

# 不同光照强度下豆链格孢菌对白车轴草 生理生化特性的影响

刘登义, 李 征, 李 晶, 王育鹏, 丁佳红, 王广林

(安徽师范大学安徽省重要生物资源保护与利用研究重点实验室, 芜湖 241000)

**摘要:**通过盆栽实验研究了不同光照强度下,接种豆链格孢菌(*Alternaria azukiae* (hara) comb. nov)对白车轴草(*Trifolium repens* L.)叶组织细胞膜透性、色素含量、丙二醛(MDA)含量、蛋白质含量、脯氨酸含量以及超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)活性的影响。结果表明:豆链格孢菌使白车轴草叶组织细胞膜透性上升,电导率显著升高,膜脂过氧化加强,MDA 水平上升,色素含量、蛋白质含量以及脯氨酸含量下降。随着处理光照强度的减弱,以上各生理指标的变化趋势更为明显,电导率和 MDA 含量均与光照强度显著负相关,而色素含量、蛋白质含量及脯氨酸含量均与光照强度显著正相关。接种豆链格孢菌后,色素含量明显下降,且弱光下(75%遮阳),豆链格孢菌对白车轴草叶片色素含量的影响更为明显,对照组的叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素(a+b)和类胡萝卜素含量均显著高于接种组的色素含量。在豆链格孢菌的刺激下,活性氧清除系统遭到破坏,保护酶系统失衡,其中 SOD 和 CAT 活性显著下降,而 POD 活性却明显上升,并且 SOD、POD 和 CAT 三种酶活性均与光照强度存在着明显的负相关关系。

**关键词:**白车轴草;豆链格孢菌;光照强度;生理代谢;酶活性

文章编号:1000-0933(2005)08-1874-07 中图分类号:S432 文献标识码:A

## Effect of *Alternaria azukiae* on the physiological and biochemical characteristics of *Trifolium repens* under different light intensities

LIU Deng-Yi, LI Zheng, LI Jing, WANG Yu-Peng, DING Jia-Hong, WANG Guang-Lin (Anhui Provincial Key Laboratory for Conservation and Exploitation of Biological Resources, Wuhu 241000, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(8): 1874~1880.

**Abstract:** Pot cultivation experiments using different light intensities were used to study the effects of *Alternaria azukiae* (hara) comb. nov. on *Trifolium repens* L., specifically on its cell membrane permeability, pigmentation, MDA, protein, and proline contents, and the activities of its SOD, POD, and CAT enzymes was shown that the infection of *A. azukiae* increased permeability of cell membrane, electric conductivity, over-oxidation of cell membranes and MDA content, and decreased pigment, protein, and proline content in *T. repens* leaf tissue. With the decrease of the light intensity, the changes of the above-mentioned indices were more significant. The electric conductivity and the MDA content were negatively related to light intensity, the correlation coefficient were  $-0.9957$  and  $-0.9942$ ; whereas pigment, protein and proline content were positively related to it. After inoculation with *A. azukiae*, the pigment content of the leaves of *T. repens* decreased notably, and under lower light (shaded to 75% of natural sunlight), the effect of *A. azukiae* on the pigment content of *T. repens* leaves was greater than natural sunlight (100%). The content of Chla, Chlb, Chl(a+b) and Chlt in the controls was significantly higher than that of the inoculation. Due to the stimulation of *A. azukiae*, the activate oxygen metabolism system was destroyed, the balance of the protective enzyme system was broken, the activity of SOD and CAT decreased notably, comparative to an

**基金项目:**国家重点基础研究发展计划(973)资助项目(2004CB418503);国家自然科学基金资助项目(30470270);国家人事部留学回国人员科研择优重点资助项目

**收稿日期:**2004-11-23; **修订日期:**2005-04-19

**作者简介:**刘登义(1958~),男,安徽凤台人,博士,教授,主要从事种群生态学和污染生态学研究. E-mail: ldy@mail.ahnu.edu.cn

**Foundation item:** The National Key Basic Research Plan of China (No. 973-2004CB418503), the National Natural Science Foundation of China (No. 30470270) and Grant from the National Ministry of Personnel

**Received date:** 2004-11-23; **Accepted date:** 2005-04-19

**Biography:** LIU Deng-Yi, Ph. D., Professor, mainly engaged in population ecology and pollution ecology. E-mail: ldy@mail.ahnu.edu.cn

obvious increase in POD activity. At the same time, the activities of SOD, POD and CAT were positively related to light intensity, with correlation coefficients of 0.9889, 0.9863 and 0.9938.

**Key words:** *Trifolium repens*; *Alternaria azukiae*; light intensity; physiological metabolism; enzyme activity

病原菌与其寄主植物种群相互作用体系在自然界普遍存在,这个体系对生境中的气候、地理、土壤等生态因子有着非常敏锐的环境调节规律,研究表明:两者相互作用的宏观表现及作用结果与生境密切相关<sup>[1~3]</sup>。而光照作为一个重要的气候因子,它的变化所带来的影响也为人们广泛关注<sup>[4~7]</sup>。在光合作用的电子传递中,分子氧的还原(Mehler 反应)能够产生超氧阴离子自由基( $O_2^-$ ),并因此产生其它活性氧化合物,如: $H_2O_2$ ,  $OH^-$  等,这些活性氧化合物对植物产生很大的伤害作用<sup>[8]</sup>。为了防御这些活性氧化合物的毒害作用,植物可以通过活性氧清除系统清除活性氧<sup>[9~11]</sup>。

植物病原菌侵入植物体后可引起寄主植物体内发生复杂的生理生化变化。一般情况下,病原菌的侵染不立即杀死寄主植物,常使寄主植物的光合速率下降,呼吸上升,膜脂过氧化加强,防御酶体系发生相应变化,许多植物病理学家由此开始探讨病原菌的致病机制和寄主植物的抗病机制<sup>[12]</sup>。其中许多与植物抗病性有关的酶,如超氧化物歧化酶(SOD),过氧化物酶(POD),过氧化氢酶(CAT)等是许多学者研究的热点<sup>[13~15]</sup>。

白车轴草(*Trifolium repens* L.)是豆科(*leguminosae*)车轴草属的一种常见的多年生草本植物,在世界上分布很广,也是世界上最重要的牧草之一<sup>[16]</sup>。豆链格孢菌(*A. azukiae* (hara) comb. nov.)是白车轴草上的一种常见的病原真菌。野外调查发现,白车轴草的种群结构与生境有密切的关联性,在营养条件基本一致的情况下,阳光照射充足的环境下的寄主植株的生长势要明显好于背阳处的个体,在阳光不足的生境中,甚至同一种群,不同个体间的生态特征都有差异,而这些差异在有病原真菌的侵染的情况下表现的尤为明显。在不同光照强度下,豆链格孢菌侵染白车轴草叶片中有关酶系的变化规律及其与病程的相关性,国内尚未见报道。本文测定了白车轴草的感病品种在不同光照强度处理下,接种豆链格孢菌后叶片中的各种生理指标,进而揭示在病原菌存在条件下寄主植物的生理生化特征及环境光照强度不同对寄主植物个体的生理生化指标的影响,从而了解寄主植物与其病原菌在自然界中的相互作用规律,为研究白车轴草对豆链格孢菌的抗病机制及抗病遗传育种提供依据,同时其研究结果对深入认识环境条件对植物与病害的相互作用也具有一定的参考价值。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试材料

1.1.1 供试植物 白车轴草(*T. repens*)采于安徽芜湖神山,在同一繁殖系内选取植株高度,生物量大致相同的白车轴草幼苗。实验前剪取 3cm 长的匍匐茎(每茎保留 3 片腋芽),用于盆栽培养。

1.1.2 供试菌种 豆链格孢菌(*A. azukiae*),从白车轴草叶片病斑上分离纯化而得。

### 1.2 实验设计

1.2.1 实验处理 将盆栽白车轴草幼苗,分别进行自然光和遮光处理,其遮光率分别为 25%, 50%, 75%, 处理 2 个月后用于接种。

1.2.2 接种方法 把豆链格孢菌的分生孢子悬浮液用叶片针刺法接种到白车轴草(3 叶期)叶片上,以接种无菌水作为对照。接种后分别隔离培养,并在接种 9d 后取样,按下列方法测定不同指标变化情况,各处理重复 3 次。

### 1.3 测试指标和方法

1.3.1 叶片细胞膜透性和 MDA 水平的测定 叶片细胞膜透性的测定:称取白车轴草叶片 0.2g,剪成碎片,加入装有 20mL 双蒸水的三角瓶中,于 ZP-200 型电动振荡机(江苏省太仓市实验设备厂,中国)上以 400 r/min 的速度振荡 1h。用 DDS-12 型电导仪(江苏电分析仪器厂,中国)测定电导率( $\mu S/cm$ )<sup>[17]</sup>。MDA 水平的测定:按林植芳的硫代巴比妥酸(TBA)法<sup>[18]</sup>测定( $\mu mol/g$  FW)。

1.3.2 叶片色素、蛋白质含量和脯氨酸含量的测定 叶片色素含量的测定分别取鲜叶 0.2g 加入 80% 的丙酮研磨提取后,采用 752A 型分光光度计(上海第三分析仪器厂,中国),分别测定 663nm, 645nm 和 440nm 的光密度( $mg/g$  FW)<sup>[18]</sup>。蛋白质含量测定采用考马斯亮蓝 G-250 染料结合法<sup>[17]</sup>测定( $mg/g$  FW)。脯氨酸含量测定采用茚三酮比色法<sup>[17]</sup>测定( $g/100g$ )

1.3.3 SOD、POD、CAT 活性的测定 SOD 活性的测定采用氮蓝四唑(NBT)光还原法<sup>[19]</sup>,利用其对 NBT 的光抑制作用,酶液在 12000 r/min GL-1213 型冷冻离心机(上海安亭科学仪器厂,中国)离心 20min 后于 25℃, 4000lx 的光照进行反应,20min 后测定 560nm 处的光密度( $U/(g$  FW  $\cdot$  min))。POD 活性的测定采用 X.H 波钦诺克的方法<sup>[20]</sup>活性单位用 1g 植物材料氧化愈创木酚的微克数来表示( $U/(g$  FW  $\cdot$  min))。CAT 活性的测定采用 X.H 波钦诺克的方法<sup>[20]</sup>活性单位用在 20℃ 条件下,1min 内 1g 植物材料分解的过氧化氢的微克数来表示( $U/(g$  FW  $\cdot$  min))。

## 2 结果与讨论

## 2.1 不同光照强度下接种豆链格孢菌对白车轴草叶片电导率的影响

质膜是有机体与外界环境的界面,因此病原菌首先接触并直接影响到细胞质膜的选择透性、组成、结构和生理生化特征,因此细胞膜的透性是评价植物对病害反应的指标之一。由图1看出,同一光照强度下,接种组的电导率均较对照组高,说明豆链格孢菌对白车轴草叶片电导率影响明显。随着光照强度的减弱,接种组白车轴草叶片的外渗电导率呈明显的上升趋势,75%遮阳处理的电导率是自然光处理的1.81倍,且电导率与光照强度呈显著负相关性,相关系数是 $r = -0.9957$ 。同时随着光照强度的减弱,对照组的电导率也出现了一定的升高,但变化趋势没有接种组明显。可见,光照强度的降低,及病原菌的侵害致使白车轴草叶片细胞膜结构改变,膜系统遭受损坏,透性增大,使细胞内一些可溶性物质外渗,从而电导率增大<sup>[13]</sup>。

## 2.2 不同光照强度下接种豆链格孢菌对白车轴草叶片膜脂过氧化水平的影响

植物在逆境或受到病害侵染的情况下,会发生膜脂过氧化作用。MDA是膜脂过氧化的重要产物,其浓度表示膜脂过氧化强度和膜系统受伤害程度,可以作为膜脂过氧化程度的一种指标<sup>[21]</sup>。MDA含量升高的幅度反映其寄主膜系统受到破坏的程度和膜脂过氧化水平的高低。从图2可以看出,在同一光照条件下,接种豆链格孢菌的白车轴草叶片的MDA含量均高于对照组的,且随着光照强度的降低,无论接种与否,白车轴草叶片中的MDA含量均呈上升趋势,这一研究结果基本上与其叶片电导率变化相一致。在接种组中,随着光强的降低,MDA含量下降迅速,两者间呈显著负相关性,相关系数 $r = -0.9942$ 。在75%遮阳条件下接种豆链格孢菌的植株叶片的含量显著高于自然光条件下的接种植株,为它的1.75倍。在对照组中,叶片中MDA含量虽然也随着光照强度的降低而升高,但升高幅度较小。

结果表明:随着光照强度的减弱,影响了寄主植物的正常生长代谢,使寄主植物体内的MDA高度积累,其含量加强了膜脂过氧化水平的升高。而MDA含量变化作为植物受到病原菌侵害的一个重要生理指标,其形成主要是由于在逆境下自由基的产生和清除系统不相适应,积累了过多的自由基引起的,而自由基的产生主要是低光照胁迫破坏了细胞正常的生理活动,光合作用减弱,无氧呼吸增加,以及一系列相关的反应所引起的。

同时豆链格孢菌对白车轴草的侵染,致使白车轴草叶片细胞膜的结构和生理完整性受的严重破坏,膜的透性增加,膜结构受损伤的程度加深,细胞内物质的外渗日益加重,使作物抗逆性能力减弱<sup>[22]</sup>。

## 2.3 不同光照强度下接种豆链格孢菌对白车轴草叶片色素含量的影响

叶绿素是植物进行光合作用的色素,叶绿素含量高低在一定程度上反映了光合作用水平,叶绿素含量降低,光合作用减弱。一般情况下,强光下生长的叶片单位面积叶绿素含量明显高于弱光下生长的叶片。从图3可以看出,弱光下(75%遮阳)豆链格孢菌对白车轴草叶片色素含量的影响非常明显,未接种豆链格孢菌的白车轴草叶片的叶绿素a,叶绿素b,叶绿素(a+b)和类胡萝卜素含量均明显的高于接种组的色素含量,分别为它们的1.71倍,1.41倍,1.56倍和1.98倍;而强光下(自然光),对照组的色素含量也高于接种组的,但没有弱光下明显。

可见,豆链格孢菌对白车轴草叶片中的叶绿体结构和叶绿素含量的生物合成造成严重的破坏,同时光照强度的降低,使寄主植物叶片中的色素含量的减少。一般认为,光合器官是植物出现病害症状的最敏感部位,光照强度的不断减弱导致光合作用降低,光合色素下降、膜脂过氧化作用加剧,能量固定及物质合成均受到不同程度的影响,从而改变其生理生态特征,导致寄主植物叶片表现出失绿变黄现象。

## 2.4 不同光照强度下接种豆链格孢菌对白车轴草叶片蛋白质含量的影响

病原菌的危害对寄主植物氮素代谢的干扰是通过降低氮素的吸收和硝酸还原酶的活性、改变氨基酸的组成、阻碍蛋白质的

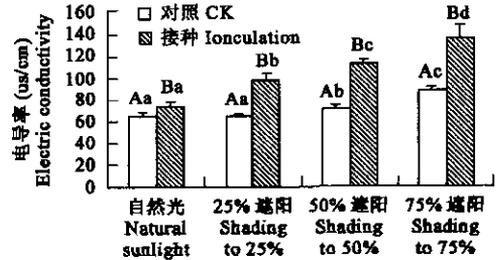


图1 不同光照下豆链格孢菌对白车轴草叶片电导率的影响

Fig. 1 Effect of *A. azukiae* on electric conductivity of *T. repens* leaves under different light intensities

图中不同大写字母表示对照与接种之间的显著水平,不同小写字母表示不同光照强度组之间的显著水平  $p < 0.05$ ; 以下同 Different capital letters indicate the significant difference at  $p < 0.05$  between contrast and inoculation. Different small letters indicate the significant difference at  $p < 0.05$  among various light intensities; the same below

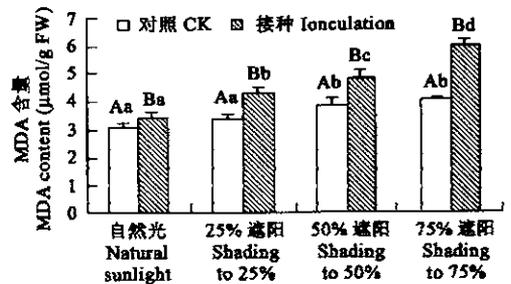


图2 不同光照强度下豆链格孢菌对白车轴草MDA水平的影响

Fig. 2 Effect of *A. azukiae* on the MDA content of *T. repens* under different light intensities

合成及加速蛋白质的分解来实现的。病原菌可明显改变其寄主植物体内的蛋白质水平。从图 4 可以看出,在对照组中,光照强度的降低对植物体内蛋白质含量的影响并不明显。在接种组中,光照强度的改变对植物体内蛋白质含量的影响却极为明显,强光下(自然光)植株叶片的蛋白质含量明显高于弱光下(75%遮阳)的植株,为它的 1.43 倍,并且蛋白质含量与光照强度呈现显著的正相关性,相关系数  $r=0.9946$ 。

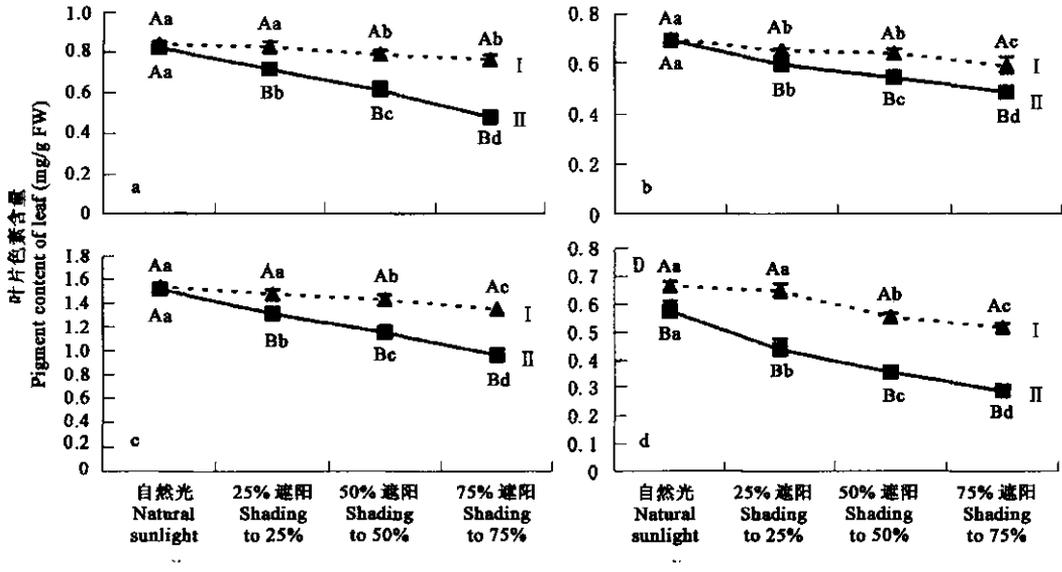


图 3 不同光照强度下豆链格孢菌对白车轴草叶片色素含量的影响

Fig. 3 Effect of *A. azukiae* on pigment content of *T. repens* under different light intensities

A: 叶绿素 a Chla B: 叶绿素 b Chlb C: 叶绿素(a+b) Chl(a+b) D: 类胡萝卜素 Chlt I: 对照 Ck II: 接种 Inoculation

可见,豆链格孢菌的侵染改变了其寄主植物白车轴草叶片的氨基酸组成,阻碍了蛋白质的合成,同时光照强度的下降也影响了植物体正常的生理生化代谢,使植物体的蛋白质代谢失调。

2.5 不同光照强度下接种豆链格孢菌对白车轴草叶片脯氨酸含量的影响

植物在受到病原菌侵害时,氮素的吸收和同化受到抑制,结果导致植物体内的氨基酸水平发生明显的改变,其中脯氨酸的变化具有某种生理意义。脯氨酸通常被看作植物体内的氨基酸库,把脯氨酸含量作为植物体内的氨基酸代谢是否受到病害影响的指标是有意义的。从图 5 可以看出,无论是强光,还是弱光处理下接种组的脯氨酸含量均低于对照组。在对照组中寄主植物叶片中的脯氨酸含量随光照强度的改变不明显。而在接种组中,强光下(自然光)寄主植物叶片中的脯氨酸含量明显高于弱光下(75%遮阳)的脯氨酸含量,为它的 1.65 倍。且随着光照强度的下降,叶片中的脯氨酸含量明显下降,两者呈显著正相关性,相关系数  $r=0.9946$ 。

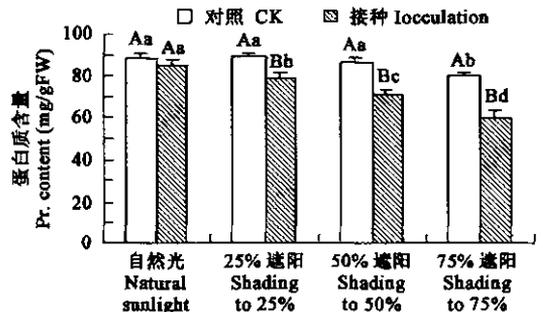


图 4 不同光照强度下豆链格孢菌对白车轴草叶片蛋白质含量影响

Fig. 4 Effect of *A. azukiae* on protein content of *T. repens* under different light intensities

研究结果表明:弱光下,接种豆链格孢菌对白车轴草体内的各种生理指标的影响均较强光下明显,是由于低光照影响了寄主植物的正常生长代谢,并促进了病原菌对其寄主植物的侵害作用,加速植株组织、细胞的衰老,引起寄主植物叶片褪绿,老化。

## 2.6 不同光照强度下接种豆链格孢菌对白车轴草叶片 SOD、POD、CAT 活性的影响

病原菌对植物的主要伤害途径之一,就是造成植物体内的过氧化胁迫,即导致体内产生大量的活性氧自由基<sup>[23]</sup>,而造成生物大分子和膜的过氧化。SOD、POD 和 CAT 是细胞膜上的 3 种重要的保护酶,共同组成了植物体内一个有效的活性氧清除系统,三者协调一致共同作用,能有效的清除植物体内的自由基和过氧化物<sup>[24]</sup>。在一定范围内,SOD、CAT 共同作用能把  $O_2^-$  和  $H_2O_2$  转化为  $H_2O$  和  $O_2$ ,并能减少具毒性和高活性的  $\cdot OH$  的形成,POD 和 CAT 则使体内某些氧化酶的毒性产物  $H_2O_2$  分解,阻止其对膜脂的攻击,而发生氧化的过程<sup>[25~28]</sup>。

接种豆链格孢菌后,白车轴草体内活性氧清除系统遭到破坏。而且不同光照强度对 3 种酶活性的影响也非常明显。SOD 活

性测定结果(图6)表明:接种豆链格孢菌后,白车轴草叶片SOD活性均较对照有所降低,且随着光照强度的下降,SOD活性迅速下降,两者间呈现明显的正相关性,相关系数 $r=0.9889$ 。在对照组中,SOD活性也随着光照强度的降低而降低,但下降幅度较小。

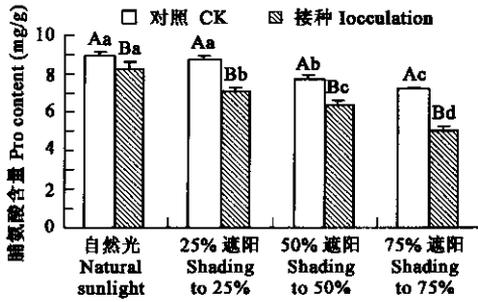


图5 不同光照强度下豆链格孢菌对白车轴草叶片脯氨酸含量影响  
Fig. 5 Effect of *A. azukiae* on proline content of *T. repens* under different light intensities

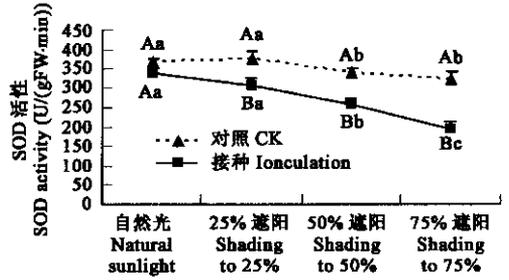


图6 不同光照强度下豆链格孢菌对白车轴草SOD活性的影响  
Fig. 6 Effect of *A. azukiae* on the activity of SOD of *T. repens* under different light intensities

POD不仅是一种重要的内源活性氧清除剂,而且参与木质素聚合过程与植保素的合成及酚类物质的氧化有关<sup>[29]</sup>。从图7可以看出,接种豆链格孢菌后,白车轴草叶片中的POD活性发生了明显的变化,同一光照条件下,接种组的POD活性均高于对照组。随着光照强度的下降,无论接种与否,POD活性均呈下降趋势,但接种组的POD活性随光照强度改变的尤为明显,两者呈现正相关性,相关系数 $r=0.9863$ 。

图8表明,接种豆链格孢菌后,白车轴草叶片中CAT活性开始较对照降低,并且随着光照强度的下降,CAT活性明显下降,两者呈现显著的负相关性,相关系数 $r=0.9938$ 。

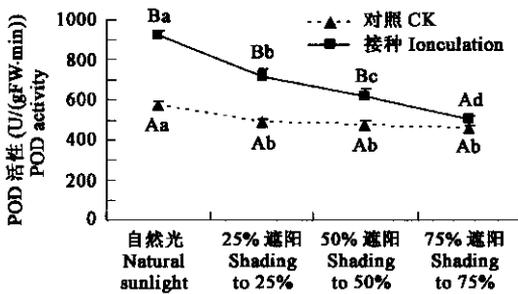


图7 不同光照强度下豆链格孢菌对白车轴草种群POD活性影响  
Fig. 7 Effect of *A. azukiae* on the activity of POD of *T. repens* under different light intensities

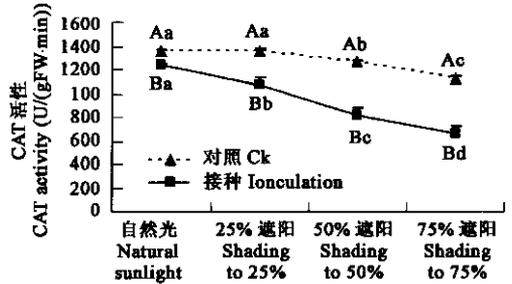


图8 不同光照强度下豆链格孢菌对白车轴草CAT活性的影响  
Fig. 8 Effect of *A. azukiae* on the activity of CAT of *T. repens* under different light intensities

强光(自然光)下的白车轴草叶片中的CAT活性明显的高于弱光(75%遮阳)下的CAT活性,为它的1.89倍。随着光照强度的下降,对照组叶片中的CAT活性也有所下降,但不明显。

可见,接种豆链格孢菌,使白车轴草体内活性氧清除系统中SOD、CAT、POD 3种酶平衡均遭到严重破坏,不能有效的阻止 $O_2^-$ 和 $H_2O_2$ 的积累。当病原菌侵入寄主植物体后,可导致寄主体内抗氧化酶降低,造成活性氧的过量积累,并且使植物体内的叶绿体和线粒体的电子传递发生变化,从而导致超氧自由基 $O_2^-$ 的产生,使被侵染组织活性氧(如 $O_2^-$ 、 $H_2O_2$ 和 $OH^-$ )猝发,而积累的活性氧超出了保护酶的清除能力,因而对细胞组成的有机大分子造成伤害,扰乱了植物体内活性氧的代谢平衡,使3种酶防御体系失去了相应作用,导致细胞崩溃死亡,表现出典型症状。而且随着光照强度的减弱,植株叶片中依赖于抗坏血酸的 $H_2O_2$ 清除途径的酶活性降低,由于依赖于抗坏血酸的 $H_2O_2$ 途径其酶系统主要存在于叶绿体中,因此,这个酶系统活性的降低,意味着由于病原菌的侵害而激发叶绿体中产生的过多的过氧化氢等有毒化合物不能有效的被清除,从而导致植株叶片受到伤害。这说明,受到病原菌侵害的植株叶片中大量活性氧的产生和积累以及由此引起的膜脂过氧化是其生长受到抑制的一个主要原因。在自然光强下,SOD、POD等保护酶对光合器官起到了一定的保护作用,但随着光照强度的减弱,保护酶系统的平衡状态被破坏,从而使植株叶片组织、细胞衰老加速。

### 3 结论

3.1 豆链格孢菌的侵染使得白车轴草的生长发育受到严重的影响,首先是细胞膜的完整性和组成遭到破坏,细胞内的离子和

有机物大量外渗,外界的有毒物质进入,导致植物体内一系列的生理生化过程失调,影响到寄主植物的水分代谢、光合作用、碳水化合物代谢等等。同时随着光照强度的改变,植物体内的各种生理指标也发生了相应的变化。不同光照处理后,白车轴草叶片细胞膜透性变化与 MDA 含量变化基本一致。

3.2 寄主植物与病原真菌相互作用的复杂过程中,寄主可以产生许多种类的活性氧,在正常状态下,由于植物体内防御酶(如 SOD、POD、CAT 等)活性氧清除系统的存在,使活性氧代谢处于低水平动态平衡中。而当植物受到病原菌侵染后,其体内防御酶活性大大改变,表明植物体内保护酶系都是在与病原菌相互作用中,主要是经病原菌诱导而在抗病中起作用。同时植物抗氧化系统易受到环境因子的影响,而光是诱发植物产生活性氧的重要因子之一。随着光照强度的降低,无论接种与否,SOD、POD、CAT 活性均呈下降趋势。接种豆链格孢菌后,白车轴草叶片中的 SOD、CAT 活性均呈下降趋势,而 POD 呈上升趋势,并且在弱光下,接种豆链格孢菌后 3 种保护酶活性的改变均比强光下明显。在自然光强下,接种病原菌的寄主植株与对照植株相比,生长受到明显的抑制,且随着光照强度的减弱,这种抑制更为明显。

## References:

- [1] Burdon J J. *Diseases and plant population biology*. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1987.
- [2] Thrall P H, Burdon J J, Bock C H. Short-term epidemic dynamics in the *Cakile maritime-Alternaria brassicicola* host-pathogen association. *Journal of Ecology*, 2001, **89**(5): 732~735.
- [3] Thrall P H, Godfree R, Burdon J J. Influence of spatial structure on pathogen colonization and extinction: a test using an experimental metapopulation. *Plant Pathology*, 2003, **52**(3): 350~361.
- [4] Augspurger C K, Kelly C K. Pathogen mortality tropical tree seedlings: Experimental studies of the effects of dispersal distance, seedlings density, and light conditions. *Oecologia*, 1984, **61**:211~217.
- [5] Augspurger C K. Seedling survival of tropical tree species: Interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. *Ecology*, 1984, **65**:1705~1712.
- [6] Jarosz A M, Burdon J J. The effect of small-scale environmental changes on disease incidence and severity in natural plant-pathogen interaction. *Oecologia*, 1988, **75**:278~281.
- [7] Wennstrom A, Ericson L. The interaction between the clonal herb *Trientalis europaea* and the specific smut fungus *Urocystis trientalis*. *Oecologia*, 1990, **85**:238~240.
- [8] Zhu Z J, Shou S Y, Joska Gerendas, et al. Effect of light intensity and nitrogen form on the activities of antioxidative enzymes in French bean. *Journal of Zhejiang Agricultural University*, 1998, **24**(1):51~56.
- [9] Alscher R G, Donahue J L, Cramer C L. Reactive oxygen species and antioxidants: relationships in green cells. *Physiologia Plantarum*, 1997, **100**:224~233.
- [10] Fridovich I. The biology of oxygen radical. *Science*, 1975, **201**:875~880.
- [11] Zhang J L, Cao K F. The effect of irradiance on photosynthetic capacity, heat dissipation, and antioxidants of two tropical rain forest tree species. *Acta Phytocological Sinica*, 2002, **26**(6):639~646.
- [12] Liu D Y, Wang Y B, Lars Ericson. Relationship between resistance and growth of *Trifolium repens* plants and their disease history. *Chin. J. Appl. Ecol.*, 2003, **14**(1):35~42.
- [13] Dong J G, Fan M Z, Han J M, et al. The effect of AB-Toxin from *Alternaria brassicae* on membrane permeability and the activities of SOD and POD in cell of Chinese cabbage leaves. *Acta Phytopathologica Sinica*, 1999, **29**(2):138~141.
- [14] Kan G F, Zhang G M, Fang B H, et al. The effect of *Pseudomonas syringae pv. tabaci* on the defendant enzymes in Tobacco cell. *Journal of Shandong Agricultural University*, 2002, **33**(1):28~31.
- [15] Wan Z X, Zhu J J, Qiang S. The pathogenic mechanism of toxin of *Alternaria alternate*(Fr.) Keissler to *Eupatorium Spreng*. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2001, **10**(3):47~50.
- [16] Hu D X, Feng C B, Zhu B C. The study on Development of White Clover. *Acta Pratacultural Sinica*, 1994, **3**(2):44~50.
- [17] Zhang Z L. *Guide for Plant Physiology Experimentation*. Beijing: Higher Education Press, 1990.
- [18] Chen J X, Wang X F. *Guide for Plant Physiology Experimentation*. Guangzhou: South China Science and Engineering University Press, 2002.
- [19] Zhu G L, Zhong W H, Zhang A Q. *Plant Physiology Experimentation*. Beijing: Peking University Press, 1990.
- [20] Proinok X H. *The analysis methods of biochemistry of plants*. Beijing: Science Press, 1981.
- [21] Wang A G. The discussion of MDA be as the index of superoxide of plants. *Plant Physiology Communications*, 1986, **6**(2):55~58.
- [22] Jin Z, Kuang J, Hong F S, et al. Studies on the physiological basis of resistance of *Portulaca Oleracea* to *Peronospera Parasitica*. *Journal*

of Huaibei Coal Industry Teachers College, 1999, **20**(3):55~59.

- [23] Elstnet E F, *et al.* Activated oxygen in green plants is to relation to stress situations. *Curr. Top. Plant Biochem. physiol.*, 1988, **8**:159~187.
- [24] Chis B, *et al.* Superoxide dismutase and stress tolerance. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 1992, **42**(1):83~116.
- [25] Liu D Y, Wang Y B, Zhang X X, *et al.* Effect of sewage irrigation on wheat growth and its activate oxygen metabolism. *Chin. J. Appl. Ecol.*, 2002, **13**(10):1319~1322.
- [26] Panla K P, Thompson J E. Evidence for the accumulation of peroxidized lipids in membranes of senescing cotyledons. *Plant Physiol.*, 1984, **75**:1152~1157.
- [27] Scandalios J G. Oxygen stress and superoxide dismutase. *Plant Physiol.*, 1993, **101**(1):7~12.
- [28] Shandong Agricultural College, eds. *Plant Physiology Experimentation*. Ji'nan:Shandong Science and Technology Press, 1980.
- [29] Li J, Li R Q, Yuan W J. Changes of enzyme activity of the cucumber leaves after the infection of *Peronospora parasitica*. *Acta Phytopathologica Sinica*, 1991, **21**(4): 277~282.

#### 参考文献:

- [8] 朱祝军, 寿森炎, Joska Gerendas, 等. 氮素形态和光照强度对菜豆生长和抗氧化酶活性影响. 浙江农业大学学报, 1998, **24**(1):51~56.
- [11] 张教林, 曹坤芳. 光照对两种热带雨林树种幼苗光合能力、热耗散和抗氧化系统的影响. 植物生态学报, 2002, **26**(6):639~646.
- [12] 刘登义, 王友保, Lars Ericson. 白车轴草植株抗病性和生长与植物病史是关系. 应用生态学报, 2003, **14**(1):35~42.
- [13] 董金皋, 樊慕贞, 韩建民, 等. 芸薹链格孢菌毒素对白菜细胞膜透性、SOD 酶和 POD 酶活性的影响. 植物病理学报, 1999, **29**(2):138~141.
- [14] 阚光锋, 张广民, 房保海, 等. 烟草野火病菌对烟草细胞内 5 种防御酶系统的影响. 山东农业大学学报, 2002, **33**(1):28~31.
- [15] 万佐玺, 朱晶晶, 强胜. 链格孢菌毒素对紫茎泽兰的致病机制. 植物资源与环境学报, 2001, **10**(3):47~50.
- [16] 胡迪先, 封朝壁, 朱邦长. 白三叶草营养动态的研究. 草业学报, 1994, **3**(2):44~50.
- [17] 张志良. 植物生理学实验指导. 北京: 高等教育出版社, 1990.
- [18] 陈建勋, 王晓峰. 植物生理学实验指导. 广州: 华南理工大学出版社, 2002.
- [19] 朱广廉, 钟文海, 张爱琴. 植物生理学实验. 北京: 北京大学出版社, 1990.
- [20] 波钦诺克 X H 著. 荆家海, 等译. 植物生理生化分析方法. 北京: 科学出版社, 1981.
- [21] 王爱国. 丙二醛作为植物过氧化指标的探讨. 植物生理学通讯, 1986, **6**(2):55~58.
- [22] 金珠, 匡晶, 洪法水, 等. 马齿苋抗霜霉病的生理基础研究. 淮北煤师院学报, 1999, **20**(3): 55~59
- [25] 刘登义, 王友保, 张徐祥, 等. 污灌对小麦幼苗生长及活性氧代谢的影响. 应用生态学报, 2002, **13**(10):1319~1322.
- [28] 山东农学院, 西北农学院. 植物生理学实验指导. 济南: 山东科学技术出版社, 1980.
- [29] 李靖, 利容千, 袁文静. 黄瓜感染霜霉病菌叶片中一些酶活性的变化. 植物病理学报, 1991, **21**(4):277~282.