寡糖素对苦瓜枯萎病的抗性诱导作用[J]. 西南农业学报,35(11):2544-2553. [Huang X J, Huang R K, Feng C C, Ju X X, Qin J, Liang J Z, Chen Z D, Huang Y H, Chen X F, Liu X L. 2022. Induction of resistance of amino-oligosaccharide to *Fusarium wilt* of bitter melon[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 35(11):2544-2553.] doi: 10.16213/j.cnki.scjas.2022.11.011.

刘鑫,王蕾,胡飞龙,马月,于赐刚,卢晓强,刘立,郑苏平. 2021. 《生物多样性公约》下有关农药化肥减量要求及我国的对策建议[J]. 生态与农村环境学报,37(9):1129-1136. [Liu X, Wang L, Hu F L, Ma Y, Yu C G, Lu X Q, Liu L, Zheng S P. 2021. Requirements for reduction of pesticides and fertilizers under the convention on biological diversity and the countermeasure suggestions for China[J]. Journal of Ecology and Rural Environment, 37(9):1129-1136.] doi:10.19741/j.issn.1673-4831.2021.0144.

刘学辉,陈小均,李淳,何海永,陈文,王莉爽. 2020. 感染番茄斑萎病毒辣椒防御酶活性的变化[J]. 贵州农业科学,48(8):54-58. [Liu X H, Chen X J, Li C, He H Y, Chen W, Wang L S. 2020. Changes of defense enzymes in *Capsicum frutescens* after infected with tomato spotted wilt virus[J]. Guizhou Agricultural Sciences, 48(8):54-58.] doi: 10.3969/j.issn.1001-3601.2020.08.012.

刘艳潇,祝一鸣,周而勋. 2020. 植物免疫诱抗剂的作用机理和应用研究进展[J]. 分子植物育种,18(3):1020-1026. [Liu Y X, Zhu Y M, Zhou E X. 2020. Research progress

- on the action mechanism and application of plant immune inducers[J]. *Molecular Plant Breeding*, 18(3): 1020-1026. doi: 10.13271/j.mpb.018.001020.
- 乔立娟, 赵帮宏, 宗义湘, 寇春雨, 董雨涵. 2023. 我国辣椒产业发展现状、趋势及对策[J]. *中国蔬菜*, (11): 9-15. [Qiao L J, Zhao B H, Zong Y X, Kou C Y, Dong Y H. 2023. Development current situation, tendency, and countermeasure for China's pepper industry[J]. *China Vegetables*, (11): 9-15.] doi: 10.19928/j.cnki.1000-6346.2023.1032.
- 孙冰, 张金梅, 刘朋宇, 张颖, 苏红玲, 王郡霞. 2023. 不同浓度褐藻寡糖对黄瓜生长、产量、品质与抗氧化酶及其基因表达的影响[J]. *江苏农业科学*, 51(13): 175-181. [Sun B, Zhang J M, Liu P Y, Zhang Y, Su H L, Wang J X. 2023. Impacts of different concentrations of brown algal oligosaccharides on growth, yield, quality and expression of antioxidant enzymes and their genes of cucumber[J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 51(13): 175-181.] doi: 10.15889/j.issn.1002-1302.2023.13.027.
- 王蕾, 陈玉婷, 蔡昆争, 汪国平. 2014. 外源硅对青枯病感病番茄叶片抗氧化酶活性的影响[J]. *华南农业大学学报*, 35(3): 74-78. [Wang L, Chen Y T, Cai K Z, Wang G P. 2014. Effects of exogenous silicon supply on the activity of antioxidant enzymes of tomato leaves infected by *Ralstonia solanacearum*[J]. *Journal of South China Agricultural University*, 35(3): 74-78.] doi: 10.7671/j.issn.1001-411X.2014.03.014.
- 王露露, 岳英哲, 孔晓颖, 张建, 张晓英, 李洋, 孔波, 路冲冲, 李洋, 丁新华. 2020. 植物免疫诱抗剂的发现、作用及其在农业中的应用[J]. *世界农药*, 42(10): 24-31. [Wang L L, Yue Y Z, Kong X Y, Zhang J, Zhang X Y, Li Y, Kong B, Lu C C, Li Y, Ding X H. 2020. Discovery, action and application of plant immune inducers in agriculture[J]. *World Pesticides*, 42(10): 24-31.] doi: 10.16201/j.cnki.cn10-1660/tq.2020.10.03.
- 韦文添. 2014. 不同杀菌剂对油梨炭疽病菌的抑菌效果[J]. *贵州农业科学*, 42(5): 125-127. [Wei W T. 2014. Antibacterial effect of different fungicides on *Avocado anthracnos*[J]. *Guizhou Agricultural Sciences*, 42(5): 125-127.] doi: 10.3969/j.issn.1001-3601.2014.05.032.
- 向妙莲, 赵显阳, 陈明, 付永琦, 曾晓春. 2017. 茉莉酸甲酯诱导辣椒抗青枯病与活性氧代谢的关系[J]. *园艺学报*, 44(10): 1985-1992. [Xiang M L, Zhao X Y, Chen M, Fu Y Q, Zeng X C. 2017. Involvement of induced resistance by methyl jasmonate to bacterial wilt and reactive oxygen species metabolism in pepper seedlings[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 44(10): 1985-1992.] doi: 10.16420/j.issn.0513-353x.2017-0004.
- 许璋镁, 张天杰, 史梦婷, 洪鼎凯, 高三基, 王锦达. 2023. 外源喷施茉莉酸对甘蔗白条病发生的影响[J]. *南方农业学报*, 54(7): 2039-2049. [Xu H M, Zhang T J, Shi M T, Hong D K, Gao S J, Wang J D. 2023. Effects of exogenous spraying of jasmonic acid on the occurrence of sugarcane leaf scald[J]. *Journal of Southern Agriculture*, 54(7): 2039-2049.] doi: 10.3969/j.issn.2095-1191.2023.07.016.
- 杨柳, 周清华, 王东歧, 郭荣君, 付宏阳, 张文秀, 葛蓓亭, 李世东. 2022. 土壤熏蒸与水肥菌/药一体化技术联用防控设施番茄病害[J]. *中国生物防治学报*, 38(4): 890-895. [Yang L, Zhou Q H, Wang D Q, Guo R Q, Fu H Y, Zhang W X, Ge B B, Li S D. 2022. Management of tomato diseases by a combined technique of soil fumigation with fertigation and biological agents in greenhouse[J]. *Chinese Journal of Biological Control*, 38(4): 890-895.] doi: 10.16409/j.cnki.2095-039x.2022.04.004.
- 张越, 杨冬燕, 张乃楼, 齐欣, 郝泽生, 陈蕾, 范志金. 2020. 植物抗病激活剂研究进展[J]. *中国科学基金*, 34(4): 519-528. [Zhang Y, Yang D Y, Zhang N L, Qi X, Hao Z S, Chen L, Fan Z J. 2020. Research progress on the plant disease elicitor[J]. *Bulletin of National Natural Science Foundation of China*, 34(4): 519-528.] doi: 10.16262/j.cnki.1000-8217.2020.04.019.
- 赵志祥, 严婉荣, 王宝, 陈圆, 王会芳, 肖彤斌. 2022. 芽孢杆菌 Ya-1 诱导辣椒防御酶活性提高和相关抗病基因的表达[J]. *分子植物育种*, 20(8): 2699-2706. [Zhao Z X, Yan W R, Wang B, Chen Y, Wang H F, Xiao T B. 2022. Increase of defense enzyme activity and expression of resistance-related genes in pepper induced by *Bacillus* sp. Ya-1[J]. *Molecular Plant Breeding*, 20(8): 2699-2706.] doi: 10.13271/j.mpb.020.002699.
- Agarwal H, Dowarah B, Agarwala N. 2020. A quick method for screening biocontrol efficacy of bacterial isolates against bacterial wilt pathogen *Ralstonia solanacearum* in tomato[J]. *Bio-protocol*, 10(22): e3829. doi: 10.21769/BioProtoc.3829.
- Chahed A, Nesler A, Navazio L, Baldan B, Busato I, Ait Barka E, Pertot I, Puopolo G, Perazzolli M. 2020. The rare sugar tagatose differentially inhibits the growth of *Phytophthora infestans* and *Phytophthora cinnamomi* by interfering with mitochondrial processes[J]. *Frontiers in Microbiology*, 11: 128. doi: 10.3389/fmicb.2020.00128.
- Din N, Ahmad M, Siddique M, Ali A, Naz I, Ullah N, Ahmad F. 2016. Phytobiocidal management of bacterial wilt of tomato caused by *Ralstonia solanacearum* (Smith) Yabuuchi[J]. *Spanish Journal of Agricultural Research*, 14(3): e1006. doi: 10.5424/sjar/2016143-9012.
- Elgamoudi B A, Ketley J M, Korolik V. 2018. New approach to distinguishing chemoattractants, chemorepellents and catabolised chemoeffectors for *Campylobacter jejuni*[J]. *Journal of Microbiological Methods*, 146: 83-91. doi: 10.1016/j.mimet.2018.02.008.
- Feng H C, Fu R X, Hou X Q, Lv Y, Zhang N, Liu Y P, Xu Z H, Miao Y Z, Krell T, Shen Q R, Zhang R F. 2021. Chemotaxis of beneficial rhizobacteria to root exudates: The first step towards root-microbe rhizosphere interactions[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(13): 6655. doi: 10.3390/ijms22136655.
- Feng H C, Zhang N, Du W B, Zhang H H, Liu Y P, Fu R X,

- Shao J H, Zhang G S, Shen Q R, Zhang R F. 2018. Identification of chemotaxis compounds in root exudates and their sensing chemoreceptors in plant-growth-promoting rhizobacteria *Bacillus amyloliquefaciens* SQR9[J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 31(10):995-1005. doi:10.1094/MPMI-01-18-0003-R.
- French E B, Gutarra L, Aley P, Elphinstone J. 1995. Culture media for *Ralstonia solanacearum* isolation, identification and maintenance[J]. *Fitopatologia*, 30:126-130.
- Fu H Z, Marian M, Enomoto T, Suga H, Shimizu M. 2020. Potential use of L-arabinose for the control of tomato bacterial wilt[J]. *Microbes and Environments*, 35(4). doi:10.1264/jsme2.ME20106.
- Hida A, Oku S, Kawasaki T, Nakashimada Y, Tajima T, Kato J. 2015. Identification of the *mcpA* and *mcpM* genes, encoding methyl-accepting proteins involved in amino acid and L-malate chemotaxis, and involvement of McpM-mediated chemotaxis in plant infection by *Ralstonia pseudosolanacearum* (formerly *Ralstonia solanacearum* phylotypes I and III)[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 81(21):7420-7430. doi:10.1128/AEM.01870-15.
- Klarzynski O, Plesse B, Joubert J M, Yvin J C, Kopp M, Kloareg B, Fritig B. 2000. Linear  $\beta$ -1,3 glucans are elicitors of defense responses in tobacco[J]. *Plant Physiology*, 124(3):1027-1037. doi:10.1104/pp.124.3.1027.
- MacIntyre A M, Meline V, Gorman Z, Augustine S P, Dye C J, Hamilton C D, Iyer-Pascuzzi A S, Kolomiets M V, McCulloh K A, Allen C. 2022. Trehalose increases tomato drought tolerance, induces defenses, and increases resistance to bacterial wilt disease[J]. *PLoS One*, 17(4):e0266254. doi:10.1371/journal.pone.0266254.
- Margaritopoulou T, Toufexi E, Kizis D, Balayiannis G, Anagnostopoulos C, Theocharis A, Rempelos L, Troyanos Y, Leifert C, Markellou E. 2020. *Reynoutria sachalinensis* extract elicits SA-dependent defense responses in courgette genotypes against powdery mildew caused by *Podosphaera xanthii*[J]. *Scientific Reports*, 10(1):3354. doi:10.1038/s41598-020-60148-6.
- Narasimhamurthy K, Udayashankar A C, De Britto S, Lavanya S N, Abdelrahman M, Soumya K, Shetty H S, Srinivas C, Jogaiah S. 2022. Chitosan and chitosan-derived nanoparticles modulate enhanced immune response in tomato against bacterial wilt disease[J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 220:223-237. doi:10.1016/j.ijbiomac.2022.08.054.
- Neal A L, Ahmad S, Gordon-Weeks R, Ton J. 2012. Benzoxazinoids in root exudates of maize attract *Pseudomonas putida* to the rhizosphere[J]. *PLoS One*, 7(4):e35498. doi:10.1371/journal.pone.0035498.
- Posas M B, Toyota K, Islam T M. 2007. Inhibition of bacterial wilt of tomato caused by *Ralstonia solanacearum* by sugars and amino acids[J]. *Microbes and Environments*, 22(3):290-296. doi:10.1264/jsme2.22.290.
- Rudrappa T, Czymmek K J, Paré P W, Bais H P. 2008. Root-secreted malic acid recruits beneficial soil bacteria[J]. *Plant Physiology*, 148(3):1547-1556. doi:10.1104/pp.108.127613.
- Seo S, Gomi K, Kaku H, Abe H, Seto H, Nakatsu S, Neya M, Kobayashi M, Nakaho K, Ichinose Y, Mitsuahara I, Ohashi Y. 2012. Identification of natural diterpenes that inhibit bacterial wilt disease in tobacco, tomato and Arabidopsis[J]. *Plant and Cell Physiology*, 53(8):1432-1444. doi:10.1093/pcp/pcs085.
- Sharma S, Katoch V, Banyal D K. 2021. Review on harnessing biotechnological tools for the development of stable bacterial wilt resistant solanaceous vegetable crops[J]. *Scientia Horticulturae*, 285:110158. doi:10.1016/j.scienta.2021.110158.
- Song S H, Yin W F, Sun X Y, Cui B B, Huang L, Li P, Yang L, Zhou J N, Deng Y Y. 2020. Anthranilic acid from *Ralstonia solanacearum* plays dual roles in intraspecies signaling and inter-kingdom communication[J]. *The ISME Journal*, 14(9):2248-2260. doi:10.1038/s41396-020-0682-7.
- Suchoff D H, Louws F J, Gunter C C. 2019. Yield and disease resistance for three bacterial wilt-resistant tomato rootstocks[J]. *HortTechnology*, 29(3):330-337. doi:10.21273/HORTTECH04318-19.
- Toufiq N, Tabassum B, Bhatti M U, Khan A, Tariq M, Shahid N, Nasir I A, Husnain T. 2018. Improved antifungal activity of barley derived chitinase I gene that overexpress a 32 kDa recombinant chitinase in *Escherichia coli* host[J]. *Brazilian Journal of Microbiology*, 49(2):414-421. doi:10.1016/j.bjm.2017.05.007.
- Wang W, Yang J, Zhang J, Liu Y X, Tian C P, Qu B Y, Gao C L, Xin P Y, Cheng S J, Zhang W J, Miao P, Li L, Zhang X J, Chu J F, Zuo J R, Li J Y, Bai Y, Lei X G, Zhou J M. 2020. An *Arabidopsis* secondary metabolite directly targets expression of the bacterial type III secretion system to inhibit bacterial virulence[J]. *Cell Host & Microbe*, 27(4):601-613. doi:10.1016/j.chom.2020.03.004.
- Yang L, Wei Z L, Li S L, Xiao R, Xu Q Q, Ran Y, Ding W. 2021. Plant secondary metabolite, daphnetin reduces extracellular polysaccharides production and virulence factors of *Ralstonia solanacearum*[J]. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 179:104948. doi:10.1016/j.pestbp.2021.104948.
- Yang R H, Shi Q, Huang T T, Yan Y C, Li S Z, Fang Y, Li Y, Liu L L, Liu L Y, Wang X Z, Peng Y Z, Fan J B, Zou L F, Lin S J, Chen G Y. 2023. The natural pyrazolotriazine pseudoiodinine from *Pseudomonas mosselii* 923 inhibits plant bacterial and fungal pathogens[J]. *Nature Communications*, 14(1):734. doi:10.1038/S41467-023-36433-Z.

(责任编辑 刘可丹)