

苹果褐斑病菌侵染对苹果叶片光合机构功能的影响

杜国栋^{1,2}, 李爽¹, 刘志琨¹, 吕三三¹, 王冰莹^{3,*}

沈阳农业大学¹园艺学院, ²沈阳北方果树栽培与生理生态重点实验室, ³外语教学部, 沈阳110866

摘要: 为了探究苹果褐斑病菌侵染对苹果叶片光合机构的伤害机制, 以‘寒富’苹果为试材, 研究苹果褐斑病菌侵染对苹果叶片光合作用和光系统功能的影响。结果表明: 随褐斑病菌侵染加重(叶片感病程度分0、1、2、3、4和5级), 叶片的叶绿素a含量和总叶绿素含量持续下降, 其中2~5级与对照相比差异显著, 病菌侵染提高了叶片类胡萝卜素含量, 但仅以2级与对照差异显著。苹果褐斑病菌侵染显著降低了叶片的净光合速率(P_n), 3~5级病叶的 P_n 分别较对照下降44.9%、56.6%和70.3%, 而胞间 CO_2 浓度(C_i)上升, 说明非气孔因素是光合作用的主要限制因子。褐斑病菌侵染影响了光合电子传递效率, 随病菌侵染程度加重, 光系统II反应中心、供体侧放氧复合体(W_k)和受体侧(V_j)受到的伤害加重, 并引起苹果叶片PSII的光合性能指数 PI_{ABS} 和PSI受体侧末端电子受体的量子产额(Φ_{R_0})急剧下降。褐斑病菌侵染加重了苹果叶片的膜脂过氧化程度, 1~5级感病叶片的丙二醛(MDA)含量均显著高于对照, 引发超氧化物歧化酶(SOD)及过氧化物酶(POD)活性的上调。以上结果表明, 苹果褐斑病菌侵染引起叶片光合色素降解, 对PSII反应中心、受体侧和供体侧造成伤害, 进一步影响了PSI的电子传递效率, 并导致叶片膜脂过氧化, 造成苹果叶片光合能力下降。

关键词: 苹果褐斑病菌; 光合特性; 光合机构功能; 抗氧化酶

Effects of Apple Brown Spot Pathogen Infection on the Function of Photosynthetic Apparatus in Apple Leaves

DU Guo-Dong^{1,2}, LI Shuang¹, LIU Zhi-Kun¹, LÜ San-San¹, WANG Bing-Ying^{3,*}

¹Horticulture College, ²Key Laboratory for Northern Fruit Trees Cultivation and Physiology Ecology of Shenyang City, ³Foreign Language Department, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110866, China

Abstract: In order to explore the damage mechanism of apple brown spot pathogen infection on photosynthetic characteristics and photosystem functions of apple leaves, ‘Hanfu’ apple trees were used as material, and the infected leaves were divided into 5 grades according to the lesion area, namely 0 (CK), 1, 2, 3, 4, and 5. The results showed that, compared with the control, the content of chlorophyll a and total chlorophyll continued to decline with the infection degree of brown spot pathogen on apple leaves, among which Grade 2–5 infected leaves were significantly different; the infection of pathogen increased carotenoid content in leaves in varying degrees, but only that of Grade 2 infected leaves was significantly increased. Apple brown spot significantly reduced the net photosynthetic rate (P_n) of apple leaves, and the decline gradually became more significant with the degree of pathogen infection, the P_n of Grade 3–5 infected leaves fell by 44.9%, 56.6% and 70.3% respectively as compared with the control and intercellular CO_2 concentration (C_i) increased, indicating that the decline in photosynthesis was limited by the factor of mesophyll. The infection of brown spot affected the electron transfer efficiency in the photosystem, and the damage of reaction centers, oxygen-evolving complex of donor side and acceptor side of photosystem II gradually increased with the infection degree, resulting in the sharp decline of the performance index (PI_{ABS}) and the efficiency with which an electron can move from the reduced intersystem electron acceptors to the PSI end electron acceptors (Φ_{R_0}). The infection of brown spot pathogen increased the content of membrane lipid peroxidation of apple leaves, and the MDA contents of Grade 1–5 infected leaves were significantly higher than that in control, and increased the activity of SOD and POD. It can be concluded that the infection of apple brown spot caused the degradation of photosynthetic pigments, damaged the acceptor side, donor side, and reaction centers of PSII, and further affected the electron transfer efficiency of PSI, resulting in the membrane lipid peroxidation of leaves, which was one of the important reasons leading to the decrease of photosynthetic ability of apple leaves.

Key words: apple brown spot pathogen; photosynthetic characteristics; function of photosynthetic apparatus; antioxidant enzyme

收稿 2013-05-09 修定 2013-07-03

资助 辽宁省科技攻关项目(2011215006)和辽宁省教育厅科研项目(L2010499)。

* 通讯作者(E-mail: yname@sina.com; Tel: 024-88487169)。

苹果褐斑病是我国苹果产区每年发生几率较高的果树叶部病害之一, 主要由冠盘二孢[*Marsso-nina coronaria* (Ellis & Davis) Davis]侵染引起, 常导致苹果叶片大量脱落, 影响苹果树体光合碳同化, 引起果实品质和贮藏性下降(Sharma和Sharma 2006; 李东鸿等2005)。在褐斑病病原菌与寄主相互作用过程中, 涉及病原菌对寄主植物侵染的过程已十分清楚(李保华等2008), 但有关病原菌是如何影响光合电子传递效率, 进而影响光合暗反应的机制还不甚了解, 开展相关研究对进一步阐明病理条件下果树光合响应机制具有重要的意义。

据报道, 全球每年因生物胁迫造成的作物光合产量损失接近20% (高飞等2008), 其中因叶片光系统功能受影响而导致的光合电子传递效率下降是重要因素之一。姜述君和强胜(2005a)发现, 马唐生防菌画眉草弯孢霉毒素(α , β -dehydrocurvularin)能造成马唐草叶片叶绿体功能下降, 影响光合电子的传递效率。毒素浓度达到 $0.688 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 光合电子传递效率较对照降低19.37%, 毒素对叶片光系统II (PSII)反应中心的伤害可能是由于还原型电子受体积累增加了自由基含量所致(姜述君和强胜2005b); 而黄瓜受到白粉病侵染后, 则抑制了黄瓜叶片PSII的光合电子传递速率, 但PSI电子传递速率却未受到影响, 推测PSII功能蛋白D1表达量的下调是影响光系统功能的主要因素(沈喜等2003); 部建雯等(2009)研究发现, 核盘菌侵染造成黄瓜叶片光合效率下降, 其影响机制是活性氧过量积累伤害了PSII供体侧(放氧复合体)、受体侧和反应中心的活性, 影响了光合电子在光系统间的有效传递。

虽然前人就生物胁迫对黄瓜叶片光系统电子传递效率的影响进行了较为系统的研究, 但对苹果褐斑病的研究多限于褐斑病诱发苹果早期落叶的发病因素、病原侵染机制及防治措施等方面(李春霞和罗富平2011; 寿园园等2009), 有关褐斑病菌侵染所造成的苹果叶片光合能力下降、PSI和PSII间电子传递不匹配的原因等还未见详细报道。因此, 本研究拟通过对感染褐斑病不同级别病叶的光合特性及光系统功能的分析, 揭示苹果褐斑病菌侵染对苹果叶片的光合机构伤害机制, 为合理制定防治措施提供理论依据。

材料与方 法

1 试验材料

试验于2012年9~10月在沈阳农业大学果树试验基地进行。以4年生‘寒富’苹果(*Malus domestica* Borkh.)为试材。

2 试验处理

参照周天仓等(2008)的分级方法确定苹果褐斑病分级标准。0级: 无病斑; 1级: 病斑面积占整叶面积的10%以下; 2级: 病斑面积占整叶面积的11%~25%; 3级: 病斑面积占整叶面积的26%~40%; 4级: 病斑面积占整叶面积的41%~65%; 5级: 病斑面积占整叶面积的66%以上。随机选取田间自然感病植株南侧距地面1.5 m处长梢中部叶片, 各级病叶重复5次, 测定部位为叶脉两侧中间部位。

3 苹果叶片光合色素及光合生理参数的测定

光合色素含量参照Arnon (1949)的方法, 采用WZF UV-2102型紫外可见分光光度计(尤尼柯上海仪器有限公司, 中国)测定。采用CIRAS-2型便携式光合测定系统(PP-Systems, 美国), 于晴天上午9:00~11:00测定各级感病叶片的光合生理参数。包括净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)和气孔限制值 $L_s=1-(C_i/C_a)$ (C_a 为大气中 CO_2 浓度)等。测定时温度、湿度均为环境水平, 由系统自带的 CO_2 钢瓶提供稳定可调气源, CO_2 浓度控制在 $380 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, 利用系统自带LED光源将光合有效辐射(PAR)设定为 $1\ 000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

4 快速叶绿素荧光诱导动力学曲线参数的测定

参考Schansker等(2003)的方法, 用Pocket PEA便携式荧光仪(Hansatech, 英国)测定感病叶片的叶绿素荧光诱导动力学参数。叶片暗适应30 min后, 暴露在饱和脉冲光($3\ 000 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)下, 荧光信号记录从10 μs 开始至3 s结束, 记录的初始速率为每秒钟 10^5 个数据。获得的快速叶绿素荧光诱导动力学曲线(O-J-I-P诱导曲线)用JIP-test (Strasser和Strasser 1995; 李鹏民等2005)分析并计算各荧光参数。

PSII最大光化学效率: $F_v/F_m=1-(F_o/F_m)$ (其中 F_o : 初始荧光强度; F_m : 最大荧光强度)。

K点的相对可变荧光: $W_k=V_k/V_j=(F_k-F_o)/(F_j-F_o)$ (其中 V_k : K点的相对可变荧光强度; V_j : J点的相对可变荧光强度; F_j : J点的荧光强度; F_k : K点的荧光强度)。

J 点的相对可变荧光: $V_j=(F_j-F_0)/(F_m-F_0)$ 。

单位面积有活性反应中心的数量: $RC/CS_0=\phi_{P_0}\cdot(V_j/M_0)\cdot(ABS/CS_0)$ (其中 RC : PSII反应中心; CS_0 : 单位横截面积; ϕ_{P_0} : 最大光化学效率; M_0 : O-J-I-P荧光诱导曲线初始斜率; ABS : 吸收的能量)。

捕获的激发子将电子传递到 Q_A^- 以后其他电子受体的概率: $\psi_0=ET_0/TR_0=1-V_j$ (其中 ET_0 : 反应中心用于电子传递的能量; TR_0 : 反应中心捕获的用于还原 Q_A^- 的能量)。

光系统PSII性能指数: $PI_{ABS}=(RC/ABS)\cdot[\phi_{P_0}/(1-\phi_{P_0})]\cdot[\psi_0/(1-\psi_0)]$ 。

用于还原PSI受体侧末端电子受体的量子产额: $\Phi_{R_0}=RE/ABS=TR_0/ABS\cdot(1-V_j)$ (其中 RE : PSI反应中心受体侧吸收的能量; V_j : J 点的相对可变荧光强度)。

5 MDA含量及SOD、POD活性的测定

丙二醛(MDA)含量测定采用硫代巴比妥酸法, 超氧化物歧化酶(SOD)活性测定采用氮蓝四唑比色法, 过氧化物酶(POD)活性测定采用愈创木酚法

(李合生2003)。

6 数据分析

采用Excel 2003软件进行数据处理, 用DPS 7.05软件对数据进行单因素方差分析(ANOVA), 用Duncan (新复极差法)检验差异显著性, 显著性水平设定为 $P<0.05$, 用SigmaPlot 10.0软件绘图。

实验结果

1 苹果褐斑病菌侵染对苹果感病叶片光合色素含量的影响

从表1可以看出, 随褐斑病感病等级加重, 感病叶片的叶绿素a含量和总叶绿素含量明显下降, 其中5级病叶的叶绿素a含量和总叶绿素含量分别较对照下降27.8%和21.4%; 除1级病叶外, 其他感病叶片的叶绿素b含量也有不同程度下降; 2级感病叶片的类胡萝卜素含量较对照增加16.7%, 其他病叶的类胡萝卜素含量差异不显著。表明褐斑病菌侵染引起苹果叶片叶绿素降解, 造成感病叶片光合色素含量下降。

表1 苹果褐斑病菌侵染对苹果叶片光合色素含量的影响

Table 1 Effects of apple brown spot pathogen infection on photosynthetic pigment contents in apple leaves

感病等级	叶绿素含量/mg·g ⁻¹ (FW)			叶绿素a/b	类胡萝卜素含量/mg·g ⁻¹ (FW)
	Chl a	Chl b	Chl a+b		
0	0.90±0.02 ^a	0.42±0.02 ^b	1.31±0.04 ^a	2.13±0.03 ^b	0.30±0.01 ^b
1	0.85±0.03 ^a	0.47±0.01 ^a	1.31±0.04 ^a	1.83±0.09 ^{cd}	0.34±0.01 ^{ab}
2	0.74±0.03 ^b	0.27±0.01 ^c	1.01±0.03 ^c	2.70±0.12 ^a	0.35±0.02 ^a
3	0.78±0.02 ^b	0.38±0.01 ^b	1.16±0.03 ^b	2.00±0.06 ^{bc}	0.32±0.02 ^{ab}
4	0.75±0.00 ^b	0.29±0.01 ^c	1.04±0.01 ^c	2.53±0.09 ^a	0.33±0.00 ^{ab}
5	0.65±0.02 ^c	0.38±0.02 ^b	1.03±0.03 ^c	1.70±0.06 ^d	0.30±0.01 ^b

数据为均值±标准差; $n=5$ 。同列数据后不同小写字母表示差异显著($P<0.05$)。表2同。

2 苹果褐斑病菌侵染对苹果感病叶片光合生理参数的影响

从图1可以看出, 随褐斑病感病等级加重, 各感病叶片的净光合速率(P_n)呈显著下降趋势, 其中3~5级病叶的 P_n 分别较对照下降了44.9%、56.6%和70.3%; 3~5级气孔限制值(L_s)分别较对照下降了39.47%、42.11%和55.26%; 胞间 CO_2 浓度(C_i)分别比对照升高了31.1%、30.6%和38.9%, 而1~2级病叶的 C_i 与对照差异不显著; 各感病叶片的气孔导度(G_s)呈下降的变化规律, 其中5级病叶的 G_s 较对照降低了39.0%。表明褐斑病菌侵染初期降低了苹

果病叶气孔的开放程度, 影响了叶片光合同化能力。随着侵染进一步加重, 则降低了叶肉细胞 CO_2 同化能力, 造成叶肉细胞中 CO_2 浓度积累。

3 苹果褐斑病菌侵染对苹果感病叶片叶绿素荧光诱导动力学曲线的影响

叶绿素荧光诱导动力学曲线(O-J-I-P)可提供有关PSII的光化学信息, 常用来分析PSII的光合电子传递情况, 能准确反映各类胁迫对光合机构的影响。由图2-A可以看出, 苹果褐斑病菌侵染后, 苹果感病叶片的叶绿素荧光诱导动力学曲线发生变化, 且随感病级别增加荧光曲线变化越明显。

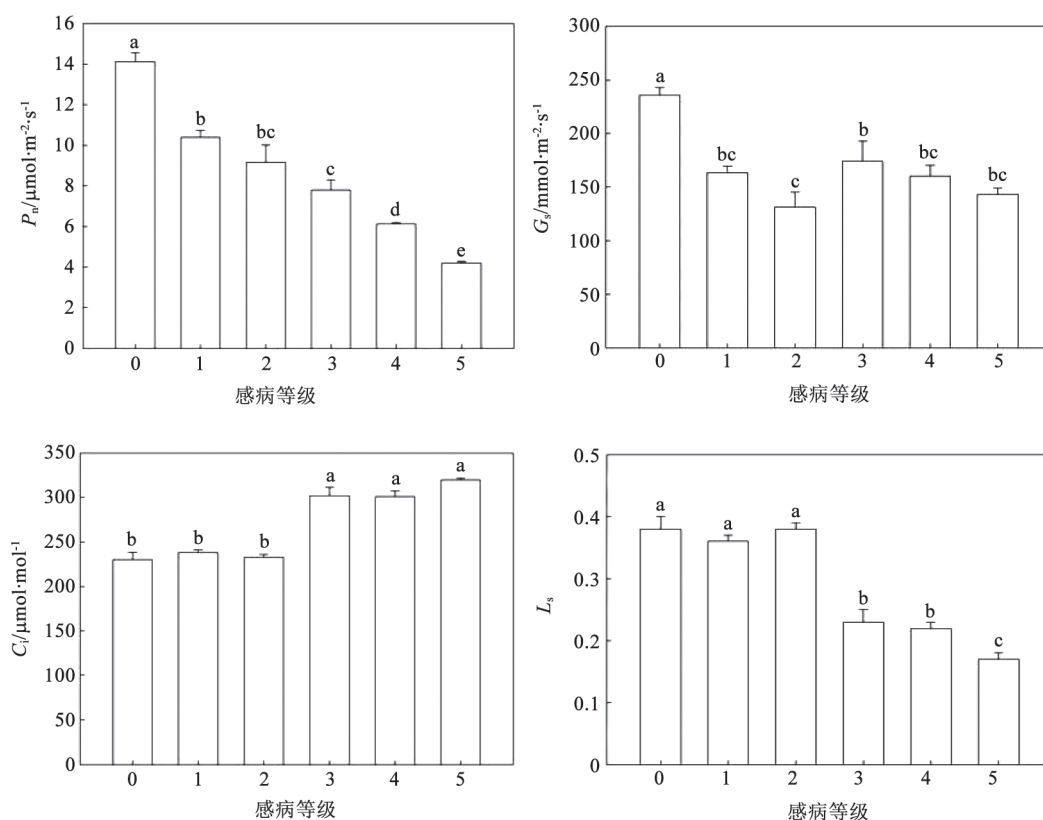


图1 苹果褐斑病菌侵染对苹果叶片气体交换的影响

Fig.1 Effects of apple brown spot pathogen infection on gas exchange in apple leaves

数据为均值±标准误差; $n=5$ 。各柱形上不同小写字母表示差异显著($P<0.05$)。图3同。

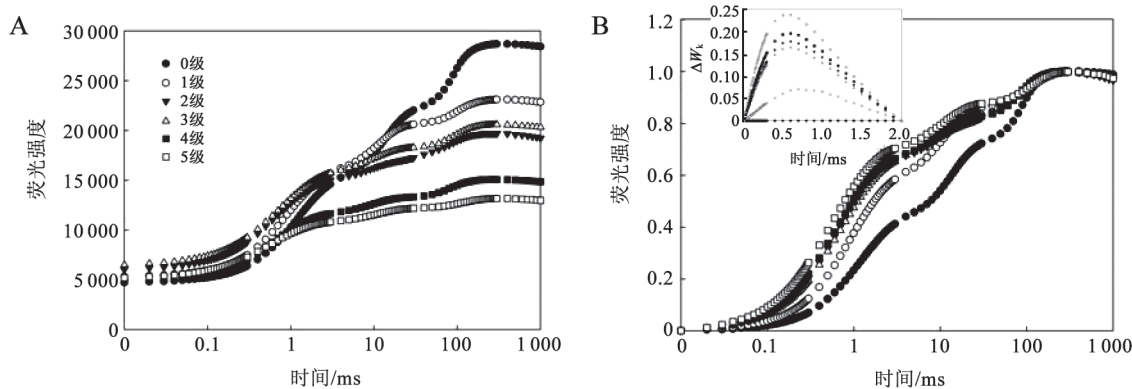


图2 苹果褐斑病菌侵染对苹果叶片叶绿素荧光动力学曲线的影响

Fig.2 Effects of apple brown spot pathogen infection on chlorophyll fluorescence dynamics kinetics in apple leaves

A: 非标准化的荧光强度; B: 数据标准化后的相对可变荧光 $V_i = (F_t - F_0) / (F_m - F_0)$, 小图中 $\Delta W_k = W_{k\text{处理}} - W_{k\text{对照}}$ 。

数据经标准化处理后(图2-B)显示, 1~5级感病叶片的O-J-I-P曲线, 在2 ms (J 点)处荧光强度随着感病等级加重而升高, 且2~5级感病叶片的荧光曲线在0.3~0.5 ms处荧光强度升高, 出现较为明显的K点。表明褐斑病菌侵染可能使感病叶片光系统II

(PSII)受体侧和供体侧放氧复合体(oxygen evolving complex)受到伤害。

4 苹果褐斑病菌侵染对苹果感病叶片光系统功能的影响

由表2可知, 随苹果褐斑病菌侵染加重, 2~5级

表2 苹果褐斑病菌感染对苹果叶片叶绿素荧光参数的影响

Table 2 Effects of apple brown spot pathogen infection on chlorophyll fluorescence parameter in apple leaves

感病等级	RC/CS_0	W_k	V_j	Ψ_0	F_v/F_m	PI_{ABS}	Φ_{Ro}
0	4 984.30±86.11 ^a	0.20±0.02 ^b	0.36±0.03 ^c	0.64±0.03 ^a	0.84±0.01 ^a	11.48±0.01 ^a	0.23±0.02 ^a
1	4 250.15±177.35 ^{ab}	0.24±0.02 ^b	0.53±0.02 ^b	0.47±0.02 ^b	0.77±0.01 ^b	2.57±0.01 ^b	0.11±0.01 ^b
2	3 159.44±253.40 ^{cd}	0.33±0.01 ^a	0.63±0.03 ^a	0.37±0.03 ^c	0.69±0.01 ^c	0.74±0.01 ^c	0.12±0.05 ^b
3	3 422.89±127.81 ^{bc}	0.32±0.01 ^a	0.61±0.01 ^a	0.39±0.01 ^c	0.69±0.01 ^c	0.75±0.01 ^c	0.11±0.06 ^b
4	2 384.15±624.21 ^{de}	0.34±0.02 ^a	0.62±0.02 ^a	0.38±0.02 ^c	0.67±0.01 ^c	0.64±0.01 ^c	0.12±0.06 ^b
5	2 080.69±342.30 ^e	0.38±0.05 ^a	0.67±0.03 ^a	0.33±0.03 ^c	0.59±0.03 ^d	0.34±0.03 ^d	0.07±0.01 ^c

感病叶片的单位面积有活性反应中心数量(RC/CS_0)比对照显著下降, 分别较对照降低36.6%、31.3%、52.2%和58.3%, J 点相对可变荧光(V_j)和 K 点相对可变荧光(W_k)则显著升高; 捕获的激发子将电子传递到 Q_A^- 以后其他电子受体的概率(Ψ_0)和PSII最大光化学效率(F_v/F_m)的变化则表明, 苹果褐斑病菌侵染严重阻碍了电子由 Q_A^- 向 Q_B 的传递, 影响了PSII的光化学效率。

光合性能指数(PI_{ABS})可综合反映PSII功能, Φ_{Ro} 则可反映电子从PSII传递给光系统PSI受体侧的概率, 反映了PSI的活性(李鹏民等2005; Appenroth等2001; van Heerden等2004)。与对照相比, 各级感病叶片的 PI_{ABS} 急剧下降, 其中5级病叶的 PI_{ABS} 仅为对照的3.0%, Φ_{Ro} 也较对照明显下降, 呈现相似的变化趋势(表2)。表明苹果褐斑病菌侵染严重影响了PSII与PSI的整体功能, 造成光系统间电子传递效率下降, 侵染越重作用越明显。

5 苹果褐斑病菌侵染对苹果感病叶片MDA含量、SOD活性和POD活性的影响

丙二醛(MDA)是植物正常细胞受到胁迫而发

生膜脂过氧化的产物, 其含量可以反映膜脂过氧化水平及对细胞膜的伤害程度。与对照相比, 1~4级感病叶片的MDA含量逐渐升高, 而5级感病叶片的MDA含量则急剧上升, 比对照高115.7%。褐斑病菌侵染提高了感病叶片的SOD活性, 其中2级感病叶片的SOD活性最高, 比对照提高了13.8%; POD活性也呈显著升高趋势, 其中5级感病叶片的酶活性上调为对照的129.8% (图3), 且显著高于1~4级感病叶片的酶活性水平。表明褐斑病菌侵染伤害了苹果叶片细胞膜系统的功能, 使细胞发生了膜脂过氧化现象, 侵染越重细胞膜脂过氧化程度越严重, 而植株为了避免对自身造成更大的影响, 通过上调抗氧化酶的活性来缓解胁迫的伤害。

讨 论

光合作用是植物生长发育的物质来源基础, 光合色素在光合过程中起着光能吸收、传递和转化作用, 其含量变化可一定程度影响植物的光合速率(庄文化等2008)。植物叶片光合色素中的叶

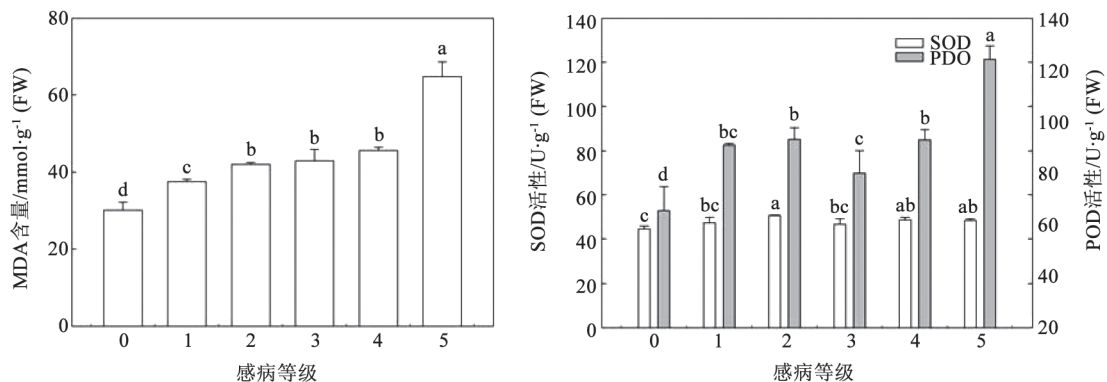


图3 苹果褐斑病菌侵染对苹果叶片MDA含量以及SOD和POD活性的影响

Fig.3 Effects of apple brown spot pathogen infection on content of MDA, activities of SOD and POD in apple leaves

叶绿素a可通过与捕光色素蛋白复合物(LHC)结合, 高效行使光能捕获及传递作用, 而类胡萝卜素则在光合过程中行使保护光合结构免受光氧化伤害的作用。本研究中, 随着褐斑病感病等级加重, 苹果病叶的叶绿素a含量和总叶绿素含量出现较为明显下降, 同时也伴随叶绿素b含量的下降, 引起色素比例的改变。表明褐斑病菌侵染对苹果叶片产生了伤害, 叶绿素组分发生改变, 降低了对光能的捕获能力, 而各级病叶类胡萝卜素含量变化, 则说明植株通过自身系统调节, 应对生物胁迫对光合机构的光氧化破坏, 是果树对外界生物胁迫的一种适应表现。根据Farquhar和Sharkey (1982)的理论, 植物叶片的 P_n 降低有气孔限制和非气孔限制两方面的因素。当 P_n 和 C_i 同时减小而气孔限制值(L_s)上升, P_n 的下降主要是由 G_s 下降引起, 否则 P_n 的下降主要是叶肉细胞 CO_2 的同化能力降低所造成。本研究中, 1~5级感病苹果叶片的 P_n 持续下降, 而 C_i 持续上升, 且 L_s 呈下降趋势, 表明褐斑病菌侵染引起苹果叶片净光合速率下降的主要原因是由非气孔因素造成的。

W_k 能反映PSII供体侧放氧复合体OEC的状况, W_k 越大, 放氧复合体受到的伤害越严重(Strasser 1997)。叶绿素荧光诱导动力学曲线上J相的变化常反映反应中心电子从 Q_A^- 传递到 Q_B 的能力大小(Jiang等2006)。本研究中, 各级感病叶片的荧光参数 RC/CS_0 、 V_j 和 W_k 变化表明, 褐斑病菌侵染对苹果叶片PSII光合机构的电子传递体产生伤害。其中PSII反应中心及受体侧电子传递体先于供体侧受到伤害, 2~5级感病叶在荧光曲线0.3~0.5 ms处的 ΔW_k (图2-B)和 Ψ_0 变化进一步证明上述推断。PSII反应中心、受体侧及供体侧受到伤害, 电子由 Q_A 向 Q_B 传递受到抑制, 则导致 Q_A^- 大量积累, 影响电子向电子传递链下游传递, 严重影响PSII的整体功能, 也限制了PSI受体侧末端电子受体的量子产额, 而PSI活性下降则抑制了PSII电子向PSI的有效传递, 又进一步加剧了PSII伤害程度, 使光合系统的整体功能受到严重的影响, 这可能也是引起感病叶片光合能力下降的重要原因之一。

植物细胞膜脂过氧化产物MDA可改变生物大分子物质蛋白质、核酸的结构, 或使之发生交联反应丧失生理功能, 而产生大量的活性氧(ROS)

又会对细胞造成进一步的伤害。同时, 胁迫也会上调植物体内的抗氧化酶系统如SOD和POD的活性, 增加清除活性氧的能力。党志国等(2011)研究发现, 部分苹果品种感染褐斑病菌后, 感病叶片的MDA含量升高, 而抗病品种的POD活性升高, 较感病品种差异显著。本研究中, 随生物胁迫程度增加, 感病叶片的膜脂过氧化程度进一步加剧, 造成MDA含量大量积累, 引起细胞膜功能的紊乱。由于光系统反应中心分布于类囊体膜上, 细胞膜脂过氧化产生的ROS会加重对光合机构的伤害, 而植物通过上调POD和SOD活性能避免或减少ROS对细胞的伤害。

苹果褐斑病菌侵染所引起的叶肉细胞 CO_2 同化能力下降是造成叶片净光合速率下降的主要原因, 而苹果褐斑病菌侵染引起的光系统PSII反应中心、PSII受体侧和供体侧的伤害, 是导致苹果叶片叶肉细胞 CO_2 同化能力下降的重要原因。

参考文献

- 部建雯, 姚广, 高辉远, 贾裕娇, 张立涛, 程丹丹, 王鑫(2009). 核盘菌(*Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary)侵染抑制黄瓜光合作用的机理. 植物病理学报, 39 (6): 613~621
- 党志国, 高华, 王雷存, 鲁玉妙, 赵政阳(2011). 不同苹果品种对褐斑病抗性的鉴定及抗性生理研究. 植物生理学报, 47 (7): 691~698
- 高飞, 王彦平, 周宜君, 张根发(2008). 植物应答非生物胁迫的蛋白质组学研究进展. 中国农业科技导报, 10 (6): 9~15
- 姜述君, 强胜(2005a). 马唐生防菌画眉草弯孢霉毒素 α , β -dehydrocurvularin对马唐叶绿体功能的影响. 植物病理学报, 35 (4): 312~316
- 姜述君, 强胜(2005b). 马唐生防菌画眉草弯孢霉毒素 α , β -dehydrocurvularin对马唐叶片PSII功能的影响. 中国农业科学, 38 (7): 1373~1378
- 李保华, 董向丽, 李桂舫, 王彩霞(2008). 苹果褐斑病在山东烟台的发生与防治. 中国果树, (6): 33~35
- 李春霞, 罗富平(2011). 苹果褐斑病和斑点落叶病大发生原因及对策. 河北果树, (4): 9~11
- 李东鸿, 赵政阳, 赵惠燕, 胡想顺, 雷延明, 刘向阳, 尚东东, 高鹏(2005). 苹果早期落叶病发病规律与药剂防治研究. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 33 (5): 76~80
- 李合生(2003). 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社, 134~137
- 李鹏民, 高辉远, Strasser RJ (2005). 快速叶绿素荧光诱导动力学分析在光合作用研究中的应用. 植物生理与分子生物学报, 31 (6): 559~566
- 沈喜, 李红玉, 文稚, 孟雪琴, 周功克, 张立新, 梁厚果(2003). 白粉病菌侵染对黄瓜叶片光合电子传递及其PSII功能蛋白D1表达的影响. 植物病理学报, 33 (6): 546~549

- 寿园园, 李春敏, 赵永波, 陈东玫, 张新忠(2009). 苹果抗褐斑病离体鉴定的方法. 果树学报, 26 (6): 912~914
- 周天仓, 赵华, 黄丽丽, 奚焕民, 周冬子, 程晶晶(2008). 丙森锌对苹果褐斑病的防治效果及其对叶片锌含量的影响. 植物保护学报, 35 (6): 519~524
- 庄文化, 吴普特, 冯浩, 徐福利, 李百凤, 宁荣昌(2008). 土壤中施用聚丙烯酸钠保水剂对冬小麦生长及产量影响. 农业工程学报, 24 (5): 37~41
- Appenroth KJ, Stöckel J, Srivastava A, Strasser RJ (2001). Multiple effects of chromate on the photosynthetic apparatus of *Spirodela polyrhiza* as probed by OJIP chlorophyll *a* fluorescence measurements. Environ pollut, 115: 49~64
- Arnon DI (1949). Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenol oxidase in *Beta vulgaris*. Plant Physiol, 24: 1~5
- Farquhar GD, Sharkey TD (1982). Stomatal conductance and photosynthesis. Annu Rev Plant Physiol, 33 (1): 317~345
- Jiang CD, Jiang GM, Wang X, Li LH, Biswas DK, Li YG (2006). Enhanced photosystem 2 thermostability during leaf growth of elm (*Ulmus pumila*) seedlings. Photosynthetica, 44 (3): 411~418
- Schansker G, Srivastava A, Govindjee, Strasser RJ (2003). Characterization of the 820-nm transmission signal paralleling the chlorophyll *a* fluorescence rise (OJIP) in pea leaves. Funct Plant Biol, 30: 785~796
- Sharma JN, Sharma P (2006). Studied on *Marssonina coronaria* (Ell. and J. J. Davis) causing *Marssonina blotch* of apple in Himachal Pradesh. Phytomorphology, 56: 61~64
- Strasser BJ (1997). Donor side capacity of photosystem II probed by chlorophyll *a* fluorescence transients. Photosynth Res, 52 (2): 147~155
- Strasser BJ, Strasser RJ (1995). Measuring fast fluorescence transients to address environmental questions: the JIP-test. In: Mathis P (ed). Photosynthesis: from Light to Biosphere. Dordrecht: Kluwer Academy Publishers, 977~980
- van Heerden PDR, Strasser RJ, Krüger GHJ (2004). Reduction of dark chilling stress in N₂-fixing soybean by nitrate as indicated by chlorophyll *a* fluorescence kinetics. Physiol plant, 121: 239~249